

ISSN 0320-3557

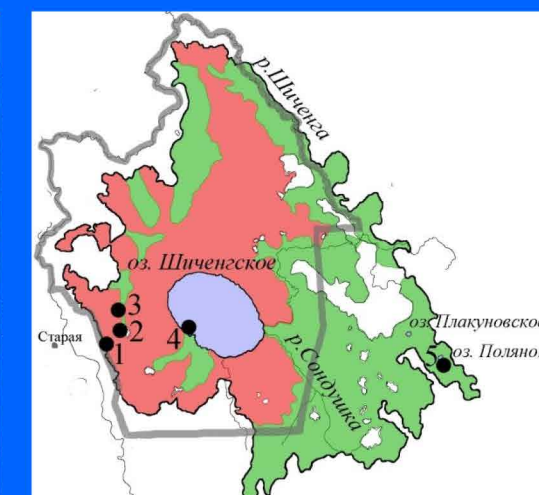
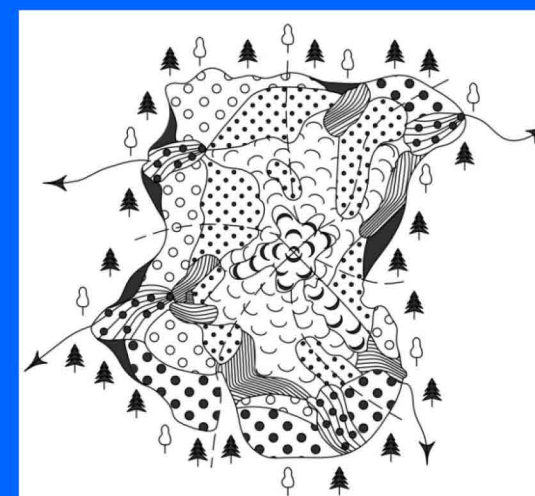
Российская академия наук

Труды Института биологии внутренних
вод имени И.Д. Папанина Российской
академии наук
Выпуск 79 (82), 2017



<http://www.ibiw.ru>

ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ БОЛОТ



**ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО НАУЧНЫХ ОРГАНИЗАЦИЙ
РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК**



ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД ИМ. И.Д. ПАПАНИНА РАН



ТРУДЫ ИБВВ РАН

ВЫПУСК 79(82)

2017

ИЮЛЬ – СЕНТЯБРЬ

Выходят 4 раза в год

ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ БОЛОТ

**Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. – 2017. – Вып. 79(82).
Гидробиологические исследования болот. – 297 с.**

О. В. Анисимова, Е. А. Афанасьев, Ю. А. Бобров, М. Я. Войтехов, Е. М. Волкова, Е. М. Воробьева, О. В. Галанина, Э. В. Гарин, О. Ю. Гидора, Д. Г. Груммо, Н. И. Ермолаева, Е. Н. Животова, С. А. Забелина, Н. А. Завьялов, В. Л. Зайцева, Д. В. Зацаринная, В. Зелалем, Н. А. Зеленкевич, И. Н. Зубов, О. Д. Ковалев, В. Б. Колесников, А. А. Котов, С. А. Кутенков, М. М. Леонов, Е. В. Лобуничева, А. О. Лукашук, Н. Н. Макарёнкова, Р. М. Манасыпов, Н. А. Мартыненко, В. Л. Миронов, П. Ю. Мокшин, О. Ю. Морева, Н. В. Неверова, А. Н. Неретина, А. С. Орлов, В. В. Панов, В. Н. Подшивалина, Л. М. Поздеева, Т. И. Пономарева, В. В. Попова, А. А. Пржиборо, А. А. Прокин, К. И. Прокина, Д. О. Садоков, А. С. Сажнев, С. Б. Селянина, О. Н. Скоробогатова, Е. И. Собко, О. В. Созинов, В. А. Столбов, Я. В. Стройнов, Д. Н. Судницына, К. В. Титова, М. В. Труфанова, И. С. Турбанов, Ю. Г. Удоденко, Д. А. Филиппов, А. В. Черевичко, А. В. Чупаков, А. А. Чупакова, И. А. Шадрин, Л. С. Широкова, Н. В. Шорина, О. Н. Ярыгина

В настоящем выпуске Трудов представлены материалы докладов полевого семинара с элементами научной школы «Гидробиологические исследования болот» (ИБВВ РАН, 7–10 сентября 2017 г.). В опубликованных статьях нашли отражение подходы к решению целого спектра вопросов, стоящих перед гидробиологией болот. Особое внимание уделено биоразнообразию, составу, структуре, динамике и функционированию экосистем разнотипных болотных водоёмов и водотоков (озёра, озёрки, ручьи и реки, топи, мочажины, межкочья, канавы, карьеры и др.). Анализируются структурные компоненты (болотные воды и грунты, бактериопланктон и вириопланктон, фитопланктон, зоопланктон, зообентос и зоофитос, макрофиты, протисты, водные позвоночные) болотных водных объектов, их роль и значение в функционировании водно-болотных экосистем. Исследования имеют значительный географический охват: Европейская часть России, Западная и Восточная Сибирь, Беларусь, а также Судан, Эфиопия, Кения, Таиланд и Чили.

Издание рассчитано на гидробиологов, экологов, болотоведов, ботаников, альгологов, микробиологов, протистологов, энтомологов и специалистов в области изучения и охраны водно-болотных экосистем, а также аспирантов и студентов биологических, экологических и других естественнонаучных специальностей.

Ответственные редакторы выпуска

к.б.н. **А. А. Прокин**
к.б.н. **Д. А. Филиппов**

Рецензенты

д.б.н. **О. Л. Кузнецов** – Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук, Россия
д.б.н., проф. **К. В. Макаров** – Московский педагогический государственный университет, Россия
д.б.н. **А. П. Мыльников** – Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, Россия
д.б.н. **А. А. Сирин** – Институт лесоведения Российской академии наук, Россия
д.б.н., член-корр. РАН **Д. Д. Соколов** – Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Россия

Редакционная коллегия Трудов ИБВВ РАН

<i>С. А. Поддубный (гл. редактор), д.г.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия</i>	<i>В. Т. Комов, д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия</i>
<i>А. В. Крылов (зам. гл. редактора), д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия</i>	<i>В. И. Лазарева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия</i>
<i>А. А. Бобров, к.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия</i>	<i>Н. М. Минеева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия</i>
<i>Б. К. Габриелян, д.б.н., проф., НАН РА НЦ ЗГЭ, Ереван, Армения</i>	<i>Лам Нгуен Нгок, д.ф., проф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам</i>
<i>В. К. Голованов, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия</i>	<i>А. А. Протасов, д.б.н., проф., ИГБ НАНУ, Киев, Украина</i>
<i>А. Н. Дзюбан, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия</i>	<i>К. Робинсон, д.ф., EAWAG, Цюрих, Швейцария</i>
<i>Хай Доан Нё, д.ф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам</i>	<i>В. П. Семенченко, д.б.н., чл.-кор. НАНБ, НППЦ НАН по биоресурсам Минск, Беларусь</i>

Печатается по решению Учёного совета ИБВВ РАН

Издание осуществлено при финансовой поддержке Центра по сохранению и восстановлению болотных экосистем Института лесоведения Российской академии наук

*Адрес редакции: 152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н,
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
тел./факс (48547) 2-48-09; e-mail: trud@ibiw.yaroslavl.ru*

Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences. 2017.
Issue 79(82). Hydrobiological Studies of Mires. 297 p.

E. A. Afanasyev, O. V. Anissimova, Yu. A. Bobroff, A. V. Cherevichko, A. V. Chupakov, A. A. Chupakova, O. V. Galanina, E. V. Garin, O. Ju. Gidora, D. G. Grummo, O. D. Kovalev, V. B. Kolesnikov, A. A. Kotov, S. A. Kutenkov, M. M. Leonov, E. V. Lobunicheva, A. O. Lukashuk, N. N. Makarenkova, R. M. Manasypov, N. A. Martynenko, V. L. Mironov, P. Yu. Mokshin, O. Yu. Moreva, A. N. Neretina, N. V. Neverova, A. S. Orlov, V. V. Panov, D. A. Philippov, V. N. Podshivalina, T. I. Ponomareva, V. V. Popova, L. M. Pozdeeva, A. A. Prokin, K. I. Prokina, A. A. Przhiboro, D. O. Sadokov, A. S. Sazhnev, S. B. Selyanina, O. N. Skorobogatova, E. I. Sobko, O. V. Sozinov, V. A. Stolbov, Ya. V. Stroynov, D. N. Sudnitsyna, I. A. Shadrin, L. S. Shirokova, N. V. Shorina, K. V. Titova, M. V. Trufanova, I. S. Turbanov, Yu. G. Udodenko, E. M. Volkova, E. M. Vorobyeva, M. Ya. Voytehov, O. N. Yarygina, N. I. Yermolaeva, S. A. Zabelina, N. A. Zavyalov, V. L. Zaytseva, D. V. Zatsarinnaya, W. Zelalem, N. A. Zeliankevich, E. N. Zhivotova, I. N. Zubov

Current issue of Transactions presents proceedings of the Field workshop and scientific school “Hydrobiological Studies of Mires” (IBIW RAS, Borok, Yaroslavl Region, Russia, 7–10 September 2017). Published works reflect a number of questions facing mire hydrobiology. Special attention is given to biodiversity, composition, structure, dynamics, and functioning of different-type of mire water bodies and water courses (lakes, hollow pools, streams and rivers, lags, mire margins, hollows, sites between hummocks, drains, peat mines, etc.). Structural components (mire waters and bottom sediments, bacterioplankton and virioplankton, phytoplankton, zooplankton, zoobenthos and zoophytes, macrophytes, protists, aquatic vertebrates) of mire water objects, their role and importance to wetland ecosystem functioning are analyzed. The studies have wide geographic coverage: European Russia, Western Siberia, Eastern Siberia, Belarus, Sudan, Ethiopia, Kenya, Thailand, Chile.

The issue is intended for hydrobiologists, ecologists, mire scientists, botanists, algologists, microbiologists, protistologists, entomologists, and specialists in wetland conservation, as well as students and post-graduate students majoring in Biology, Ecology, and other Natural sciences.

Executive editors of the issue

*PhD A. A. Prokin
PhD D. A. Philippov*

Reviewers

*Kuznetsov O. L., Dr. biol., Institute of Biology of Karelian Research Centre Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia
Makarov K. V., Dr. biol., prof., Moscow State University of Education, Moscow, Russia
Mylnikov A. P., Dr. biol., Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Russia
Sirin A. A., Dr. biol., Institute of Forest Science Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia
Sokolov D. D., Dr. biol., corr.-member of the RAS, Lomonosov State University, Moscow, Russia*

Editorial board of IBIW RAS Transactions

<i>S. A. Poddubnyi (Editor-in-Chief), Dr. geogr., IBIW RAS, Borok, Russia</i>	<i>V. T. Komov, Dr. biol., prof., IBIW RAS, Borok, Russia</i>
<i>A. V. Krylov (Deputy Editor), Dr. biol., prof., IBIW RAS, Borok, Russia</i>	<i>V. I. Lazareva, Dr. biol., IBIW RAS, Borok, Russia</i>
<i>A. A. Bobrov, PhD., IBIW RAS, Borok, Russia</i>	<i>N. M. Mineeva, Dr. biol., IBIW RAS, Borok, Russia</i>
<i>Hai Doan Nhu, PhD., Institute of Oceanography, VAST, Nha Trang, Vietnam</i>	<i>Lam Nguyen Ngoc, PhD., prof., Institute of Oceanography, VAST, Nha Trang, Vietnam</i>
<i>A. N. Dzyuban, Dr. biol., IBIW RAS, Borok, Russia</i>	<i>A. A. Protasov, Dr. biol., prof., IHB NASU, Kiev, Ukraine</i>
<i>B. K. Gabrielyan, Dr. biol., prof., SC ZHE NAS RA, Yerevan, Armenia</i>	<i>C. Robinson, PhD., EAWAG, Zurich, Switzerland</i>
<i>V. K. Golovanov, Dr. biol., IBIW RAS, Borok, Russia</i>	<i>V. P. Semchenko, Dr. biol., corr.-member NASB, Minsk, Belarus</i>

Published by the decision of IBIW RAS Academic council

*The publication was funded by the Center for Protection and Restoration of Peatland Ecosystems
of the Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences*

*Editorial address: 152742 Borok, Nekouz District, Yaroslavl Region,
Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences
telephone / fax (48547) 2-48-09; e-mail: trud@ibiw.yaroslavl.ru*

СОДЕРЖАНИЕ

<i>О. В. Анисимова</i> ДЕСМИДИЕВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ СФАГНОВЫХ БОЛОТ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ: ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ	10
<i>Е. А. Афанасьев, Д. Н. Судницына, Е. М. Воробьева</i> ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ АЛЬГОЛОГИЧЕСКИЕ И ГИДРОХИМИЧЕСКИЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ НИЗИННОГО БОЛОТА С ВЫХОДАМИ ПОДЗЕМНЫХ СОЛОНОВАТЫХ ВОД (ПСКОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)	19
<i>Ю. А. Бобров, Л. М. Поздеева, Д. А. Филиппов</i> ИЗМЕНЕНИЕ БИОМОРФОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ФЛОРЫ БОЛОТА В ХОДЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ЕГО ПОВЕРХНОСТНОЙ ГИДРОГРАФИЧЕСКОЙ СЕТИ	23
<i>М. Я. Войтехов</i> К ВОПРОСУ О ПРИЧИНАХ ДЛИТЕЛЬНОЙ УСТОЙЧИВОСТИ ВОДОЁМОВ (ОЗЕРКОВ, МОЧАЖИН) СРЕДИ ОЛИГОТРОФНЫХ И ДИСТРОФНЫХ БОЛОТ	30
<i>Е. М. Волкова, Д. В. Зацаринная</i> ГИДРОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ БОЛОТ СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ	36
<i>Э. В. Гарин</i> К ФЛОРЕ ВЫРАБОТАННЫХ ТОРФЯНИКОВ ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТИ	40
<i>Д. Г. Груммо, Н. А. Зеленкевич, О. В. Созинов</i> ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АССОЦИАЦИИ ANDROMEDA POLIFOLIA–SPHAGNUM RUBELLUM (ВЕРХОВОЕ БОЛОТО «БОЛЬШОЙ МОХ», БЕЛАРУСЬ)	46
<i>Н. И. Ермолаева</i> ВКЛАД ЗООПЛАНКТОНА В ПРОЦЕССЫ НАКОПЛЕНИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В МАЛЫХ ОЗЁРАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ	52
<i>С. А. Забелина, Л. С. Широкова, О. Д. Ковалев, А. В. Чупаков, А. А. Чупакова</i> СТРУКТУРА БАКТЕРИОПЛАНКТОНА ТЕРМОКАРСТОВЫХ ОЗЁР БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ	58
<i>Н. А. Завьялов</i> ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ И ТРУДНОСТИ ИЗУЧЕНИЯ БОБРОВ НА БОЛОТАХ	63
<i>В. Л. Зайцева, О. В. Галанина, Д. А. Филиппов</i> О ЗООПЛАНКТОНЕ НЕКОТОРЫХ БОЛОТНЫХ ВОДОЁМОВ ПИНЕЖСКОГО РАЙОНА АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ	76
<i>В. Б. Колесников</i> ВЛИЯНИЕ ПОЖАРОВ НА СОСТАВ НАСЕЛЕНИЯ ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ СФАГНОВОГО БОЛОТА В ЛЕСОСТЕПИ	82
<i>С. А. Кутенков</i> ГИДРОЛОГИЧЕСКИЕ И ГИДРОХИМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ УЧАСТКОВ БОЛОТНЫХ ЛЕСОВ У ОЗ. НИЖНЕЕ ПАДОЗЕРО (КАРЕЛИЯ)	88

<i>Е. В. Лобуничева, Д. А. Филиппов</i> ЗООПЛАНКТОН ВНУТРИБОЛОТНЫХ ПЕРВИЧНЫХ ОЗЁР ШИЧЕНГСКОГО БОЛОТА (ВОЛОГОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)	95
<i>А. О. Лукашук</i> ВОДНЫЕ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫЕ (HEMIPTERA: HETEROPTERA) ВОДОЁМОВ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ БЕРЕЗИНСКОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА	101
<i>Н. Н. Макарёнкова, Д. А. Филиппов</i> О ВОДОРОСЛЯХ БОЛОТА В НИЖНЕМ ТЕЧЕНИИ РЕКИ ИЛЕЗЫ (ТАРНОГСКИЙ РАЙОН, ВОЛОГОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)	105
<i>Н. А. Мартыненко</i> КОЛЛЕКЦИЯ КУЛЬТУР ДЕСМИДИЕВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ БОЛОТ ПЕРМСКОГО КРАЯ	110
<i>В. Л. Миронов</i> ОБ ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ ВЕГЕТАЦИИ <i>SPHAGNUM MAJUS</i> В БОЛОТНЫХ ТОПЯХ КАРЕЛИИ	115
<i>П. Ю. Мокшин, Е. Н. Животова, А. В. Черевичко</i> ЗООПЛАНКТОН БОЛОТНЫХ ВОДОЁМОВ В ОСЕННЕ-ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД	119
<i>А. Н. Неретина, В. Зелалем, А. А. Котов</i> РОД <i>NOTOALONA RAJAPAKSA ET FERNANDO</i> , 1987 (CHYDORIDAE: ALONINAE) В ТРОПИЧЕСКИХ ЗАБОЛОЧЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ, С ОСОБЫМ ВНИМАНИЕМ К АФРИКЕ	126
<i>В. В. Панов</i> О РАЗДЕЛЕНИИ ПОНЯТИЙ «БОЛОТО», «БОЛОТО – ВОДНЫЙ ОБЪЕКТ» И «БОЛОТНЫЙ ВОДНЫЙ ОБЪЕКТ»	130
<i>В. Н. Подшивалина</i> ЗООПЛАНКТОН БОЛОТНЫХ ОЗЁР НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ РАЗВИТИЯ	141
<i>А. А. Пржиборо</i> РЕОФИЛЬНЫЕ ПО ПРОИСХОЖДЕНИЮ ДВУКРЫЛЫЕ (INSECTA: DIPTERA) – НЕОБЫЧНЫЕ КОМПОНЕНТЫ СООБЩЕСТВ СФАГНОВЫХ БОЛОТ ЮГА ЧИЛИ	147
<i>А. А. Прокин</i> ВОДНЫЕ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫЕ ТЕРРАСНЫХ И ВОДРАЗДЕЛЬНЫХ БОЛОТ СРЕДНЕРУССКОЙ ЛЕСОСТЕПИ	157
<i>К. И. Прокина, Д. А. Филиппов</i> МАТЕРИАЛЫ О СВОБОДНОЖИВУЩИХ ГЕТЕРОТРОФНЫХ ЖГУТИКОНОСЦАХ БОЛОТ СЕВЕРНОЙ И ЮЖНОЙ ОСЕТИИ	177
<i>Д. О. Садоков, Д. А. Филиппов</i> О ЗАРАСТАНИИ БОЛОТНЫХ ОЗЁР ДАРВИНСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА	183
<i>А. С. Сажнев</i> МАТЕРИАЛЫ К ФАУНЕ И ЭКОЛОГИИ ВОДНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (INSECTA: COLEOPTERA) БОБРОВЫХ ПРУДОВ МАЛЫХ ВОДОТОКОВ РДЕЙСКОГО ЗАПОВЕДНИКА В ПРЕДЕЛАХ ПОЛИСТОВО-ЛОВАТСКОЙ БОЛОТНОЙ СИСТЕМЫ (НОВГОРОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)	189

<i>А. С. Сажнев, Д. А. Филиппов</i> О ВОДНЫХ И АМФИБИОТИЧЕСКИХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (INSECTA: COLEOPTERA) БОЛОТНЫХ ВОДОЁМОВ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ	194
<i>С. Б. Селянина, М. В. Труфанова, О. Н. Ярыгина, А. С. Орлов, Т. И. Пономарева, К. В. Титова, И. Н. Зубов</i> ОСОБЕННОСТИ БИОТРАНСФОРМАЦИИ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ В УСЛОВИЯХ БОЛОТНЫХ ЭКОСИСТЕМ СЕВЕРА (НА ПРИМЕРЕ ИЛАССКОГО БОЛОТНОГО МАССИВА)	200
<i>О. Н. Скоробогатова, О. Ю. Гидора</i> СТРУКТУРА ВОДОРΟΣЛЕЙ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ (НИЖНЕВАРТОВСКИЙ РАЙОН, ХМАО-ЮГРА)	207
<i>Е. И. Собко, Р. М. Манасыпов, С. А. Забелина, А. В. Чупаков, А. А. Чупакова, Н. В. Шорина</i> СОСТАВ И СТРУКТУРА ЗООПЛАНКТОНА ТЕРМОКАРСТОВЫХ ОЗЁР БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ (НЕНЕЦКИЙ АВТОНОМНЫЙ ОКРУГ)	213
<i>В. А. Столбов, В. В. Попова</i> К ИЗУЧЕНИЮ ВОДЯНЫХ КЛЕЩЕЙ (HYDRACHNIDIA, HALACAROIDEA) БОЛОТ ПОДТАЁЖНОЙ ЗОНЫ ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ	218
<i>Я. В. Стройнов, Д. А. Филиппов</i> ВИРИО- И БАКТЕРИОПЛАНКТОН ПЕРВИЧНЫХ ОЗЁР ШИЧЕНГСКОГО БОЛОТА (ВОЛОГОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)	222
<i>И. С. Турбанов, В. Б. Колесников, А. А. Пржиборо</i> К ФАУНЕ ЛОЖНОСКОРПИОНОВ (ARACHNIDA: PSEUDOSCORPIONES) СФАГНОВЫХ БОЛОТ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ И ЮГА ЧИЛИ	228
<i>Ю. Г. Удоденко, Д. А. Филиппов</i> РТУТЬ В ТОРФЯНЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ШИЧЕНГСКОГО БОЛОТА (ВОЛОГОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)	236
<i>Д. А. Филиппов, М. М. Леонов</i> ПЕРВЫЕ МАТЕРИАЛЫ О РАКОВИННЫХ АМЕБАХ (TESTACEA) БОЛОТ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ.....	243
<i>Д. А. Филиппов</i> ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ГИДРОБИОЦЕНОЗОВ РАЗНОТИПНЫХ БОЛОТНЫХ ВОДОЁМОВ И ВОДОТОКОВ	251
<i>А. В. Черевичко</i> СУКЦЕССИЯ ЗООПЛАНКТОНА ЗАБОЛОЧЕННЫХ ОЗЁР И БОЛОТ ОЗЁРНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ	278
<i>А. А. Чупакова, А. В. Чупаков, Л. С. Широкова, С. А. Забелина, О. Ю. Морева, Н. В. Неверова</i> БИОГЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ В ВОДНЫХ ОБЪЕКТАХ ЗАБОЛОЧЕННЫХ ЛАНДШАФТОВ ТУНДРЫ И СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ (АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ)	289
<i>И. А. Шадрин</i> ОПРЕДЕЛЕНИЕ ТОКСИЧНОСТИ БОЛОТНЫХ ВОД МЕТОДАМИ БИОТЕСТИРОВАНИЯ	293

CONTENTS

<i>O. V. Anissimova</i> DESMIDS OF <i>SPHAGNUM</i> BOGS IN THE MOSCOW REGION: SPECIES DIVERSITY AND ECOLOGICAL PREFERENCES	10
<i>E. A. Afanasyev, D. N. Sudnitsyna, E. M. Vorobyova</i> PRELIMINARY ALGOLOGICAL AND HYDROCHEMICAL RESULTS OF INVESTIGATIONS OF THE LOWLAND MIRE WITH OUTLETS OF GROUND BRACKISH WATER (PSKOV REGION, RUSSIA)	19
<i>Yu. A. Bobroff, L. M. Pozdeeva, D. A. Philippov</i> VARIATION IN BIOMORPHOLOGICAL STRUCTURE OF MIRE FLORA DURING THE EVOLUTION OF ITS SURFACE HYDROGRAPHIC NETWORK	23
<i>M. Ya. Voytehov</i> POSSIBLE CAUSES FOR LONG-TERM SUSTAINABILITY OF STANDING WATER BODIES (HOLLOW-POOLS, HOLLOWES) IN OLIGOTROPHIC AND DISTROPHIC BOGS	30
<i>E. M. Volkova, D. V. Zatsarinnaya</i> HYDROLOGICAL FEATURES OF MIRES ON THE MIDDLE-RUSSIAN UPLAND	36
<i>E. V. Garin</i> CONTRIBUTION TO THE FLORA OF EXHAUSTED PEATLANDS OF YAROSLAVL REGION, RUSSIA	40
<i>D. G. Grummo, N. A. Zeliankevich, O. V. Sozinov</i> ECOLOGICAL AND PHYTOCENOTIC DESCRIPTION OF THE ANDROMEDA POLIFOLIA– <i>SPHAGNUM</i> RUBELLUM ASSOCIATION (RAISED BOG “BOLSHOY MOKH”, BELARUS)	46
<i>N. I. Yermolaeva</i> CONTRIBUTION OF ZOOPLANKTON TO PROCESSES OF ACCUMULATION OF ORGANIC MATTER IN SMALL LAKES OF WESTERN SIBERIA	52
<i>S. A. Zabelina, L. S. Shirokova, O. D. Kovalev, A. V. Chupakov, A. A. Chupakova</i> STRUCTURE OF BACTERIOPLANKTON IN THERMOCARST LAKES OF BOLSHHEZEMELSKAYA TUNDRA	58
<i>N. A. Zavyalov</i> PECULIARITIES OF ECOLOGY AND DIFFICULTIES IN STUDY OF BEAVERS IN MIRES	63
<i>V. L. Zaytseva, O. V. Galanina, D. A. Philippov</i> ON THE ZOOPLANKTON OF SOME MIRE WATER BODIES OF PINEGA DISTRICT, ARKHANGELSK REGION, RUSSIA	76
<i>V. B. Kolesnikov</i> EFFECT OF FIRE ON THE FAUNA OF ORIBATID MITES OF A <i>SPHAGNUM</i> MIRE IN FOREST-STEPPE	82
<i>S. A. Kutenkov</i> HYDROLOGICAL AND HYDROCHEMICAL CHARACTERISTICS OF FORESTED MIRE SITES IN THE VICINITY OF LAKE PADOZERO (KARELIA, RUSSIA)	88

<i>E. V. Lobunicheva, D. A. Philippov</i> ZOOPLANKTON OF INTRAMIRE PRIMARY LAKES OF THE SHICHENGSKOE MIRE (VOLOGDA REGION, RUSSIA)	95
<i>A. O. Lukashuk</i> AQUATIC AND SEMIAQUATIC TRUE BUGS (HEMIPTERA: HETEROPTERA) OF WATER BODIES IN RAISED BOGS OF BEREZINSKY BIOSPHERE RESERVE	101
<i>N. N. Makarenkova, D. A. Philippov</i> ON THE ALGAE OF A MIRE IN THE LOWER REACH OF THE ILEZA RIVER (TARNOGA DISTRICT, VOLOGDA REGION, RUSSIA)	105
<i>N. A. Martynenko</i> CULTURE COLLECTION OF DESMIDS FROM THE MIRES OF THE PERM TERRITORY (RUSSIA)	110
<i>V. L. Mironov</i> ON EXTREME CONDITIONS FOR THE GROWTH OF <i>SPHAGNUM MAJUS</i> IN MIRE WATER TRACKS OF KARELIA (RUSSIA)	115
<i>P. Yu. Mokshin, E. N. Zhivotova, A. V. Cherevichko</i> ZOOPLANKTON OF MIRE WATER BODIES IN THE AUTUMN-SPRING SEASON	119
<i>A. N. Neretina, W. Zelalem, A. A. Kotov</i> THE GENUS <i>NOTOALONA</i> RAJAPAKSA ET FERNANDO, 1987 (CHYDORIDAE: ALONINAE) IN TROPICAL SWAMPY AREAS, WITH PARTICULAR ATTENTION TO AFRICA	126
<i>V. V. Panov</i> ABOUT THE DISTINCTION BETWEEN THE CONCEPTS “MIRE”, “MIRE – WATER OBJECT” AND “WATER OBJECT OF THE MIRE”	130
<i>V. N. Podshivalina</i> ZOOPLANKTON IN MIRE LAKES AT DIFFERENT EVOLUTIONARY STAGES	141
<i>A. A. Przhiboro</i> DIPTERA (INSECTA) OF RHEOPHILOUS ORIGIN AS UNUSUAL FAUNAL ELEMENTS IN <i>SPHAGNUM</i> BOGS OF SOUTHERN CHILE	147
<i>A. A. Prokin</i> AQUATIC MACROINVERTEBRATES OF TERRACE AND WATERSHED MIRES OF THE MIDDLE RUSSIAN FOREST-STEPPE	157
<i>K. I. Prokina, D. A. Philippov</i> MATERIALS ON THE FREE-LIVING HETEROTROPHIC FLAGELLATES OF NORTH AND SOUTH OSSETIA MIRES	177
<i>D. O. Sadokov, D. A. Philippov</i> ON OVERGROWING OF MIRE LAKES IN DARWINSKIY STATE RESERVE	183
<i>A. S. Sazhnev</i> CONTRIBUTION TO THE FAUNA AND ECOLOGY OF WATER BEETLES (INSECTA: COLEOPTERA) OF BEAVER PONDS ON SMALL RUNNING WATERS IN THE RDEYSKY NATURE RESERVE WITHIN THE POLIST-LOVAT MIRE SYSTEM (NOVGOROD REGION, RUSSIA)	189

<i>A. S. Sazhnev, D. A. Philippov</i> ON AQUATIC AND AMPHIBIOTIC BEETLES (INSECTA: COLEOPTERA) OF MIRE WATER BODIES OF VOLOGDA REGION, RUSSIA	194
<i>S. B. Selyanina, M. V. Trufanova, O. N. Yarygina, A. S. Orlov, T. I. Ponomareva, K. V. Titova, I. N. Zubov</i> PECULIARITIES OF THE BIOTRANSFORMATION OF ORGANIC MATTER UNDER THE CONDITIONS OF NORTHERN MIRE ECOSYSTEMS (BY THE EXAMPLE OF ILASSKOE MIRE MASSIF, RUSSIA)	200
<i>O. N. Skorobogatova, O. Ju. Gidora</i> STRUCTURE OF ALGAE IN RAISED BOGS (NIZHNEVARTOVSK DISTRICT, KHANTY-MANSI AUTONOMOUS AREA – YUGRA, RUSSIA)	207
<i>E. I. Sobko, R. M. Manasypov, S. A. Zabelina, A. V. Chupakov, A. A. Chupakova, N. V. Shorina</i> COMPOSITION AND STRUCTURE OF ZOOPLANKTON IN THERMOKARST LAKES OF BOLSHEZEMELSKAYA TUNDRA (NENETS AUTONOMOUS AREA, RUSSIA)	213
<i>V. A. Stolbov, V. V. Popova</i> CONTRIBUTION TO THE FAUNA OF WATER MITES (HYDRACHNIDIA, HALACA-ROIDEA) IN MIRES OF SUBTAIGA ZONE OF THE TYUMEN REGION, RUSSIA	218
<i>Ya. V. Stroynov, D. A. Philippov</i> VIRIO- AND BACTERIOPLANKTON IN PRIMARY LAKES OF THE SHICHENSKOE MIRE (VOLOGDA REGION, RUSSIA)	222
<i>I. S. Turbanov, V. B. Kolesnikov, A. A. Przhiboro</i> CONTRIBUTION TO THE FAUNA OF FALSE SCORPIONS (ARACHNIDA: PSEUDOSCORPIONES) IN <i>SPHAGNUM</i> BOGS OF NORTHWESTERN RUSSIA AND SOUTHERN CHILE	228
<i>Yu. G. Udodenko, D. A. Philippov</i> MERCURY IN PEAT DEPOSITS OF THE SHICHENSKOE MIRE (VOLOGDA REGION, RUSSIA)	236
<i>D. A. Philippov, M. M. Leonov</i> FIRST DATA ON TESTATE AMOEBAE (TESTACEA) IN MIRES OF VOLOGDA REGION, RUSSIA	243
<i>D. A. Philippov</i> SPECIFIC FEATURES OF STRUCTURAL ORGANIZATION OF HYDROBIOCENOSES IN DIFFERENT-TYPE OF MIRE WATER BODIES AND WATER COURSES	251
<i>A. V. Cherevichko</i> ZOOPLANKTON SUCCESSION IN PALUDIFIED LAKES AND MIRES OF LAKE ORIGIN	278
<i>A. A. Chupakova, A. V. Chupakov, L. S. Shirokova, S. A. Zabelina, O. Yu. Moreva, N. V. Neverova</i> BIOGENIC ELEMENTS IN WATER OBJECTS OF BOGGY LANDSCAPES OF TUNDRA AND NORTHERN BOREAL FOREST ZONES (ARKHANGELSK REGION, RUSSIA)	289
<i>I. A. Shadrin</i> DETERMINATION OF TOXICITY OF MIRE WATERS BY BIOTESTING METHODS	293

УДК 582.271(470.311)

ДЕСМИДИЕВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ СФАГНОВЫХ БОЛОТ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ: ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ

О. В. Анисимова

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Биологический факультет
119992 г. Москва, ул. Ленинские горы, д. 1, стр. 12, e-mail: flora_oa@mail.ru

Обобщены существующие сведения о видовом разнообразии десмидиевых водорослей из девяти болотных массивов Московской области. К настоящему времени для региона известно 236 видов, разновидностей и форм из порядков Desmidiales и 7 видов из Zygnematales (сем. Mesotaeniaceae). Структура сообществ водорослей в исследованных болотах сильно различается, несмотря на то, что *Staurastrum*, *Cosmarium*, *Euastrum* и *Closterium* везде относятся к числу родов, представленных наибольшим числом видов. Общими для семи из девяти исследованных болот являются *Desmidium swartzii* (Kütz.) de Bary и *Netrium digitus* (Ehrenb. ex Ralfs) Itzigs. et Rothe. Проведённый анализ приуроченности видов к условиям среды обитания показал, что десмидиевые в полной мере освоили болотные биотопы и могут служить индикаторами кислой и слабо кислой деминерализованной и слабо минерализованной воды. Среди индикаторов pH преобладают ацидофилы (163 таксона), нейтральную реакцию воды предпочитают 63 вида. По отношению к минерализации воды в альгофлоре преобладают галофобы и виды, приуроченные к низкому содержанию солей. Многие из десмидиевых предпочитают воды от олиготрофных до мезотрофных (210 таксонов).

Ключевые слова: водоросли, альгофлора болот, биоразнообразие.

ВВЕДЕНИЕ

Альгологические исследования на болотных массивах Московской области единичны. За исключением наших работ, существуют публикации К.И. Мейра [Мейр, 1922 (Meyer, 1922)] на юго-востоке области в Шатурском районе (стационар Петровско-Кобелевской дачи) и на западе, в Рузском районе [Кузнецов, Щербаков, 1925 (Kuznetsov, Scherbakov, 1925)] и Одинцовском районе [Вермель, 1928 (Vermel, 1928); Дунэ, 1928 (Dune, 1928); Коршиков, 1928 (Korshikov, 1928); Левкина и др., 1984 (Levkina et al., 1984)], которые, однако, касаются общего видового состава водорослей. Специальные исследования видового разнообразия конъюгат были проведены в последние годы на территории Химкинского [Анисимова, Терлова, 2015a (Anissimova Terlova, 2015a)] и Павлово-Посадского [Анисимова, 2013 (Anissimova,

2013); Anissimova, 2015)] районов. По результатам многолетнего мониторинга опубликованы также сведения о флоре конъюгат нескольких болот в окрестностях Звенигородской биологической станции МГУ в Одинцовском районе [Анисимова и др., 2005, 2011 (Anissimova et al., 2005, 2011); Анисимова, Дмитриева, 2011 (Anissimova, Dmitrieva, 2011)]. Обобщены сведения о распространении видов из родов *Micrasterias* и *Euastrum* в водоёмах Московской области [Анисимова, Терлова, 2014, 2015b (Anissimova Terlova, 2014, 2015b)].

Цель данной работы заключалась в обобщении материалов о видовом разнообразии и экологической приуроченности десмидиевых водорослей сфагновых болот Московской области.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящей работы послужили обобщения собственных данных по сборам проб водорослей из 6 болот, расположенных в четырёх районах Московской области и данные из литературы, в которых имеются упоминания о десмидиевых водорослях болот региона. Использованы результаты исследований 1920–1921 гг. [Мейр, 1922 (Meyer, 1922)] системы из пяти озёр в окрестностях Кобелевского и Морозовского болот (измерений pH и минерализации автор не проводит). В наш обзор включены материалы, полученные в 1924 г. на болоте, переходящем от сфагнового к лесному, окружающем оз. Глубокое [Кузнецов, Щербаков, 1925 (Kuznetsov, Scherbakov, 1925)], мочажины, pH 4.1–6.7. Сведения о десмидие-

вых водорослях Луцинского болота (сплавина, мочажины; pH 4.2–6.4) получены из результатов сборов 1926–1927 гг. [Коршиков, 1928 (Korshikov, 1928)]. Данные по флоре Волковского болота из сборов 1952–1979 гг. [Левкина и др., 1984 (Levkina et al., 1984)] в таксономическом списке мы объединили с собственными (болото, озёра, сплавина, мочажины; 253 образца; 2000–2015 гг.; pH 4.5–5.8; минерализация 5–30 мг/л). Наши сборы выполнены также в Одинцовском районе: Шараповское болото (озёра, сплавина; 315 образцов; 2000–2015 гг.; pH 4.1–7.1; минерализация 5–40 мг/л) и в окрестности д. Волково (переходное лесное болото, мочажины; 7 образцов; 2011–2015 гг.; pH 5.6–6.0; минерализация 5–10 мг/л). В Павлово-

Посадском районе, в окрестностях г. Электрогорск (озёра, сплавина, мочажины; 45 образцов; 2011–2016 гг.; pH 5.5–6.5; минерализация 4–70 мг/л). В Талдомском районе, 16 км восточнее г. Талдома, 1 км восточнее д. Айбутово (мочажины; 28 образцов, 2014–2015 гг.; pH 4.2–5.6; минерализация 4–45 мг/л (пробы отобраны М.Я. Войтеховым)). В Химкинском районе, Филинское болото (озёра, сплавина, мочажины; 53 образца; 2013–2014 гг.; pH 4.4–7.0; минерализация 5–140 мг/л).

Отбор проб осуществляли общепринятыми методами, уделяя особое внимание специфическим для конъюгат биотопам (отжим растений с края сплавины на карьерах и мелководных участках, отжим сфагновых мхов, обвод-

нённые мочажины на сплаvine и т.п.). Материал фиксировали раствором формальдегида (до концентрации в пробе 10%). Идентификацию водорослей проводили с использованием светового (СМ – Leica DM1000) и сканирующих электронных микроскопов (СЭМ – Camscan и Jeol JSM-6308LA). Для СЭМ материал готовили по описанной ранее методике [Анисимова, 2014 (Anissimova, 2014)]. Во время отбора образцов измеряли pH и общую минерализацию воды с помощью портативных pH/mB/°C-метра Hanna Instruments 8314 и кондуктометра Hanna Instruments DIST-2. Экологическая приуроченность таксонов водорослей приводится по литературе [Косинская, 1950 (Kosinskaya, 1950); Coesel, Meesters, 2008, 2013].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ниже приводится таксономический список обнаруженных десмидиевых водорослей болот Московской области.

В таблице использован ряд сокращений. Болотные массивы: РК – в окрестностях Петровско-Кобелевской дачи, G – окружающее оз. Глубокое, L – Луцинское, Pl – в окрестностях д. Волково, V – Волковское, S – Шараповское, F – Филинское, E – в окрестностях г. Электрогорск,

T – восточнее д. Айбутово. Тип местообитания: ae – аэрофит, ep – эпифит, B – бентосный, P – планктонный, P-B – тихопланктонный. Отношение к трофности воды: ot – в олиготрофных, mt – в мезотрофных, eu – в евтрофных. Индикаторы галообности: hb – галофоб, i – индифферент-олигогалоф. Индикаторы pH воды: acf – ацидофил, nt – нейтрофил, alf – алкалофил.

Распространение и экологическая приуроченность десмидиевых водорослей болот Московской области

Distribution and ecological preferences of desmids in bogs of Moscow Region

Таксон / Taxon	PK	G	L	Pl	V	S	F	E	T	m	t	h	pH
<i>Actinotaenium crassiusculum</i> (de Bary) Teiling	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	hb	acf
<i>A. cucurbita</i> (Bréb.) Teiling	–	–	–	–	+	+	+	+	+	–	–	hb	acf
<i>A. cucurbitinum</i> (Bisset) Teiling	–	–	+	–	+	–	–	+	–	–	–	hb	acf
<i>A. perminutum</i> (G.S. West) Teiling	–	–	–	+	–	+	–	+	–	P-B	–	i	acf
<i>A. silvae-nigrae</i> (Rabanus) Kouwets et Coesel	–	–	–	–	+	–	–	+	–	–	–	hb	acf
<i>A. turgidum</i> (Bréb.) Teiling	–	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–	i	nt
<i>Bambusina borreri</i> (Ralfs) Cleve	–	–	+	–	+	+	+	+	+	P	–	–	acf
<i>Closterium abruptum</i> West	–	–	–	–	–	–	–	+	+	P-B	ot	i	acf
<i>C. acerosum</i> (Schrank) Ehrenb. ex Ralfs	–	+	–	–	–	–	–	+	–	–	eu	i	nt
<i>C. acutum</i> Bréb. in Ralfs	–	–	+	–	+	–	+	–	–	P-B	ot-eu	i	acf-alf
<i>C. acutum</i> f. <i>tenuis</i> Nordst.	–	–	–	–	–	+	–	–	–	P-B	–	i	nt
<i>C. acutum</i> var. <i>linea</i> (Perty) West et G.S. West	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	i	nt
<i>C. angustatum</i> Kütz. ex Ralfs	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	ot-mt	hb	acf
<i>C. archerianum</i> Cleve in P. Lundell	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	ot-mt	–	nt
<i>C. baillyanum</i> (Bréb.) Bréb.	–	–	–	–	+	–	–	+	–	–	ot-mt	hb	acf
<i>C. baillyanum</i> var. <i>alpinum</i> (Viret) Grönblad	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	ot-mt	hb	nt
<i>C. calosporum</i> Wittr.	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	mt	hb	acf
<i>C. closterioides</i> (Ralfs) A. Louis et Peeters	–	+	–	–	+	+	–	+	–	–	ot	hb	acf
<i>C. closterioides</i> var. <i>intermedium</i> (J. Roy et Bisset) Ruzicka	–	–	–	–	–	–	+	+	–	–	ot	hb	acf
<i>C. cornu</i> Ehrenb. ex Ralfs	–	–	–	–	+	–	+	–	–	–	ot-mt	hb	acf
<i>C. costatum</i> Corda ex Ralfs	–	–	–	–	+	–	+	+	–	–	mt	i	acf
<i>C. cynthia</i> De Notaris	–	–	+	–	–	–	+	+	–	P-B	ot-mt	i	acf
<i>C. diana</i> Ehrenb. ex Ralfs	–	–	–	–	–	+	+	+	–	P-B	mt	i	nt
<i>C. diana</i> var. <i>minus</i> Hieron.	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	mt	i	nt
<i>C. diana</i> var. <i>pseudodiana</i> (J. Roy) Willi Krieger	–	–	–	–	–	–	+	+	–	–	mt	i	nt
<i>C. didymotocum</i> Ralfs	–	–	+	–	+	+	–	+	–	–	mt	hb	acf
<i>C. directum</i> W. Archer	–	–	–	+	+	–	–	+	–	–	ot	hb	acf
<i>C. gracile</i> Bréb. ex Ralfs	–	–	–	–	+	+	+	+	–	P	ot-mt	hb	acf
<i>C. idiosporum</i> West et G.S. West	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	ot-mt	–	nt

Таксон / Taxon	PK	G	L	PI	V	S	F	E	T	m	t	h	pH
<i>C. incurvum</i> Bréb.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	mt-eu	i	acf-alf
<i>C. intermedium</i> Ralfs	-	-	-	-	+	-	+	+	-	P	ot-mt	-	acf
<i>C. jenneri</i> Ralfs	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	ot-mt	-	acf
<i>C. juncidum</i> Ralfs	-	-	-	-	+	-	+	+	-	P	ot	hb	acf
<i>C. kuetzingii</i> Bréb.	-	-	-	-	-	-	+	+	-	P	mt	i	nt
<i>C. lineatum</i> Ehrenb. ex Ralfs	-	-	-	-	+	-	-	+	-	P	mt	-	acf
<i>C. lunula</i> (O.F. Müll.) Nitzsch. ex Ralfs	-	-	+	-	-	+	-	+	-	-	mt	i	acf
<i>C. macilentum</i> Bréb.	-	-	-	-	+	+	-	-	-	P-B	mt	i	nt
<i>C. moniliferum</i> (Bory) Ehrenb. ex Ralfs	-	+	-	-	+	-	+	+	-	-	mt-eu	-	nt
<i>C. navicula</i> (Bréb.) Lütkem.	-	-	+	-	+	+	+	+	-	P-B	ot-mt	-	acf
<i>C. parvulum</i> Nägeli	-	-	-	-	+	+	+	+	-	P-B	mt	i	nt
<i>C. peracerosum</i> var. <i>elegans</i> G.S. West	-	-	-	-	+	-	-	-	-	P	mt	i	nt
<i>C. prunum</i> Bréb.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	P	ot-eu	i	acf-alf
<i>C. ralfsii</i> Bréb. ex Bréb. in Ralfs	-	-	-	-	-	-	-	+	-	P	mt	hb	acf
<i>C. ralfsii</i> var. <i>hybridum</i> Rabenh.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	mt	i	acf
<i>C. regulare</i> Brébisson	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	mt	-	nt
<i>C. rostratum</i> Ehrenb. ex Ralfs	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	mt	-	acf
<i>C. setaceum</i> Ehrenb. ex Ralfs	-	-	-	-	-	+	+	+	-	P	ot-mt	hb	acf
<i>C. striolatum</i> Ehrenb. ex Ralfs	-	-	+	-	+	+	+	-	-	P-B	ot-mt	-	acf
<i>C. tumidulum</i> F. Gay	-	-	-	-	-	-	+	-	-	P-B	eu	-	nt
<i>C. tumidum</i> L.N. Johnson	-	-	-	-	+	+	-	+	-	P	ot	hb	acf
<i>C. turgidum</i> Ehrenb. ex Ralfs	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	mt	hb	acf
<i>C. venus</i> Kütz. ex Ralfs	-	-	+	-	-	+	+	+	-	-	ot-mt	-	nt
<i>Cosmarium abbreviatum</i> Racib.	-	-	-	-	+	-	-	+	-	P	mt	-	nt
<i>C. blyttii</i> Wille	-	-	-	-	-	-	+	+	-	P-B	ot-mt	-	acf
<i>C. blyttii</i> var. <i>novae-sylvae</i> West et G.S. West	-	-	-	+	-	+	-	+	-	-	ot-mt	-	acf
<i>C. botrytis</i> Menegh. ex Ralfs	-	+	-	-	-	-	+	-	-	P	mt	i	nt
<i>C. botrytis</i> var. <i>emarginatum</i> Hansg.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	P	mt	-	nt
<i>C. circulare</i> Reinsch	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>C. connatum</i> Bréb. ex Ralfs	-	-	-	-	-	+	+	+	-	B	mt	i	nt
<i>C. conspersum</i> var. <i>latum</i> (Bréb.) West et G.S. West	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	mt	-	-
<i>C. constrictum</i> Delp.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. contractum</i> Kirchn.	+	-	-	-	-	-	-	+	-	P-B	ot-mt	hb	acf
<i>C. contractum</i> var. <i>minutum</i> (Delponte) West et G.S. West	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>C. cymatonotophorum</i> West	-	-	-	-	+	-	+	-	-	P-B	ot	hb	acf
<i>C. difficile</i> Lütkem.	-	-	-	-	-	+	-	+	-	B	mt	hb	acf
<i>C. hornavanense</i> var. <i>dubovianum</i> (Lütkenmüller) Ruzička	-	-	-	-	-	-	+	-	-	P-B	mt	hb	nt
<i>C. humile</i> (F. Gay) Nordst. in De Toni	-	-	-	-	-	-	+	+	-	P-B	mt	i	nt
<i>C. impressulum</i> Elfving	-	-	-	-	-	+	+	+	-	P-B	mt	hb	nt
<i>C. lundellii</i> Delponte	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	i	nt
<i>C. margaritifera</i> Menegh. ex Ralfs	-	+	-	-	-	-	-	-	-	P-B	mt	i	acf
<i>C. obsoletum</i> (Hantzsch) Reinsch	-	-	-	+	-	+	-	+	-	-	ot-mt	-	-
<i>C. obtusatum</i> Schmidle	-	-	-	-	-	-	+	-	-	P	ot-mt	i	nt
<i>C. ordinatum</i> (Børgesen) West et G.S. West	-	-	-	+	-	-	-	+	-	B	ot-mt	hb	acf
<i>C. ornatum</i> Ralfs	-	-	-	-	-	-	-	+	-	B	ot-mt	-	acf
<i>C. ovale</i> Ralfs ex Ralfs	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	mt	-	acf
<i>C. pachydermum</i> P. Lundell	-	-	-	-	-	-	+	-	-	B	mt	i	nt
<i>C. phaseolus</i> Bréb. ex Ralfs	-	+	-	-	-	-	-	-	-	P-B	mt	i	-
<i>C. portianum</i> W. Archer	-	-	-	-	-	+	+	-	-	B	mt	i	acf
<i>C. portianum</i> var. <i>nephroideum</i> Wittr.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	B	mt	-	acf
<i>C. prominulum</i> var. <i>subundulatum</i> West et G.S. West	-	-	-	-	-	-	-	+	-	P-B	ot	-	acf
<i>C. pseudoamoenum</i> Wille	-	-	-	-	+	+	-	+	+	P-B	ot	-	acf
<i>C. pseudoconnatum</i> Nordst.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	P-B	ot	hb	acf
<i>C. pseudoprotuberans</i> Kirchn.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	P-B	mt	-	-
<i>C. pseudopyramidatum</i> P. Lundell	-	-	+	+	-	+	-	+	-	P-B	ot	-	acf
<i>C. punctulatum</i> Bréb.	-	-	-	-	-	+	-	+	-	P-B	mt-eu	hb	acf
<i>C. punctulatum</i> var. <i>subpunctulatum</i> (Nordst.) Børgesen	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>C. pyramidatum</i> Bréb. in Ralfs	-	-	-	-	-	-	-	+	-	B	ot	hb	acf
<i>C. pyramidatum</i> var. <i>stenonotum</i> (Nordstedt) Klebs	-	-	-	-	-	-	-	+	-	B	ot	hb	acf
<i>C. quadratum</i> var. <i>boldtii</i> (Messikommer) Krieger et Gerloff	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	mt	-	-
<i>C. quadratum</i> Ralfs ex Ralfs	-	-	-	-	-	+	+	+	-	B	mt	hb	nt

Таксон / Taxon	PK	G	L	Pl	V	S	F	E	T	m	t	h	pH
<i>C. quadrum</i> P.Lundell	-	-	-	-	-	-	+	-	-	B	mt	hb	acf
<i>C. regnellii</i> Wille	-	-	-	-	-	-	+	+	-	P-B	mt-eu	-	nt
<i>C. regnellii</i> var. <i>pseudoregnellii</i> (Messik.) Willi Krieger et Gerloff	-	-	-	-	-	+	+	+	-	P-B	mt-eu	-	nt
<i>C. reniforme</i> (Ralfs) W. Archer	-	-	-	-	-	+	-	-	-	P-B	mt-eu	i	nt
<i>C. reniforme</i> var. <i>compressum</i> Nordst.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	P	mt-eu	i	nt
<i>C. simplicius</i> (West et G.S. West) Grönblad	-	-	-	-	-	-	+	+	+	w-ae	mt	-	-
<i>C. subadoxum</i> Grönblad	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	mt	-	-
<i>C. subgranatum</i> var. <i>borgei</i> Willi Krieg.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	mt-eu	-	nt
<i>C. subprotumidum</i> Nordst.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	P-B	mt	-	nt
<i>C. subtumidum</i> Nordst. in Wittr. et Nordst.	-	-	-	-	+	-	-	+	-	P-B	ot	-	acf
<i>C. taxichondrum</i> P.Lundell	-	-	-	-	-	-	-	+	-	P-B	ot	-	acf
<i>C. tinctum</i> var. <i>intermedium</i> Nordst.	-	-	-	-	+	-	+	+	-	P-B	ot	-	acf
<i>C. venustum</i> (Bréb.) W. Archer in A. Pritch.	-	-	-	-	+	+	-	+	-	P-B	ot	i	acf
<i>C. vogesiacum</i> Lemmerm.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Cylindrocystis brebissonii</i> (Menegh. ex Ralfs) de Bary	-	-	+	-	+	-	+	+	-	ae-ep	ot-mt	-	acf
<i>C. crassa</i> de Bary	-	-	-	-	+	+	-	-	-	w-ae	ot	-	acf
<i>Desmidium grevillei</i> (Kütz.) de Bary	-	-	+	-	+	+	+	+	+	B	ot-mt	i	nt
<i>D. swartzii</i> (C. Agardh) C. Agardh ex Ralfs	-	+	+	-	+	+	+	+	+	B	mt	-	nt
<i>Docidium baculum</i> Bréb. in Ralfs	-	-	-	-	-	-	-	+	-	P-B	ot	-	acf
<i>Euastrum ansatum</i> (Ehrenb.) Ralfs	-	-	+	-	-	+	+	+	-	P-B	ot-mt	i	acf
<i>E. ansatum</i> var. <i>rhomboidale</i> F. Duceilier	-	-	-	-	-	-	-	+	-	P-B	ot-mt	hb	acf
<i>E. bidentatum</i> Nägeli	-	-	+	+	+	-	+	+	+	P-B	ot-mt	i	acf
<i>E. bidentatum</i> var. <i>speciosum</i> (Boldt) Schmidle	-	-	-	-	+	-	-	-	-	P-B	ot-mt	i	acf
<i>E. binale</i> (Turpin) Ehrenb. ex Ralfs	-	-	-	-	+	+	-	-	-	P-B	ot	hb	acf
<i>E. binale</i> f. <i>sectum</i> Turn.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	P-B	ot	hb	acf
<i>E. binale</i> var. <i>gutwinskii</i> (Schmidle) Homfeld	-	-	+	+	+	+	+	-	+	P-B	ot	hb	acf
<i>E. coeseli</i> Kouwets	-	-	-	-	-	+	+	+	-	P-B	mt	hb	acf
<i>E. denticulatum</i> F. Gay	-	-	-	-	-	-	+	+	-	P-B	ot-mt	i	acf
<i>E. dubium</i> Nägeli	-	-	+	-	-	+	+	-	-	P-B	ot	hb	acf
<i>E. elegans</i> (Bréb.) Kütz. ex Ralfs	-	-	-	-	-	-	+	-	-	P-B	mt	hb	acf
<i>E. erosum</i> P. Lundell	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	hb	acf
<i>E. gayanum</i> De Toni	-	-	-	-	-	+	+	+	-	P-B	mt	hb	acf
<i>E. gemmatum</i> (Bréb.) Bréb. ex Ralfs	-	+	-	-	-	-	-	-	-	B	ot	hb	acf
<i>E. germanicum</i> (Schmidle) Willi Krieger	-	-	-	-	-	-	+	-	-	B	mt-eu	i	nt
<i>E. humerosum</i> Ralfs	-	-	-	-	+	-	-	-	-	B	ot-mt	hb	acf
<i>E. humerosum</i> var. <i>affine</i> (Ralfs) G.C. Wall.	-	-	-	-	+	-	-	+	-	B	ot-mt	hb	acf
<i>E. insigne</i> Hassall ex Ralfs	-	-	-	-	-	-	+	-	-	B	ot	hb	acf
<i>E. insulare</i> (Wittr.) J. Roy	-	-	-	-	-	+	+	+	-	P-B	mt	hb	acf
<i>E. montanum</i> West et G.S. West	-	-	+	-	-	-	-	-	-	P-B	ot-mt	hb	acf
<i>E. oblongum</i> (Grev.) Ralfs ex Ralfs	-	+	+	+	-	-	+	+	-	B	mt	hb	acf
<i>E. pulchellum</i> Bréb.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	B	ot	-	acf
<i>E. sibiricum</i> Boldt	-	-	-	-	-	-	+	+	-	P-B	mt	-	acf
<i>E. validum</i> West et G.S. West	-	-	-	-	-	+	-	+	-	P-B	ot-mt	hb	acf
<i>Haplotaenium minutum</i> (Ralfs) Bando	-	-	+	-	+	-	-	-	-	P-B	ot	i	acf
<i>H. rectum</i> (Delponte) Bando	-	-	-	-	+	-	-	+	-	P-B	ot-mt	-	acf
<i>Hyalotheca dissiliens</i> Bréb. ex Ralfs	-	-	+	-	+	+	+	+	-	P-B	mt	i	nt
<i>H. mucosa</i> (Mertens in Dillwyn) Ehrenb. ex Ralfs	-	-	-	-	-	+	-	-	-	P-B	mt	hb	acf
<i>Mesotaenium endlicherianum</i> Nägeli	-	+	-	-	-	-	-	-	-	B, ae	ot	hb	acf
<i>Micrasterias americana</i> Ehrenb. ex Ralfs	-	+	+	-	-	-	-	-	-	B	mt	i	acf
<i>M. americana</i> var. <i>boldtii</i> Gutw.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	B	mt	i	acf
<i>M. apiculata</i> (Ehrenb.) Menegh. ex Ralfs	-	-	-	-	-	-	-	+	-	P-B	mt	i	acf
<i>M. crux-melitensis</i> (Ehrenb.) Hassall ex Ralfs	-	-	-	-	-	-	+	+	-	P-B	mt	i	acf
<i>M. decemdentata</i> (Nägeli) W. Archer	-	-	-	-	+	+	-	-	-	P-B	mt	hb	acf
<i>M. denticulata</i> Bréb. ex Ralfs	-	-	-	-	-	-	+	+	-	B	ot-mt	hb	acf
<i>M. fimbriata</i> Ralfs	-	-	-	-	-	-	+	+	-	B	mt	i	acf
<i>M. fimbriata</i> var. <i>spinosa</i> Bisset in J. Roy	-	-	-	-	-	-	+	+	-	B	mt	i	acf
<i>M. furcata</i> Ralfs	-	-	-	-	-	-	-	+	-	P-B	mt	i	acf
<i>M. papillifera</i> Bréb. in Ralfs	-	-	-	-	-	-	-	+	-	B	mt	hb	acf
<i>M. pinnatifida</i> Kütz. ex Ralfs	-	-	-	+	+	+	-	-	-	P-B	mt	-	acf
<i>M. radiosa</i> Ralfs	-	-	-	-	-	-	-	+	-	B	mt	-	acf
<i>M. rotata</i> (Grev.) Ralfs ex Ralfs	-	-	+	-	+	-	+	+	-	B	mt	hb	acf

Таксон / Taxon	PK	G	L	Pl	V	S	F	E	T	m	t	h	pH
<i>M. thomasi</i> W. Archer	-	-	-	-	-	+	-	+	-	B	mt	hb	acf
<i>M. thomasi</i> var. <i>notata</i> (Nordst.) Grönblad	-	-	-	-	-	+	-	+	-	B	mt	hb	acf
<i>M. truncata</i> (Corda) Bréb. ex Ralfs	-	-	+	-	+	+	+	+	+	P-B	ot-mt	hb	acf
<i>M. truncata</i> var. <i>crenata</i> (Bréb.) Grönblad	-	-	-	-	-	-	+	-	-	P-B	ot-mt	hb	acf
<i>Netrium digitus</i> (Ehrenb. ex Ralfs) Itzigs. et Rothe	-	-	+	+	+	+	+	+	+	B	ot-mt	hb	acf
<i>N. oblongum</i> (de Bary) Lütkenh.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	B	ot-mt	hb	acf
<i>Penium cylindrus</i> (Ehrenb.) Bréb. ex Ralfs	-	-	-	-	-	+	-	-	-	P-B	ot	-	acf
<i>P. polymorphum</i> (Perty) Perty	-	-	-	-	+	+	-	-	+	B	ot	hb	acf
<i>P. spinospermum</i> Josh.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	B	ot	hb	acf
<i>P. spirostriolatum</i> J. Barker	-	-	-	-	-	-	+	-	-	B	ot-mt	hb	acf
<i>Pleurotaenium baculoides</i> (J. Roy et Bisset) Play-fair	-	-	-	-	-	-	-	+	-	B	ot-mt	-	acf
<i>P. coronatum</i> (Bréb.) Rabenh.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	mt	i	nt
<i>P. ehrenbergii</i> (Bréb.) de Bary	-	-	-	-	-	-	+	+	-	B	mt	i	acf
<i>P. eugeneum</i> (W.B. Turner) West et G.S. West	-	-	-	-	-	-	-	+	-	B	mt	-	acf
<i>P. nodosum</i> (Bailey) P. Lundell	-	-	-	-	-	-	-	+	-	B	mt	-	acf
<i>P. trabecula</i> (Ehrenb.) Nägeli	-	+	-	-	-	+	-	+	-	P-B	mt-eu	i	nt
<i>P. truncatum</i> (Bréb.) Nägeli	-	-	-	-	-	-	+	-	-	B	mt	-	acf
<i>Sphaerosoma filiforme</i> Ralfs	-	-	-	-	-	-	-	+	-	P-B	mt	-	acf
<i>Spirotaenia condensata</i> Bréb. ex Ralfs	-	-	+	-	+	+	+	-	-	P-B	ot-mt	hb	acf
<i>S. minuta</i> Thur.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	P-B	ot	hb	acf
<i>Spondylosium pulchellum</i> W. Archer	-	-	-	+	+	+	-	+	-	P-B	ot	i	acf
<i>S. secedens</i> (de Bary) W. Archer	+	-	-	-	+	-	-	-	-	P-B	mt	-	acf
<i>Staurostrum acutum</i> Bréb.	-	-	-	-	-	-	+	-	+	P-B	ot-mt	i	acf
<i>S. anatinum</i> Cooke et Wills in Cooke	-	-	-	-	-	-	-	+	-	P-B	ot-mt	-	nt
<i>S. arachne</i> Ralfs ex Ralfs	-	-	-	-	-	-	-	+	-	P-B	ot	hb	acf
<i>S. asterioideum</i> var. <i>nanum</i> (Wille) Grönblad	-	-	+	-	-	-	-	-	-	P	mt	-	nt
<i>S. avicula</i> var. <i>lunatum</i> (Ralfs) Coesel et Meesters	-	-	-	-	-	-	-	+	-	P-B	ot-mt	i	nt
<i>S. boreale</i> West et G.S. West	-	-	-	-	+	-	+	+	-	P-B	ot-mt	i	acf
<i>S. boreale</i> var. <i>quadriradiatum</i> Korshikov	-	-	-	-	-	-	+	-	-	P-B	ot-mt	i	acf
<i>S. borgeanum</i> Schm. in Grönblad	-	-	-	-	-	-	+	-	+	P-B	ot	hb	acf
<i>S. brachiatum</i> Ralfs	-	-	-	-	+	+	-	-	-	P-B	ot	hb	acf
<i>S. brebissonii</i> W. Archer in A. Pritch.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	P-B	mt	i	acf
<i>S. controversum</i> Brébisson	-	-	-	-	-	-	+	-	-	P-B	ot	hb	acf
<i>S. cristatum</i> (Nägeli) W. Archer in A. Pritch.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	B	ot-mt	-	acf
<i>S. cyrtocerum</i> Bréb. ex Ralfs	-	-	-	-	-	-	+	-	-	P-B	mt	i	nt
<i>S. dilatatum</i> Ehrenb. ex Ralfs	-	-	+	-	-	-	-	-	-	P-B	mt	-	acf
<i>S. duacense</i> West et G.S. West	-	-	-	-	-	-	-	+	-	P-B	ot-mt	-	acf
<i>S. forficulatum</i> P. Lundell	-	-	-	-	-	-	+	-	-	P-B	ot-mt	-	acf
<i>S. furcatum</i> (Ehrenb.) Bréb.	-	-	-	-	+	+	-	-	-	P-B	ot	hb	acf
<i>S. furcigerum</i> Bréb. in Menegh.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	P-B	ot-mt	i	nt
<i>S. gracile</i> Ralfs ex Ralfs	-	+	+	-	+	+	+	-	-	P-B	ot-mt	i	nt
<i>S. hexacerum</i> (Ehrenb.) Wittr.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	P-B	mt	-	nt
<i>S. inconspicuum</i> F. Gay	-	-	+	-	+	-	+	+	+	P-B	ot	hb	acf
<i>S. kouwetsii</i> Coesel	-	-	-	-	-	-	+	-	-	P-B	ot-mt	-	acf
<i>S. lapponicum</i> (Schm.) Grönblad	-	-	-	-	-	-	-	+	-	P-B	mt	i	acf
<i>S. manfeldtii</i> Delponte	-	-	-	-	-	-	-	+	-	P-B	ot-mt	i	nt
<i>S. manfeldtii</i> var. <i>pseudosebaldi</i> (Wille) Coesel et Meesters	-	-	-	-	+	-	-	+	-	P-B	ot-mt	i	nt
<i>S. manfeldtii</i> var. <i>splendidum</i> (Messikommer) Coesel	-	-	-	-	-	-	-	+	-	P-B	ot-mt	i	nt
<i>S. margaritaceum</i> Menegh. ex Ralfs	-	-	+	-	-	+	-	-	-	P-B	ot	hb	acf
<i>S. monticulosum</i> Bréb. in Menegh. ex Ralfs	-	-	-	-	-	-	-	-	+	P-B	ot-mt	-	acf
<i>S. muticum</i> Bréb. ex Ralfs	-	-	-	-	-	-	+	-	-	P-B	ot-mt	i	nt
<i>S. ophiura</i> P. Lundell	-	-	-	-	-	-	-	+	-	P	ot	i	acf
<i>S. orbiculare</i> Ehrenb. ex Ralfs	-	-	-	-	-	+	-	-	-	P-B	ot-mt	i	nt
<i>S. oxyacanthum</i> W. Archer	-	-	-	-	-	-	+	-	-	P-B	ot-mt	i	nt
<i>S. paradoxum</i> Meyen in Irénée-Marie	+	-	-	-	+	+	-	-	-	P-B	ot	hb	acf
<i>S. pilosum</i> (Nägeli) W. Archer in A. Pritch.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	P-B	mt	i	acf
<i>S. polytrichum</i> (Perty) Rabenh.	-	-	-	-	+	-	-	+	-	B	mt	hb	acf
<i>S. punctulatum</i> Bréb. ex Ralfs	-	-	-	+	+	+	-	-	-	P-B	ot	hb	acf
<i>S. pungens</i> Bréb. ex Ralfs	-	-	-	-	-	-	+	-	-	P-B	ot-mt	i	acf
<i>S. ralfsii</i> (West et G.S. West) Coesel et Meesters	-	-	-	-	-	-	+	-	+	P-B	ot-mt	i	nt
<i>S. simonyi</i> Heimerl	-	-	-	-	-	-	+	-	-	P-B	ot	hb	acf
<i>S. simonyi</i> var. <i>semicirculare</i> Coesel	-	-	-	-	-	-	+	-	-	P-B	ot	hb	acf

Таксон / Taxon	PK	G	L	PI	V	S	F	E	T	m	t	h	pH
<i>S. teliferum</i> Ralfs.	–	–	–	–	–	+	–	–	–	P	ot-mt	i	nt
<i>S. tetracerum</i> Ralfs	–	–	–	–	–	–	–	+	–	P-B	ot-eu	i	acf-alf
<i>S. trapezioides</i> Coesel et Meesters	–	–	–	–	–	–	+	–	–	P-B	ot-mt	i	acf
<i>S. vestitum</i> Ralfs	–	–	–	+	+	+	–	–	–	P-B	ot	hb	acf
<i>Staurodesmus connatus</i> (P.Lundell) Thomasson	–	–	–	+	–	+	–	–	–	–	ot	hb	acf
<i>S. convergens</i> (Ehrenb. ex Ralfs) Teiling	–	–	–	–	–	+	+	+	–	P-B	ot-mt	i	acf
<i>S. cuspidatus</i> (Bréb. ex Ralfs) Teiling	+	–	–	–	–	–	–	–	–	P-B	ot-mt	i	nt
<i>S. dejectus</i> (Bréb. ex Ralfs) Teiling	–	–	–	–	+	+	–	–	–	P-B	ot-mt	i	nt
<i>S. dickiei</i> (Ralfs) S. Lill.	–	–	–	–	–	+	–	–	–	P-B	ot-mt	i	acf
<i>S. extensus</i> (O. Borge) Teiling	–	–	–	–	–	+	–	+	–	P-B	ot-mt	i	acf
<i>S. extensus</i> var. <i>joshuae</i> (Gutw.) Teiling	–	–	–	–	–	–	–	+	–	P-B	ot-mt	i	acf
<i>S. extensus</i> var. <i>rectus</i> (B. Eichler et Raciborski) Coesel et Meesters	–	–	–	–	–	–	+	–	–	P-B	ot-mt	i	acf
<i>S. glaber</i> (Ehrenb.) Teiling	–	–	–	–	+	–	–	+	–	P-B	ot-mt	i	acf
<i>S. glaber</i> var. <i>debaryanus</i> (Nordst.) Teiling	–	–	–	–	–	–	–	+	–	P-B	ot-mt	i	acf
<i>S. incus</i> var. <i>indentatus</i> (West et G.S. West) Coesel et Meesters	–	–	–	–	+	–	–	–	–	P	ot	hb	acf
<i>S. spencerianus</i> (Mask.) Teiling	–	–	–	–	–	+	–	–	–	P-B	ot	hb	acf
<i>S. validus</i> var. <i>subincus</i> (West et G.S. West) Coesel et Meesters	–	–	–	–	–	–	–	+	–	P-B	ot	hb	acf
<i>Teilingia granulata</i> (J. Roy et Bisset) Bourr.	–	–	–	–	–	+	+	+	–	P-B	mt	i	nt
<i>Tetmemorus brebissonii</i> (Menegh.) Ralfs ex Ralfs	–	–	–	–	+	–	–	–	–	P-B	ot	hb	acf
<i>T. brebissonii</i> var. <i>minor</i> de Bary	–	–	–	–	+	–	–	–	–	P-B	ot	hb	acf
<i>T. granulatus</i> Bréb. ex Ralfs ex Ralfs	–	–	+	–	+	–	–	+	–	P-B	ot-mt	i	acf
<i>T. laevis</i> Kütz. ex Ralfs	–	–	–	–	+	–	–	+	–	B, ae	ot	hb	acf
<i>Xanthidium antilopaeum</i> (Bréb.) Kütz.	–	–	+	–	–	–	–	+	–	P-B	mt	i	nt
<i>X. armatum</i> (Bréb.) Rabenh. ex Ralfs	–	–	–	–	+	+	–	+	–	P-B	ot	hb	acf
<i>X. bifidum</i> (Bréb.) Deflandre	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	ot-mt	–	acf
<i>X. concinnum</i> W.Archer	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	i	nt
<i>X. cristatum</i> Bréb. ex Ralfs	–	–	+	–	–	–	–	+	–	P-B	mt	i	nt
<i>X. fasciculatum</i> Ehrenb. ex Ralfs	–	–	–	–	–	–	+	–	–	P-B	mt	i	nt
<i>X. octocorne</i> Ehrenb. ex Ralfs	–	–	–	–	+	+	–	+	–	P-B	ot	hb	acf

К настоящему времени на болотах Московской области зафиксировано 236 видов, разновидностей и форм плакодермных десмидиевых водорослей, относящихся к 21 роду из 4 семейств порядка Desmidiaceae. Семейство Desmidiaceae представлено наиболее разнообразно и в болотах области обнаружено 187 таксонов, семейство Closteriaceae насчитывает 45 видов из единственного во флоре рода *Closterium*, семейство Peniaceae – 4 вида из рода *Penium*. Кроме того, следует отметить, что для изученных водоёмов известно 7 видов саккодермных десмидиевых водорослей из семейства Mesotaeniaceae порядка Zygnematales.

Рассмотрение флор отдельных болот показывает, что структура сообществ сильно различается, несмотря на то, что в целом, в число лидирующих родов входят *Staurostrum*, *Cosmarium*, *Euastrum* и *Closterium*. Так, в Шарповском болоте основу флоры составляют все 4 рода, в Филинском – 3 рода (*Staurostrum*, *Cosmarium*, *Closterium*), в болотах в окрестностях оз. Глубокое – 3 рода, но в другой последовательности (*Cosmarium*, *Closterium*, *Euastrum*), Электрогорских болотах – *Cosmarium* и *Closterium*. Другие флоры показы-

вают ещё более различные структуры: в Луцинском болоте лидируют *Staurostrum* и *Closterium*, Талдомском – только *Staurostrum*, в Волковском – *Closterium*, а в болотах Петровско-Кобелевской дачи – *Cosmarium*.

Сходство флор на видовом уровне ещё меньше. Особняком стоит состав болот Петровско-Кобелевской дачи, где обнаружено всего 5 видов десмидиевых водорослей, да и в целом по утверждению К.И. Мейра во всех болотных озёрах состав водорослей крайне бедный, что может быть обусловлено низким содержанием кислорода на протяжении разных сезонов года. В болоте вокруг оз. Глубокое и на лесном болоте в окрестностях д. Волково обнаружено по 15 таксонов, при этом их состав принципиально различный. Низкое разнообразие десмидиевых может быть связано с тем, что основную часть обоих болот составляют евтрофные участки, для которых не характерно преобладание этой группы водорослей.

В Талдомском районе болота занимают большие площади. Обследованный небольшой участок массива показал низкое видовое разнообразие десмидиевых водорослей, ограниченный 18 видами из 10 родов. Дистрофные воды

не позволяют развиваться большинству конъюгат, которые предпочитают более «питательную» среду. Существование Луцинского верхового болота заканчивается в 1970–80-х гг., когда было проведено осушение его территории. В настоящее время сохранился небольшой участок сплавины (около 150 м²) с бедной альгофлорой, на котором десмидиевых водорослей не обнаруживается. В начале XX века там было найдено 39 таксонов из 15 родов.

Небольшие по своей площади Волковское и Шараповское болота (с системами зарастающих карьеров), несмотря на то, что они располагаются сравнительно недалеко друг от друга, имеют близкое число видов (76 и 74 соответственно), но различающийся видовой состав. Общими для этих болот являются 34 таксона, характеризующиеся как широкораспространённые. Различия обусловлены, прежде всего, особенностями водно-минерального питания этих болот: Волковское – типичное олиготрофное с дистрофными водами, а Шараповское – мезотрофное.

Филинское болото несёт выраженную антропогенную нагрузку в своей периферической части. За счёт разнообразия условий местообитаний, трофности вод в карьерах, влиянию близлежащих шоссе и железнодорожного полотна, флора десмидиевых представлена 100 видами. В центральной части болота разнообразие и численность водорослей значительно выше, нежели в краевой.

Наибольшим видовым разнообразием десмидиевых отличается флора большого болотного массива близ г. Электрогорск (136 видов и разновидностей). Многочисленные карьеры имеют воды от олиготрофных до евтрофных, дистрофные сплавинные участки довольно обширные и разнообразные по степени обводнения. Уникальными для флоры области здесь отмечены 46 видов, некоторые из которых – редкие для России (*Euastrum coeseli*, *E. luetkemulleri*, *E. sinuosum*, *Cosmarium ordinatum*, *C. simplicius*, *C. subadoxum*, *C. vogesiacum*, *S. manfeldtii* var. *splendidum*).

Широко распространённые виды были обнаружены в 7 из 9 исследованных болотах – *Desmidium swartzii* и *Netrium digitus*. В шести болотах встречены *Bambusina borreri*, *Desmidium grevillei*, *Euastrum bidentatum*, *E. binale* var. *gutwinskii*, *Micrasterias truncata*.

Анализ экологической приуроченности десмидиевых к условиям среды обитания показал, что подавляющее большинство из них это типичные обитатели болот: кислые и слабо кислые воды предпочитают 163 таксона из 230, для которых известна приуроченность. В качестве индикаторов нейтральных вод можно рассматривать только 63 вида. Лишь 4 вида могут обитать в широком диапазоне pH (от слабо кислой до слабо щелочной).

По отношению к минерализации воды (имеются сведения для 175 таксонов) половина анализируемой альгофлоры предпочитает исключительно деминерализованные воды, а другая половина может обитать и в водах со слабой минерализацией. Известно, что большинство десмидиевых не выносят присутствие в воде высокого содержания ионов кальция [Brook, 1981].

Трофность воды – важный критерий развития десмидиевых, многие из них живут в диапазоне от олиго- до мезотрофных условий (210 таксонов). Тем не менее, известно 2 вида, обитающих в евтрофных водах и 10 таксонов – в мезотрофно-евтрофных.

Несмотря на распространённое ошибочное мнение о том, что десмидиевые водоросли типичные планктонные организмы, в литературе приводятся сведения о том, что большинство из них ведут бентосный или факультативно-бентосный образ жизни (169 видов). Только для 20 видов показана их приуроченность к планктону. В свою очередь вневодные местообитания предпочитают лишь 3 вида (*Cylindrocystis brebissonii*, *C. crassa*, *Mesotaenium endlicherianum*), способны развиваться в них ещё 2 (*Cosmarium simplicius*, *Tetmemorus laevis*).

На примере флор десмидиевых водорослей болот Московской области показано, что видовое разнообразие этих организмов в болотных экосистемах может достигать значительных величин. Водоросли освоили разные внутриболотные биотопы и показывают выраженную приуроченность к типично болотным условиям (слабо и деминерализованной кислой и слабо кислой воде). Дальнейшие исследования позволят уточнить распространение видов данной группы водорослей и их экологотрофическую приуроченность, оценить их роль в альгоценозах болот.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования проведены на оборудовании Центра коллективного пользования МГУ имени М.В. Ломоносова при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ и выполнены в рамках государственного задания МГУ часть 2, п. 01 10. Автор выражает признательность М.Я. Войтехову за предоставленные альгологические пробы и Е.Ф. Терловой за помощь при сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анисимова О.В. Мелкие представители рода *Cosmarium* (Conjugatophyceae, Desmidiales) из сфагновых болот Московской области // Новости систематики низших растений. 2013. Т. 47. С. 13–20.
- Анисимова О.В. Методы подготовки десмидиевых водорослей (Desmidiales, Charophyta) для изучения в сканирующий электронный микроскоп // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге. Материалы докл. III Междунар. науч. конф. 24–29 августа 2014 г. Борок, Россия. Ярославль, 2014. С. 8–10.
- Анисимова О.В., Дмитриева А.Н. Зигнемовые водоросли Шараповского болота (Московская обл.) // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге. Екатеринбург: УрО РАН. 2011. С. 82–87.
- Анисимова О.В., Дмитриева А.Н., Кезля Е.М. К флоре конъюгат болот Звенигородской биологической станции // Тр. Звенигородской биол. станции им. С.Н. Скадовского. Вып. 5. М., 2011. С. 46–52.
- Анисимова О.В., Танченко Е.М., Романова О.Л. Альгофлора Волковского болота (Московская обл.) // Тр. Звенигородской биол. станции. Вып. 4. М., 2005. С. 142–153.
- Анисимова О.В., Терлова Е.Ф. Дополнение к флоре десмидиевых водорослей (Desmidiales, Conjugatophyceae) Московской области // Бот. журн. 2015а. Т. 100, № 1. С. 15–19.
- Анисимова О.В., Терлова Е.Ф. Род *Euastrum* Ehrenberg (Conjugatophyceae) в болотах Московской области // Вопросы современной альгологии. 2015б. № 1(8). URL: <http://algology.ru/665>
- Анисимова О.В., Терлова Е.Ф. Род *Micrasterias* C.Agardh (Conjugatophyceae) в водоёмах Московской области // Вопросы современной альгологии. 2014. № 1(5). URL: <http://algology.ru/476>
- Вермель Е.М. К фауне жгутиковых Луцинского болота // Тр. Звенигородской гидрофизиол. станции. Применение методов физической химии к изучению экологии пресных вод. М., 1928. С. 399–403.
- Дунэ Э. Некоторые данные по биологии планктона торфяного карьера «Сима» в связи с физико-химическими условиями среды // Тр. Звенигородской гидрофизиол. станции. Применение методов физической химии к изучению экологии пресных вод. М., 1928. С. 366–379.
- Коршиков А.А. Некоторые данные о распределении водорослей и жгутиковых в Луцинском болоте // Тр. Звенигородской гидрофизиол. станции. Применение методов физической химии к изучению экологии пресных вод. М., 1928. С. 404–431.
- Косинская Е.К. Флора споровых растений СССР. Т. 5, вып. 1. Десмидиевые водоросли. М.–Л.: Наука, 1960. 706 с.
- Кузнецов С.И., Щербаков А.П. К вопросу о распределении болотных микроорганизмов в зависимости от физико-химических свойств болотной воды // Тр. гидробиол. станции на Глубоком оз. 1925. Т. 6, вып. 2–3. С. 54–62.
- Левкина Л.М., Сизова Т.П., Успенская Г.Д. Альгофлора верхового болота Волковское Московской области // Вестник Моск. ун-та. Сер. биол. 1984. Вып. 3. С. 39–42.
- Мейер К.И. Озёра Петровско-Кобелевской дачи и их растительность // Шатурская болотная система. 1922. Вып. 2. С. 11–38.
- Anissimova O.V. New species of desmids (Conjugatophyceae, Charophyta) to the Algae flora of Moscow Region // Moscow Biological Science Bulletin. 2015. Vol. 70, № 2. P. 78–81. DOI: 10.3103/S0096392515020029
- Brook A.J. The Biology of Desmids // Botanical Monographs. 1981. Vol. 16. P. 1–276.
- Coesel P.F.M., Meesters K.J. Desmids of the lowlands. Mesotaeniaceae and Desmidaceae of the European lowlands. Zeist: KNNV Publ., 2007. 351 p.
- Coesel P.F.M., Meesters K.J. European flora of the desmid genera *Staurostrum* and *Staurodesmus*. Zeist: KNNV Publ., 2013. 357 p.

REFERENCES

- Anissimova O.V. 2013. Melkie predstaviteli roda *Cosmarium* (Conjugatophyceae, Desmidiales) is sfagnovykh bolot Moskovskoy oblasti [Some small-sized *Cosmarium* (Conjugatophyceae, Desmidiales) from *Sphagnum* bogs of the Moscow region] // Novosti sistematiki nizshikh rasteniy. Vol. 47. S. 13–20. [In Russian]
- Anissimova O.V. 2014. Metody podgotovki desmidievykh (Desmidiales, Charophyta) vodoroslej dlya izucheniya v skaniruyushchiy elektronnyy mikroskop [Methods of processing samples of desmids (Desmidiales, Charophyta) for scanning electron microscopy] // Vodorosli: problemy taksonomii, ekologii i ispolzovaniya v monitoringe: Materialy dokladov III Mezhdunar. nauch. konf. 24–29 avgusta 2014 g. Borok, Rossiya. Yaroslavl. S. 8–10. [In Russian]
- Anissimova O.V. 2015. New species of desmids (Conjugatophyceae, Charophyta) to the Algae flora of Moscow Region // Moscow Biological Science Bulletin. Vol. 70, № 2. P. 78–81. DOI: 10.3103/S0096392515020029
- Anissimova O.V., Dmitrieva A.N. 2011. Zignemovye vodorosli Sharapovskogo bolota (Moskovskaya obl.) [Conjugatophyceae from Sharapovskoe bog (Moscow region)] // Vodorosli: problemy taksonomii, ekologii i ispolzovanie v monitoringe. Ekaterinburg. S. 82–87. [In Russian]
- Anissimova O.V., Dmitrieva A.N., Kezlja E.M. 2011. K flore kon'yugat Zvenigorodskoj biologicheskoy stantsii [On the flora of Conjugatophyceae from bogs of Zvenigorod Biological Station] // Trudy Zvenigorodskoy biologicheskoy stantsii imeni S.N. Skadovskogo. Vol. 5. Moscow. S. 46–52. [In Russian]
- Anissimova O.V., Tanchenko E.M., Romanova O.L. 2005. Algoflora Volkovskogo bolota (Moskovskaya obl.) [Algoflora of Volkovskoe mire (Moscow region)] // Trudy Zvenigorodskoy biologicheskoy stantsii. T. 4. Moscow. S. 142–153. [In Russian]

- Anissimova O.V., Terlova E.F. 2014. *Micrasterias* C. Agardh (Conjugatophyceae) v vodoyomakh Moskovskoj oblasti [*Micrasterias* C. Agardh (Conjugatophyceae) in bogs of the Moscow region] // Voprosy sovremennoj algologii. № 1(5). URL: <http://algology.ru/476> [In Russian]
- Anissimova O.V., Terlova E.F. 2015b. *Euastrum* Ehrenberg (Conjugatophyceae) v bolotakh Moskovskoj oblasti [*Euastrum* Ehrenberg (Conjugatophyceae) in bogs of the Moscow region] // Voprosy sovremennoj algologii. № 1(8). URL: <http://algology.ru/665> [In Russian]
- Anissimova O.V., Terlova E.F. 2015a. Dopolnenie k flore desmidievykh vodoroslej (Desmidiales, Conjugatophyceae) Moskovskoj oblasti [Additions to the desmids flora (Desmidiales, Conjugatophyceae) of Moscow region] // Botanicheskii zhurnal. Vol. 100, № 1. S. 15–19. [In Russian]
- Brook A.J. 1981. The biology of desmids // Botanical Monographs. Vol. 16. P. 1–276.
- Coesel P.F.M., Meesters K.J. 2007. Desmids of the lowlands. Mesotaeniaceae and Desmidaceae of the European lowlands. Zeist: KNNV Publ. 351 p.
- Coesel P.F.M., Meesters K.J. 2013. European flora of the desmid genera *Staurastrum* and *Staurodesmus*. Zeist: KNNV Publ. 357 p.
- Dune E. 1928. Nekotorye dannye po biologii planktona torfyanogo karera «Sima» v svyazi s fiziko-khimicheskimi usloviyami sredy [Some data on the biology of plankton peat quarry «Sima» in connection with the physical and chemical conditions of the environment] // Trudy Zvenigorodskoj gidrofiziologicheskoy stantsii. Primenenie metodov fizicheskoy khimii k izucheniyu ekologii presnykh vod. Moscow. S. 366–379. [In Russian]
- Korshikov A.A. 1928. Nekotorye dannye o raspredelenii vodoroslej i zhgutikovykh v Lutsinskom bolote [Some data on the distribution of algae and flagellates in the Lutsinskoe mire] // Trudy Zvenigorodskoj gidrofiziologicheskoy stantsii. Primenenie metodov fizicheskoy khimii k izucheniyu ekologii presnykh vod. Moscow. S. 404–431. [In Russian]
- Kosinskaya E.K. 1960. Flora sporovykh rastenij SSSR: Desmidievy vodorosli [Cryptogamen flora of USSR: Desmids]. T. 5, Vol. 1. Moscow–Leningrad: Nauka. 706 s. [In Russian]
- Kuznetsov S.I., Scherbakov A.P. 1925. K voprosu o raspredelenii bolotnykh mikroorganizmov v zavisimosti ot fiziko-khimicheskikh svoystv bolotnoj vody [On the distribution of microorganisms of mires depending on the physico-chemical properties of mire water] // Trudy gidrobiologicheskoy stantsii na Glubokom ozere. Vol. 6, is. 2–3. S. 54–62. [In Russian]
- Levkina L.M., Sizova T.P., Uspenskaya G.D. 1984. Algoflora verkhovogo bolota Volkovskoe Moskovskoy oblasti [Algoflora of the *Sphagnum* mire Volkovskoe, Moscow Region] // Vestnik Moskovskogo Universiteta. Ser. biol. Vol. 3. S. 39–42. [In Russian]
- Meyer K.I. 1922. Ozyora Petrovsko-Kobelevskoy dachi i ikh rastitelnost' [Lakes of the Petrovsko-Kobelevskoy summer residence and their vegetation] // Shaturskaya bolotnaya sistema. Vol. 2. S. 11–38. [In Russian]
- Vermel E.M. 1928. K faune zhgutikovykh Lutsinskogo bolota [To fauna flagellates of Lutsinskoe mire] // Trudy Zvenigorodskoj gidrofiziologicheskoy stantsii. Primenenie metodov fizicheskoy khimii k izucheniyu ekologii presnykh vod. Moscow. S. 399–403. [In Russian]

DESMIDS OF *SPHAGNUM* BOGS IN THE MOSCOW REGION: SPECIES DIVERSITY AND ECOLOGICAL PREFERENCES

O. V. Anissimova

Biological faculty, M.V. Lomonosov Moscow State University,
Moscow, 119234, Russia, e-mail: flora_oa@mail.ru

The data on species diversity of desmids in nine bog massifs in the Moscow Region are summarized in the paper. At present, 236 species, varieties and forms of Desmidiales and 7 species of Zygnematales (Mesotaeniaceae) have been reported from the region. The structure of algal communities in the study bogs differs greatly, despite the fact that *Staurastrum*, *Cosmarium*, *Euastrum* and *Closterium* are among the genera represented by the highest numbers of species. *Desmidium swartzii* (Kütz.) De Bary and *Netrium digitus* (Ehrenb. ex Ralfs) Itzigs. et Rothe are common for seven of the nine bogs under study. An analysis of ecological preferences of the species revealed the profound fitness of bogs as habitats for desmids. Desmid algae can serve as indicators of acid and near-acid demineralized water. Among the indicators of pH value, acidophiles predominated (163 taxa); 63 taxa were recorded as neutrophiles. A total of 175 taxa were found to be the indicators of mineralization; one-half of taxa are halophobes, the other half are species adapted to low mineralization. Most of desmids (210 taxa) prefer the waters from oligotrophic to mesotrophic.

Keywords: algae, mire algoflora, biodiversity

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ АЛЬГОЛОГИЧЕСКИЕ И ГИДРОХИМИЧЕСКИЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ НИЗИННОГО БОЛОТА С ВЫХОДАМИ ПОДЗЕМНЫХ СОЛОНОВАТЫХ ВОД (ПСКОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Е. А. Афанасьев, Д. Н. Судницына, Е. М. Воробьева

Государственный научно-исследовательский институт

озерного и речного рыбного хозяйства им. Л.С. Берга, Псковское Отделение – филиал

180007 г. Псков, ул. М. Горького, д. 13, e-mail: katerinka0908@yandex.ru

Впервые проведены гидрохимические исследования и определен состав гидрофильных водорослей уникального низинного болота с выходами соленоватых вод. Болото «Солоники» известно, как единственное в Псковской области местонахождение редких макрофитов (*Blysmus rufus*, *Carex mackenziei*, *Chara baltica*). По предварительным результатам, выходящие на поверхность болота воды имеют повышенную минерализацию (до 1.0–2.4 г/л), специфический хлоридно-сульфатный состав и активную реакцию среды в пределах 6.7–7.0. Состав микроскопических водорослей включает 82 таксона гидрофильных водорослей рангом ниже рода, относящихся к 8 отделам. Преобладают в планктоне синезелёные, зелёные и диатомовые, в эпифитоне – зелёные и синезелёные. Специфику местообитаний подчеркивает наличие в составе гидрофильных водорослей мезогалобов и значительное содержание галофильных видов среди олигогалобов.

Ключевые слова: низинное болото, болотные водоёмы, альгофлора болот, солёность, мезогалобы.

ВВЕДЕНИЕ

В конце XIX – начале XX века первые исследователи флоры Псковской области В.Д. Андреев и Н.И. Пуриг [Миняев, 1970 (Minyaev, 1970)] упоминали засолённый болотистый участок у д. Рюха (около 12 км к юго-востоку от г. Пскова), как местообитание ряда редких видов растений, в частности *Blysmus rufus* (Huds.) Link и *Carex mackenziei* V. Krecz. Отметим, что самое первое известное нам упоминание о болоте с солёными водами в Псковской летописи датируется 1364 г., когда псковичи «поставиша две варницы на Рюхе, да начата соль варити и то не сбытся и повергоша», то есть в том же году были заброшены.

Летом 2015 г. группа сотрудников научных учреждений Санкт-Петербурга (БИН РАН и ЗИН РАН) подтвердила нахождение вышеупомянутых видов на данном засолённом болоте, подчеркнув их приуроченность к морским

побережьям [Ефимов и др., 2016 (Efimov et al., 2016)]. Кроме того, здесь были обнаружены два вида харовых водорослей, один из которых (*Chara baltica* A. Bruzelius) на территории России был отмечен впервые [Ефимов и др., 2016 (Efimov et al., 2016)].

Данное болото местные жители из-за солёного привкуса воды именуют «Солоники». По их сообщениям в период немецкой оккупации и дефицита пищевой соли воду этого болота использовали в быту.

В настоящее время в пределах болота «Солоники» относительно хорошо изученной можно считать лишь флору сосудистых растений. Совершенно отсутствует информация по другим группам организмов, а также по химическому составу воды. Именно поэтому нами были приняты попытки получить сведения об альгофлоре водоёмов данного болота.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Первые ознакомительные выезды на болото «Солоники» (Псковский район, Псковская область; 57°41'24" с.ш., 28°28'38" в.д.) были организованы нами 30 сентября 2016 г. и 24 марта 2017 г. Отбор проб воды для химического анализа и определения видового состава фитопланктона производился с поверхностного слоя болотных «окон» (по 6 проб соответственно), для выявления эпифитных водорослей осуществлялся смыв обрастаний макрофитов, мхов и харовых водорослей. Анализ проб проводился в собственной гидрохимической лабори

тории (Псковское отделение ГосНИОРХ) с применением прибора «Multi 340i/set» (Германия) и общепринятых аналитических методик [Алекин и др., 1973 (Alekin et al., 1973)]. Изучался лишь качественный состав водорослей в живом и фиксированном формалином состоянии. Идентификация видов производилась с использованием ряда отечественных и зарубежных определителей. Номенклатура ориентирована на информационный ресурс “Algae-Base” [Guiry, Guiry, 2017].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Общая характеристика болота. В ландшафтном отношении данный болотный массив

имеет округлую форму и занимает площадь около 0.45 км². Болото представляет собой дос-

таточно открытый травяной массив, окружённый заболоченным лесом с преобладанием *Betula pubescens* Ehrh. и различных видов рода *Salix*. На самом болоте древесные породы произрастают одиночно или небольшими группами. Основным эдификатором растительного покрова болота является тростник южный [*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.], образующий более густые заросли в окраинной части болота и несколько разреженные – в центральной. В местах выхода на поверхность грунтовых вод тростник замещается камышом Табернемонтана [*Schoenoplectus tabernaemontani* (C.C. Gmel.) Palla] и ситнягом болотным [*Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult.].

В гидрологическом отношении данное болото является местом естественной «разгрузки» напорных подземных солоноватых вод, которые растекаются на поверхности в виде мелководных (глубиной не более 10–20 см) своеобразных болотных водоёмов – «луж» или «окон». В настоящее время эти «окна» в результате зарастания практически не имеют значительных площадей «открытой» водной поверхности. Тем не менее, их водный сток формирует на болоте своеобразную связанную между собой сеть окон и ручейков. В итоге эти болотные стоки попадают в р. Дубина, русло которой окаймляет болото «Солоники» с востока (около д. Василёво) и с севера (около д. Черноручье).

Гидрохимическая характеристика. Главной гидрохимической особенностью поверхностных мелководных биотопов болота «Солоники» является повышенная минерализация воды (до 2.4 г/л и удельной электропроводностью до 3850 мкСм/см) специфического хлоридно-сульфатного состава и активной реакцией среды в пределах 6.7–7.0.

Выходящие на поверхность солоноватые воды характеризуются почти полным отсутствием растворённого кислорода (0.4–0.6 мг/л) и имеют специфический «болотный» запах с примесью сероводорода. В дальнейшем при растекании воды в «лужах» и «окнах» содержание кислорода возрастало до 1.8–4.5 мг/л, а в сточных канавах достигало 9.8 мг/л.

Поверхностные воды на болоте имели цветность в пределах 80–140 градусов Pt-Co шкалы и умеренную перманганатную окисляемость в интервале 9.6–17.6 мгО/л. Содержание же биохимически нестойких веществ по данным БПК₅ в разных местах отбора проб изменялось от 1.8–2.6 до 5.2 мгО/л и выше.

Кроме того, биотопы болота «Солоники» характеризуются своеобразным азональным термическим режимом, обусловленным выхо-

дом подземных вод с круглогодичной постоянной температурой (вероятно, порядка 8–10°C). Так, в конце марта 2017 г. при температуре воды освободившейся ото льда р. Дубина в пределах 1.1–1.3°C, температура воды на болоте в разных местах отбора проб колебалась от 4.5 до 10.2°C, то есть в холодный период года анализируемые болотные биотопы имеют повышенный температурный фон.

Альгофлора. Состав микроскопических водорослей исследованных болотных водоёмов приведён ниже в виде списка.

Цианопрокaryota

Aphanocapsa grevillei (Hassal) Rabenhorst
Aphanocapsa holsatica (Lemmermann) Cronberg et Komárek
Aphanocapsa nubelum Komárek et Kling.
Calothrix gypsophila (Kütz.) Thuret emend. V. Poljansky
Calothrix kossinskajae V. Poljansky
Chamaesiphon convervicolus A. Braun in Rabenhorst
Chroococcus giganteus W. West
Chroococcus minor (Kütz.) Nägeli
Chroococcus tenax (Kirchner) Hieron
Chroococcus turgidus (Kütz.) Nägeli
Cyanocystis aquae-dulcis (Reinsch) Kann
Geitlerinema amphibium (Agardh ex Gomont) Anagnostidis
Gloeocapsopsis crepidinum (Thuret) Geitler ex Komárek
Gloeotheca sp.
Gomphosphaeria salina Komarek et Hindak
Leptolyngbia sp.
Lyngbia sp.
Lyngbia aerugineo-coerulea (Kütz.) Gomont sensu Tiwari
Lyngbia sp.
Nostoc kihlmanii Lemmermann
Nostoc paludosum Kütz. ex Bornet et Flahault
Oscillatoria guttulata van Goor
Oscillatoria lacustris (Klebahn) Geitler
Oscillatoria quadripunctulata Brühl et Biswas f. *crassa* (Anissimova) Elenkin
Phormidium ambiguum Gomont ex Gomont
Rivularia borealis P. Richter
Snowella lacustris (Chodat) Komárek et Hindak
Synechocystis aquatilis Sauvageau
Trichodesmium lacustre Klebahn

Euglenophyta

Euglena acus Ehrenb.
Euglena limnophila Lemmermann var. *swirenkoi* (Arnoldi) Popova
Euglena vagans Deflandre
Euglena viridis Ehrenb.
Lepocinclis ovum (Ehrnb.) Minkiewicz

Cryptophyta

Croomonas acuta Utermöhl

Dinophyta

Ceratium hirundinella (O.F. Müll.) Bergh
Peridinium cinctum (O.F. Müll.) Bergh
Gymnodinium sp.

Chrysophyta

Chromulina rosanoffii Bütschli

Mallomonas sp.

Bacillariophyta

Achnantheidium minutissimum (Kütz.) Czarnecki

Achnantheidium sp. 1

Achnantheidium sp. 2

Epithemia adnata (Kütz.) Bréb.

Eunotia bilunaris (Ehrenb.) Mils

Gomphonema acuminatum Ehrenb. var. *brebissonii* (Kütz.) Cleve

Gomphonema sp.

Mastogloia sp.

Navicula radiosa Kütz. var. *tenella* (Bréb.) Grunow

Navicula sp.

Nitzschia sigma (Kütz.) W. Smith

Nitzschia spectabilis (Ehrenb.) Ralfs

Nitzschia sp.

Pinnularia nobilis Ehrenb.

Pinnularia sp.

Rhopalodia gibba (Ehrenb.) Müller

Tabularia tabulata (Agardh) Snoeijs

Inaria acus (Kütz.) Aboa

Ophiocytium capitatum Wolle

Ophiocytium parvulum A. Braun

Chlorophyta

Bulbochaete sp.

Chlamydomonas kupferi Skuja

Characium obtusum A. Braun

Closterium acerosum (Schrank.) Ehrenb.

Closterium acerosum f. *elongatum* (Bréb.) Kossinskaja

Closterium calosporum Wittrock

Cosmrium humile (Gay) Nordst

Cosmarium undulatum Corda

Hydrianum pyrenoidiferum Massjuk

Mougeotia sp.

Oocystis borgei Snow

Oedogonium sp.

Pandorina morum (O.F. Müll.) Bory

Platymonas cordiformis (Dill) Korschikov

Polytomella aphanochloris Skuya

Scenedesmus acutus Meyen

Scenedesmus antillarum Comas

Scenedesmus quadricauda (Turpin) Bréb.

Scenedesmus sp.

Spirogyra sp.

Zygnema sp.

Настоящие исследования позволили идентифицировать 82 таксона гидрофильных водорослей рангом ниже рода, относящихся к 8 отделам. Самыми многочисленными по количеству видов являются три отдела: синезелёные (цианопрокариотические) (Cyanophyta/Cyanoprokaryota) – 36.6%, зелёные (Chlorophyta) –

25.6% и диатомовые водоросли (Bacillariophyta) – 20.7%. Остальные отделы включают 1–3 вида, только эвгленовые водоросли (Euglenophyta) содержат 6 видов (7.4%).

Синезелёные водоросли в исследованных болотных водоёмах представлены преимущественно многоклеточными нитчатыми формами (53%) из порядка Oscillatoriales (роды *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Leptolyngbia*) и Nostocales (виды родов *Nostoc*, *Anabaena*). Из порядка Chroococcales наиболее заметными по числу видов и встречаемости были виды родов *Croococcus* (4), *Aphanocapsa* (3), *Gomphosphaeria* (2).

В составе зелёных водорослей (Chlorophyta) почти все родовые таксоны содержат по одному виду, кроме *Desmococcus* (4), *Closterium* (3), *Cosmarium* (2), *Spirogyra* (2).

Среди диатомовых водорослей (Bacillariophyta) значительный вклад в разнообразие вносят роды *Nitzschia*, *Achnantheidium*, *Navicula*.

Из исследованных сообществ гидрофильных водорослей (планктон и эпифитон) наибольшее число видов водорослей выявлено в сообществе эпифитных водорослей. В планктоне ведущее положение занимали зелёные и синезелёные водоросли (53%), в эпифитоне – синезелёные и зелёные (63.55%). Роль диатомовых водорослей в сообществах водорослей водных местообитаний исследованного болота более заметна в эпифитоне (22.9%).

Экологический анализ гидрофильных водорослей исследованного болота показал по отношению к местообитанию преобладание бентосных форм (включая эпифиты) – 64.6%, по отношению к солености и pH среды – индифферентных видов (64.5 и 68.0% соответственно). Специфику местообитаний подчеркивает наличие в составе гидрофильных водорослей мезогалобов (*Gomphosphaeria salina*, *Nitzschia sigma*, *Tabularia tabulata*, *Euglena viridis*) и значительное содержание галофильных видов среди олигогалобов.

Почти все активные виды водных местообитаний исследованного болота (*Trichodesmium lacustre*, *Lyngbia aestuarii* – из синезелёных, *Rhopalodia gibba* – из диатомовых, *Closterium acerosum*, *Cosmarium impressulum* – из зелёных) относятся к широко распространённым видам пресноводных и солоноватоводных стоячих водоёмов и болот.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, изученное болото «Солоники» является своеобразной экосистемой, содержащей солоноватоводные биотопы со специфическим температурным и гидрохимическим режимами, а также характеризующейся

наличием целого ряда региональноредких макрофитов. В солоноводных болотных водоёмах зафиксировано 82 таксона водорослей. В планктоне преобладают синезелёные, зелёные и диатомовые, в эпифитоне – зелёные и синезе-

лёные. Специфику данных биотопов подчеркивает наличие в составе гидрофильных водорос-

лей мезогалобов и значительное содержание галофильных видов среди олигогалобов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алекин О.А., Семенов А.Д., Скопинцев Б.А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометеоздат, 1973. 272 с.
- Ефимов П.Г., Конечная Г.Ю., Жакова Л.В. О приморских элементах во флоре Псковской области // Бот. журн. 2016. Т. 101, № 8. С. 910–921.
- Миняев Н.Я. (ред.) Конспект флоры Псковской области. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1970. 175 с.
- Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2017. <http://www.algaebase.org>; searched on 16 May 2017.

REFERENCES

- Alekin O.A., Semenov A.D., Skopintsev B.A. 1973. Rukovodstvo po khimicheskomu analizu vod sushi [Guidelines for chemical analysis of land waters]. Leningrad: Gidrometeoizdat. 272 s. [In Russian]
- Efimov P.G., Konechnaya G.Yu., Zhakova L.V. 2016. O primorskikh elementakh vo flore Pskovskoj oblasti [On the maritime elements in the Pskov Region flora] // Botanicheskii zhurnal. Vol. 101, № 8. S. 910–921. [In Russian]
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2017. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 16 May 2017.
- Minyaev N.A. (ed.) год. Konspekt flory Pskovskoj oblasti [Conspectus of the Pskov region's flora]. Leningrad: Izd-vo Leningradskogo universiteta. 175 s. [In Russian]

PRELIMINARY ALGOLOGICAL AND HYDROCHEMICAL RESULTS OF INVESTIGATIONS OF THE LOWLAND MIRE WITH OUTLETS OF GROUND BRACKISH WATER (PSKOV REGION, RUSSIA)

E. A. Afanasyev, D. N. Sudnitsyna, E. M. Vorobyova

*Pskov Department, L.S. Berg State Research Institute on Lake and River Fisheries
Pskov, 180007, Russia, e-mail: katerinka0908@yandex.ru*

We determined for the first time the hydrochemical parameters and the species composition of hydrophilic algae in a unique eutrophic mire with outlets of brackish water. The Soloniki mire (57°41'24"N, 28°28'38" E, Pskov District, Pskov Region) is known as the only locality and habitat of rare macrophytes *Blysmus rufus*, *Carex mackenziei* and *Chara baltica* in Pskov Region. According to the preliminary data, water discharged to the surface of the mire has an increased mineralization (up to 1.0–2.4 g/l), a specific chloride-sulfate composition, and pH in the range of 6.7–7.0. The list of microscopic hydrophilic algae we found includes 82 taxa of the rank lower than genus, belonging to 8 divisions. Cyanobacterians, green algae and diatoms predominated in the plankton, green algae and cyanobacterians, in the epiphyton. The presence of mesohalobic among the hydrophilic algae and a significant ratio of halophilic species among the oligohalob confirms the peculiar status of the habitat.

Keywords: mire, mire water bodies, algoflora of mires, salinity, mesohalobic

ИЗМЕНЕНИЕ БИОМОРФОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ФЛОРЫ БОЛОТА В ХОДЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ЕГО ПОВЕРХНОСТНОЙ ГИДРОГРАФИЧЕСКОЙ СЕТИ

Ю. А. Бобров¹, Л. М. Поздеева¹, Д. А. Филиппов²

¹Сыктывкарский государственный университет им. Питиримы Сорокина

167001 г. Сыктывкар, Октябрьский проспект, 55, e-mail: keso@syktsu.ru

²Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: philippov_d@mail.ru

Во флоре Шиченгского водно-болотного угодья (Вологодская область) выделено 37 жизненных форм семенных растений, четыре из них – в двух вариантах. Показано, что основными биоморфологическими особенностями рассматриваемой флоры являются 1) преобладание травянистых форм над древесными на большинстве участков; 2) доминирование стolonных и дерновых групп биоморф среди травянистых растений со значительным участием или даже доминированием недерновых (вторичнокорневищных и/или стolonных) жизненных форм; 3) слабая представленность корнеотпрысковых и стержнекорневых травянистых жизненных форм в противовес формам, построенным на побеговой основе; 4) низкая доля монокарпических трав. На градиенте уменьшения влажности происходит увеличение роли одревесневающих жизненных форм, а среди травянистых – дерновых. Вселение вечнозелёных растений происходит также постепенно по мере уменьшения влажности. На градиент влажности накладывается и усиливает его действие градиент богатства почвы. В обеднённых питательными веществами почвах наиболее распространены корневищные формы, в более богатых условиях – стolonные. Выдвинута гипотеза, что выделенные закономерности являются общими для болот таёжной зоны севера Европейской части России.

Ключевые слова: биоморфология, жизненные формы, биоморфологический анализ флоры, флора болот, болотные водоёмы, Шиченгское болото.

ВВЕДЕНИЕ

Со времён формулировки Е. Вармингом [Warming, 1884] термина «жизненная форма», биоморфу отдельного растения (а затем и всего вида) стали рассматривать как некоторое интегральное понятие, отражающее общую степень приспособленности организма к среде. В этой связи неудивительно, что подсчёт числа представителей тех или иных биологических типов [Raunkiaer, 1934, 1937] или жизненных форм [Серебряков, 1962, 1964 (Serebryakov, 1962, 1964)] – биотипический и биоморфологический анализы соответственно – стали неотъемлемой частью флористических исследований. Наиболее интересные данные можно получить, срав-

нивая спектры жизненных форм разных экотопов единого по генезису и/или локализации флористического комплекса. Именно здесь на градиенте какого-либо фактора среды можно продемонстрировать смену доминирующих биоморф и аргументированно показать приуроченность представителей той или иной жизненной формы к конкретным экологическим условиям.

В связи с этим целью настоящей работы стала демонстрация смен доминирующих жизненных форм и общего рисунка биоморфологических спектров отдельных экотопов внутри болотной экосистемы на градиенте влажности.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве модельного объекта было выбрано болото Шиченгское. Оно расположено в Сямженском районе Вологодской области (59°53'–60°03' с.ш., 41°14'–41°27' в.д.) в пределах подзоны средней тайги и представляет собой крупную болотную систему (около 159 км²), сформированную на юго-восточных отрогах Харовской гряды в обширной озёрно-ледниковой котловине, окружённой моренными и камовыми холмами, преимущественно лимногенным путём. По классификации Т.К. Юрковской [1992 (Yurkovskaya, 1992)] оно относится к кассандрово-морозково-сфагновому печорско-онежскому типу группы Северовосточноевропейских сфагновых верховых болот класса Сфагновые болота. Подроб-

ная характеристика болота дана ранее [Филиппов, 2014, 2015a (Philippov, 2014, 2015a)].

Полевые изыскания выполнены Д.А. Филипповым в 2000–2015 гг. в основном в западной, юго-западной, центральной, юго-восточной и восточной частях болота. Флора изучалась традиционными маршрутным и маршрутно-ключевым методами в рамках комплексных исследований [Филиппов и др., 2017 (Philippov et al., 2017)]. В ходе работы был собран гербарий высших растений, выполнены флористические и геоботанические описания ключевых участков. Сборы в объёме ~ 800 листов идентифицированы, обработаны и переданы на хранение в Гербарии Вологодского государственного университета и Института биоло-

гии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Аннотированный список флоры и её таксономический анализ представлен в отдельной работе [Филиппов, 2015a (Philiprov, 2015a)].

Гербарный материал явился основой биоморфологической части исследования. Выделение жизненных форм проведено сравнительно-морфологическим методом в соответствии с взглядами и системой биоморф И.Г. Серебрякова [1962, 1964 (Serebryakov, 1962, 1964)] с учётом последующих дополнений и изменений, преимущественно в части жизненных форм водных трав [Бобров и др., 2015 (Bobrov et al., 2015); Бобров, 2017 (Bobrov, 2017)].

Также были встречены споровые растения, к которым система жизненных форм семенных растений не вполне подходит. Биоморфы папоротников определены по классифика-

ции И.И. Гуреевой [2001 (Gureeva, 2001)], хвощей – по мнению авторов настоящей статьи. Затем выделенные жизненные формы были соотнесены с системой Серебрякова следующим образом: 1) ползучее многолетнее полиспорическое травянистое растение – ползучий травянистый поликарпик; 2) рыхлокустовое дерновое многолетнее полиспорическое травянистое растение, рыхлорозеточный плагиотропный многократно спороносящий многолетний наземный папоротник и диффузорозеточный плагиотропный многократно спороносящий многолетний наземный папоротник – рыхлокустовой травянистый поликарпик; 3) длиннокорневищный безрозеточный многократно спороносящий многолетний наземный папоротник – корневищный недерновый травянистый поликарпик.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Всего на всей территории Шиченгского водно-болотного угодья выделено 37 жизненных форм семенных растений, причём для четырёх из них описано по два варианта – листопадный и вечнозелёный. В рассматриваемых в настоящей статье экотопах встречено только 32 биоморфы (включая все их варианты). При этом в таблице показаны все 37 жизненных форм, поскольку значимым часто является не только присутствие, но и отсутствие той или иной биоморфы в спектре.

Биоморфы: В1а – листопадное одноствольное дерево; В1б – вечнозелёное одноствольное дерево; В2 – листопадное кустовидное дерево; В3а – листопадный аэроксильный кустарник; В3б – вечнозелёный аэроксильный кустарник; В4 – листопадный геоксильный кустарник; В5 – листопадный стелющийся кустарник; В6а – листопадный геоксильный кустарничек; В6б – вечнозелёный геоксильный кустарничек; В7 – вечнозелёный полунеподвижный кустарничек; В8а – листопадный настоящий кустарничек; В8б – вечнозелёный настоящий кустарничек; В9 – вечнозелёный кустарничек шпалерного типа; В10 – листопадный стелющийся полукустарничек; В11 – стержнекорневой травянистый поликарпик; В12 – кистекорневой травянистый поликарпик; В13 – первичнокорневищный недерновый травянистый поликарпик; В14 – вторичнокорневищный недерновый травянистый поликарпик; В15 – плотнокустовой травянистый поликарпик; В16 – рыхлокустовой травянистый поликарпик; В17 – корневищный дерновый травянистый поликарпик; В18 – подземностолонный недерновый травянистый поликарпик; В19 – подземностолонный плотнокустовой травянистый поликарпик; В20 – подземностолонный рыхлокустовой

травянистый поликарпик; В21 – надземностолонный длиннопобеговый травянистый поликарпик; В22 – надземностолонный кистекорневой травянистый поликарпик; В23 – ползучий травянистый поликарпик; В24 – корнеклубневой травянистый поликарпик с клубнями на придаточных корнях; В25 – стеблеклубневой травянистый поликарпик; В26 – корневищноклубневой травянистый поликарпик; В27 – столонноклубневой травянистый поликарпик; В28 – корнеотпрысковый травянистый поликарпик с корневыми отпрысками на боковых корнях; В29 – длиннокорневищный травянистый поликарпик с цепляющимися побегами; В30 – двулетний монокарпик; В31 – озимый монокарпик; В32 – яровой монокарпик; В33 – эфемер; В34 – длиннопобеговый свободноплавающий поликарпик; В35 – столонно-кистекорневой свободноплавающий поликарпик с однолетней побеговой системой; В36 – листецовый свободноплавающий поликарпик; В37 – свободноплавающий однолетний монокарпик.

Экотопы: 1 – оз. Шиченгское; 2 – оз. Полянок; 3 – приозёрные сплавины; 4 – берег оз. Шиченгское; 5 – берег оз. Полянок; 6 – р. Шиченга; 7 – р. Глухая Сондушка; 8 – р. Сондушка; 9 – пойма р. Шиченга; 10 – первый болотный ручей; 11 – второй болотный ручей; 12 – третий болотный ручей; 13 – долина болотного ручья; 14 – кочки минеротрофных участков; 15 – ковры топей минеротрофных участков; 16 – мочажины минеротрофных участков; 17 – кочки олиготрофных участков; 18 – ковры топей олиготрофных участков; 19 – мочажины олиготрофных участков.

Биоморфологические спектры всех анализируемых экотопов представлены в таблице.

Биоморфологические спектры различных экотопов болота Шиченгское

Biomorphologic spectra of various ecotopes of Shichengskoe mire

Биоморфа Biomorpha	Экотоп / Ecotop																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
B1a	.	.	2	2	.	1	.	.	2	.	.	.	1	1
B1b	.	.	.	2	2	1	.	.	1	.	.
B2	.	.	1	2	.	1	.	.	1	.	.	.	3	1
B3a	.	1	.	1	1	1	1	1	.	.	.
B3b	.	.	.	2
B4	1	4	3	9	.	1	.	.	5	1	.	.	5	1
B5	1	1	1	.	.	1	.	.	1	1	1	.	1	1	1	1	.	.	.
B6a	1
B6b	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
B7	1	1	2	2	3	2	2	4	2	2
B8a	.	1	.	1	1	.	.
B8b	1
B9	.	.	1	1	1	1	1	2	1	1
B10
B11	3	1	3	3	.	2	3	.	1	2	1	.	2
B12	1	1	.	.	.	1	1	.	2
B13	1	2	.	.	.	2
B14	4	3	4	4	2	2	2	.	1	2	1	1	10	3	4	5	2	4	3
B15	2	1	1	3	.	1	1	.	.	4	.	1	3	1	1	2	1	1	2
B16	5	4	3	3	.	1	.	.	1	4	2	1	9	1	2	2	.	.	1
B17	1	.	.
B18	17	10	10	14	.	13	7	.	4	10	2	2	10	3	2	3	.	.	.
B19	4	2	4	3	.	3	3	.	5	3	1	.	5	2	3	3	.	.	.
B20	5	1	4	4	.	3	.	1	.	3	2	.	2	1	1	2	.	1	1
B21	3	.	3	.	.	3	1	2	2	1	.	.	4	1	1	1	.	.	.
B22	1	1	.	1
B23	1	1	.	1	.	1	1	.	.	1	.	.	2
B24
B25	1	1	1	1	.	1	1	.	.	1	1	.	1
B26	1	1	1	.	.	.
B27
B28	1	.	1	.	.	.	1
B29	1
B30	1	.	.	1	2	.	.	1	.	.	.
B31	1	.	.	1	1	.	.	1	.	.	.
B32	1	.	.	1	1	1	1	.	.
B33
B34	2	4	1	1	.	4	2	1	.	.	4	2	.	.	.
B35	1	1	1	1
B36	3	1	2
B37

Примечание. Названия экотопов и биоморф см. выше в тексте.

Ниже опишем и проанализируем основные черты и особенности разных типов болотных водоёмов в соответствии с ходом их формирования по отношению к болоту: от первичных водоёмов и водотоков (озёра, реки, ручьи) к вторичным (топи, мочажины).

Болотные озёра. В состав флоры водоёма включены виды, встречающиеся как непосредственно в воде, так и в его прибрежной полосе, которую мы трактуем в «узком смысле» – часть берега, испытывающая влияние самого водного объекта. Анализируя спектры первичных (остаточных) внутриболотных озёр, хорошо заметно, что абсолютной доминантой в обоих случаях является подземностолонное недерновое травянистое поликарпическое растение. Доминирование столонных форм особенно ярко проявляется в спектре крупного и относительно мелководного оз. Шиченгское. Их аналогами в «водной» части экотопа служат длиннопобеговые формы водных растений. При этом интересно, что в обоих озёрах высока и доля дерновых форм. Также обращает на себя внимание и значительное присутствие кустарников вдоль краевого и более глубоководного оз. Полянок в совокупности с низким участием вечнозелёных биоморф.

Такое распределение вполне объяснимо: с одной стороны, длиннопобеговые формы и обусловлены особенностями морфогенеза во влажных условиях (большой долей роста клеток растяжением), с другой – имеют ощутимые преимущества в быстром освоении пригодных для развития микроэкотопов. Дерновые же формы способны длительно существовать на занятом месте, успешно удерживая его за собой; при этом логично, что большую долю имеют не плотно-, а рыхлокустовые формы, как результат действия обоих указанных факторов.

Как прекрасно видно из распределения жизненных форм в спектре сплавин болотных озёр, здесь сохраняется доминирование подземностолонных недерновых биоморф, столонных, а также дерновых форм вообще. Закономерно падает участие водных трав и возрастает – одревесневших форм. Появляются деревья, но при этом участие вечнозелёных биоморф по-прежнему невысоко. При этом, если меньшая доля водных трав объясняется большей сухостью экотопа, то появление деревьев и большее участие кустарников следует связывать с началом формирования «почвенного» слоя (торфа) большим комфортом для развития корневых систем таких растений.

Из спектров жизненных форм берегов озёр (фактически речь идёт об экотонной полосе между озером s.str. и окружающим его боло-

том) наиболее показателен спектр оз. Шиченгское. По берегам оз. Полянок встречается лишь пять биоморф (с единичной представленностью каждой), из которых в первом спектре отсутствуют кистекорневые, надземностолонные кистекорневые и корневищноклубневые жизненные формы. В целом, в анализируемом спектре ещё более ярко проявляются описанные выше тенденции: доминирование столонных и дерновых биоморф, а также постепенное усиление доли одревесневающих растений (а среди последних – геоксильных кустарников). Из новых явлений спектра – усиление участия вечнозелёных растений, в том числе деревьев. В целом, это вполне укладывается в предложенную нами ранее интерпретацию.

Болотные реки. Имеют первичное происхождение, часть их русла располагается вне болотного массива. Флора р. Сондушка крайне бедна и насчитывает только пять биоморф, причём все они есть и в спектрах других рек. И снова мы видим высокие доли подземностолонных недерновых жизненных форм, правда, при относительно меньшем участии дерновых биоморф. Как и для озёрных флор велики доли длиннопобеговых водных трав и низки одревесневающих форм (вплоть до их полного отсутствия). Полностью же отсутствуют и вечнозелёные растения. Малое участие или полное отсутствие представителей двух последних групп жизненных форм, вероятно, можно объяснить меньшей питательностью грунтов этих рек и приречных торфов по сравнению с отложениями озёр.

Косвенно это находит подтверждение в спектре жизненных форм поймы р. Шиченга. Здесь впервые из рассмотренных нами ранее случаев нет абсолютно выраженного доминанта среди частных биоморф; при этом столонные растения как группа жизненных форм своё доминирование сохраняют. По сравнению с участками вдоль русла этой же реки здесь увеличивается доля одревесневающих форм, в особенности кустарников (но вечнозелёные растения по-прежнему отсутствуют). Дерновые формы также теряют своё лидерство, хотя на первых местах остаются плотнокустовые растения. Все эти процессы вполне объясняются уменьшением количества воды в почвогрунте и его большим богатством элементами питания (и, пожалуй, большей мощностью).

Болотные ручьи. Данные водотоки находятся обычно в экотонной полосе (на окрайке болота) и они, как правило, имеют первичное происхождение. В распределении жизненных форм вдоль болотных ручьёв мы вновь видим полное или практически полное отсутствие од-

ревесневающих форм, в целом, высокие доли столонных биоморф (включая ярко выраженное доминирование подземностолонных недерновых растений в спектре первого ручья), а также более или менее высокую долю дерновых трав. Интересно, что в этих мелких водотоках впервые встречаются листовые жизненные формы, что, впрочем, не придаёт этим спектрам существенного своеобразия (как и присутствие единичных корнеотпрысковых или монокарпических форм предыдущим).

Интересный вариант спектра принадлежит долине (неразработанная пойма) болотного ручья. Ожидаемо присутствие в ней одревесневающих (в том числе и вечнозелёных) форм, а также монокарпиков. Сохраняется и общая структура: наиболее высокие доли имеют столонные и дерновые растения. Но при этом равное участие имеют два варианта недерновых биоморф – столонных и вторичнокорневищных. Несколько удивительно большое присутствие рыхлокустовых жизненных форм, что, однако, вкуче со всеми остальными особенностями, хорошо объясняется существенной обводнённостью территории.

Топи. В проточных топиях, являющихся частью поверхностной гидрографической сети и находящихся на мезо- и мезоолиготрофной стадии развития, как правило, развит микрорельеф. Отрицательные формы микрорельефа (мочажины и межкочья) по площади значительно превосходят положительные (ковры и кочки). Несмотря на низкое число жизненных форм вообще, при движении от кочек к мочажинам прослеживаются те же тенденции, что уже были показаны нами ранее: постепенное уменьшение доли одревесневающих жизненных форм вкуче с выпадением вечнозелёных растений; большое участие столонных форм и довольно значительное дерновых. Господство среди трав недерновых растений обеспечивается не большой долей подземностолонных биоморф, а бросающимися в глаза числами вторичнокорневищных растений. Биологическое значение такой замены туманно; можно попытаться объяснить это меньшими размерами экотопов и их большей бедностью, относительно рассмотренных ранее – в таких условиях конкурентноспособными будут формы, обладающие органами запаса питательных веществ при сохранении возможности значительного веге-

тативного расселения (в данном случае – за счёт вторичного корневища). Интересно и присутствие монокарпических трав в наиболее влажном варианте рассматриваемых экотопов.

Мочажины. Данные болотные водоёмы формируются в результате роста торфяного тела и дифференциации поверхности болота на положительные и отрицательные формы микрорельефа. Распределение биоморф на олиготрофных болотных участках (как правило, это грядово-мочажинные и реже коврово-мочажинные болотные комплексы), в целом, не отличается от такового для минеротрофных. Здесь на грядах и кочках более явно доминируют одревесневающие растения, а на влажных местах – из столонных форм присутствуют только рыхлокустовые. Однако, это ещё сильнее подтверждает высказанное нами выше мнение о слабой конкурентноспособности столонных растений на бедных субстратах в сравнении с корневищными формами.

Озерки. В ходе развития поверхностной гидрографической сети мочажины трансформируются во вторичные болотные озерки. Для Шиченгского болота они ещё не характерны, но являются одним из важнейших элементов верховых болот средней и северной тайги [Юрковская, 1992 (Yurkovskaya, 1992)].

Флора озерков крайне бедна. Из 25 видов высших растений, относительное постоянство проявляют лишь *Scheuchzeria palustris* L., *Carex limosa* L., *C. lasiocarpa* Ehrh., *C. rostrata* Stokes, *Andromeda polifolia* L., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Oxycoccus palustris* Pers., *Drosera anglica* Huds., *D. × obovata* Mert. et W.D.J. Koch, *Nymphaea candida* J. et C. Presl, *Utricularia minor* L. [Филиппов, 2015б (Philippov, 2015b)]. Для озерков характерны также высокие доли «длиннопобеговых» форм (как столонных, так и корневищных) с высоким участием дерновых растений. Относительно много одревесневших вечнозелёных биоморф, по видимому, являющихся «наследством» эволюционно более раннего типа болотных водоёмов (=мочажин), но встречающихся со значительно более низким обилием и лишь по урезу воды и бортам озерков.

В целом, изучение биоморфологической структуры болот и болотных водоёмов следует продолжить, включая иные экотопы и объекты в разных природно-климатических зонах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на примере болота Шиченгское (Вологодская область) было показано, что существенными биоморфологическими особенностями рассматриваемой флоры является преобладание травянистых форм над дре-

весными на большинстве участков, доминирование столонных и дерновых групп биоморф среди травянистых растений со значительным участием или даже доминированием недерновых (вторичнокорневищных и/или столонных)

жизненных форм; слабая представленность корнеотпрысковых и стержнекорневых травянистых жизненных форм в противовес формам, построенным на побеговой основе; низкая доля монокарпических трав. На градиенте уменьшения влажности происходит увеличение роли одревесневающих жизненных форм, а среди травянистых – дерновых. Вселение вечнозелёных растений происходит также постепенно по мере уменьшения влажности. На градиент

влажности накладывается и усиливает его действие градиент богатства почвы; наиболее интересным наблюдением на нём стало преимущественное распространение корневищных форм в более бедных условиях и столонных – в богатых. Вероятно, намеченные тенденции и выделенные закономерности являются общими для болот таёжной зоны севера Европейской части России.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят В.В. Юрченко (ИБВВ РАН) и В.А. Филиппова за помощь в полевых исследованиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобров Ю.А. Жизненные формы водных трав Северо-Востока Европейской России // *Arctic Environmental Research*. 2017. Т. 17, № 2. С. 104–112. DOI: 10.17238/issn2541-8416.2017.17.2.104
- Бобров Ю.А., Филиппов Д.А., Чудинова И.А., Лукашева Т.В. Биоморфология водных растений в связи с мониторингом их популяций (на примере растений европейского северо-востока России) // *Вопросы сохранения биоразнообразия водных объектов: Материалы Междунар. науч. конф. г. Ростов-на-Дону, 27 ноября 2015 г.* Ростов-на-Дону: Изд-во АзНИИРХ, 2015. С. 30–35.
- Гуреева И.И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология. Томск: Изд-во Томского ун-та, 2001. 158 с.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // *Полевая геоботаника*. Т. III. М.–Л.: Наука, 1964. С. 146–208.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа, 1962. 377 с.
- Филиппов Д.А. Гидрохимическая характеристика внутриболотных водоёмов (на примере Шиченгского верхового болота, Вологодская область) // *Вода: химия и экология*. 2014. № 7(73). С. 10–17.
- Филиппов Д.А. О растительном покрове вторичных болотных озёрков верховых болот // *Гидробиотаника 2015: материалы VIII Всероссийской конф. с междунар. участием по водным макрофитам*, п. Борок, 16–20 октября 2015 г. Ярославль: Филигрань, 2015б. С. 237–239.
- Филиппов Д.А. Флора Шиченгского водно-болотного угодья (Вологодская область) // *Фиторазнообразие Восточной Европы*. 2015а. Т. 9, № 4. С. 86–117.
- Филиппов Д.А., Прокин А.А., Пржиборо А.А. Методы и методики гидробиологического исследования болот: учебное пособие. Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та, 2017. 207 с.
- Юрковская Т.К. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб., 1992. 256 с.
- Raunkiaer Ch. The life forms of plants and statistical plant geography being the collected papers of C. Raunkiaer. Oxford: Clarendon Press, 1934. 632 p.
- Raunkiaer Ch. Plant life forms. Oxford: Clarendon Press, 1937. 104 p.
- Warming E. Über perenne Gewächse // *Bot. Centralblatt*. 1884. Bd. 18, № 19. S. 16–22.

REFERENCES

- Bobrov Yu.A. 2017. Zhiznennyye formy vodnykh trav Severo-Vostoka Evropejskoj Rossii [Growth forms of aquatic herbs in the northeast of European Russia] // *Arctic Environmental Research*. Vol. 17, № 2. S. 104–112. DOI: 10.17238/issn2541-8416.2017.17.2.104 [In Russian]
- Bobrov Yu.A., Philippov D.A., Chudinova I.A., Lukasheva T.V. 2015. Biomorfologiya vodnykh rastenij v svyazi s monitoringom ikh populyatsij (na primere rastenij yevropejskogo severo-vostoka Rossii) [Biomorphology of water plants in connection with the monitoring of their populations (for plants of the European North-East of Russia)] // *Voprosy sokhraneniya bioraznoobraziya vodnykh ob"yektov: Materialy Mezhdunarodnoj nauch. konf. g. Rostov-na-Donu, 27 noyabrya 2015 g.* Rostov-na-Donu: Izd-vo FGBNU «AzNIIRKH». S. 30–35. [In Russian]
- Gureeva I.I. 2001. Ravnosporovyye paprotniki Yuzhnoj Sibiri. Sistematika, proiskhozhdenie, biomorfologiya, populyatsionnaya biologiya [Equal ferns of southern Siberia. Systematics, origin, biomorphology, population biology]. Tomsk: Izd-vo Tomskogo un-ta. 158 s. [In Russian]
- Philippov D.A. 2014. Gidrokhimicheskaya kharakteristika vnutribolotnykh vodoyomov (na primere Shichenskogo verkhovogo bolota, Vologodskaya oblast') [Hydrochemical characteristics of mire water tracks (by the example of Shichenskoe raised bog, Vologda Region)] // *Voda: khimiya i ekologiya*. № 7(73). S. 10–17. [In Russian]
- Philippov D.A. 2015a. Flora Shichenskogo vodno-bolotnogo ugod'ya (Vologodskaya oblast') [Flora of wetland "Shichenskoe" (Vologda Region, Russia)] // *Fitoraznoobrazie Vostochnoj Evropy*. Vol. 9, № 4. S. 86–117. [In Russian]
- Philippov D.A. 2015b. O rastitel'nom pokrove vtorichnykh bolotnykh ozerkov verkhovykh bolot [On the vegetation cover of secondary hollow-pools of raised bogs] // *Gidrobotanika 2015: materialy VIII Vserossiyskoy konf. s mezhdunar. uchastiem po vodnym makrofitam*, p. Bork, 16–20 oktyabrya 2015 g. Yaroslavl: Filigran, 2015b. S. 237–239.

- dunarodnym uchastiyem po vodnym makrofitam, p. Borok, 16–20 oktyabrya 2015 g. Yaroslavl': Filigran'. S. 237–239. [In Russian]
- Philippov D.A., Prokin A.A., Przhiboro A.A. 2017. Metody i metodiki gidrobiologicheskogo issledovaniya bolot: uchebnoe posobie. [Methods and methodology of hydrobiological study of mires: tutorial]. Tyumen': Izd-vo Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. 207 s. [In Russian]
- Raunkiaer Ch. 1934. The life forms of plants and statistical plant geography being the collected papers of C. Raunkiaer. Oxford: Clarendon Press. 632 p.
- Raunkiaer Ch. 1937. Plant life forms. Oxford: Clarendon Press. 104 p.
- Serebryakov I.G. 1962. Ekologicheskaya morfologiya rastenij: Zhiznennyye formy pokrytosemennyykh i khvojnykh [Ecological morphology of plants: Life forms of angiosperms and conifers]. Moskva: Vysshaya shkola. 377 s. [In Russian]
- Serebryakov I.G. 1964. Zhiznennyye formy vysshyykh rastenij i ikh izuchenie [Life forms of higher plants and their study] // Polevaya geobotanika. Tom III. Moskva–Leningrad: Nauka. S. 146–208. [In Russian]
- Warming E. 1884. Über perenne Gewächse // Bot. Centralblatt. Bd. 18, № 19. S. 16–22. [In German]
- Yurkovskaya T.K. 1992. Geografiya i kartografiya rastitel'nosti bolot Evropejskoj Rossii i sopredel'nykh territorij [Geography and cartography of mire vegetation of the European Russia and neighbouring territories]. Sankt-Peterburg. 256 s. [In Russian]

VARIATION IN BIOMORPHOLOGICAL STRUCTURE OF MIRE FLORA DURING THE EVOLUTION OF ITS SURFACE HYDROGRAPHIC NETWORK

Yu. A. Bobroff¹, L. M. Pozdeeva¹, D. A. Philippov²

¹ *Pitirim Sorokin Syktyvkar State University*

Syktyvkar, 167001, Russia, e-mail: keco@syktsu.ru

² *Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences*

Borok, 152742, Russia, e-mail: philippov_d@mail.ru

We distinguished 37 growth forms of spermatophytes in the flora of the wetland Shichenskoe (Vologda Region), with four growth forms in two variants. We demonstrated that the main biomorphological features of the studied flora are as follows: (1) herbaceous forms prevail over arboreal ones on most sites; (2) stolon and turf-forming biomorph groups predominate among the herbaceous plants, with non-turf-forming (rhizome and/or stolon) growth forms common or even dominant; (3) soboliferous and taproot herbaceous plants are poorly represented, in contrast to the herbaceous growth forms built on the spear basis; (4) low percentage of monocarpic herbs. The role of arboreal forms increased with decreasing humidity, as well as the role of growth forms amongst the herbaceous biomorphs. Colonization of mire habitats by evergreen plants occurs gradually, in parallel with decreasing humidity as well. A gradient of soil richness reinforces the gradient of humidity. Rhizome plants are the most abundant in nutrient-poor soils; stolon biomorphs are prevalent, in more favorable conditions. Presumably, the patterns we found are typical for the mires of the boreal forest zone in the northern part of European Russia.

Keywords: biomorphology, growth forms, biomorphological analysis of flora, flora of mires, mire water bodies, Shichenskoe mire

К ВОПРОСУ О ПРИЧИНАХ ДЛИТЕЛЬНОЙ УСТОЙЧИВОСТИ ВОДОЁМОВ (ОЗЕРКОВ, МОЧАЖИН) СРЕДИ ОЛИГОТРОФНЫХ И ДИСТРОФНЫХ БОЛОТ

М. Я. Войтехов

*Талдомская администрация особо охраняемых природных территорий
141900 г. Талдом, Московская обл., Юркинское шоссе, д. 2а, e-mail: mihail_voytehov@yandex.ru*

Рассматриваются взаимоотношения сфагновых мхов с микрофлорой непроточных внутриболотных водоёмов. Сфагновые мхи способствуют длительному разрыву биологического круговорота элементов питания, в связи с образованием торфа, а водоросли обеспечивают лишь кратковременную (сезонную) их иммобилизацию. Замкнутый внутригодовой круговорот биогенных элементов с участием водорослей на стадиях их разложения бактериями и повышения содержания элементов минерального питания может способствовать как повышению разложения и вовлечению в круговорот тканей сфагнов, погребённых коврами (матами) водорослей, так и стимуляции роста прибрежных сфагнов. Парцеллы с доминированием сфагнов или водорослей можно рассматривать как конкурирующие подсистемы болотного биогеоценоза. При снижении обеспеченности водоёмов элементами питания конкурентоспособность водорослей по отношению к сфагнам возрастает.

Ключевые слова: олиготрофные болота, внутриболотные водоёмы, сфагновые мхи, водоросли, конкуренция цикл биогенных элементов.

ВВЕДЕНИЕ

При исследовании взаимоотношений болот с прилегающими биогеоценозами значительное внимание уделялось взаимодействиям болотных и лесных сообществ, этому посвящены монография Ф.З. Глебова [1988 (Glebov, 1988)] и множество статей. В то же время, взаимодействия болотных и водных экосистем пользовались меньшим вниманием. Как известно, на болотах существуют мочажины и озёрки, не зарастающие сфагновой массой столетиями или даже тысячелетиями {первым в отечественной литературе на это обратил внимание В.П. Матюшенко [1934 (Matyushenko, 1934)]}. Это даёт основание поставить вопрос о механизмах, противодействующих экспансии сфагнов на внутриболотные водоёмы. Поскольку появление мочажин и вторичных озёрков на олиготрофных болотах обычно совпадает с дигрессией сфагнового покрова (развитием среди него лишайников, печёночников), можно предположить, что эти механизмы (или некоторые из них) связаны с изменением циклов минерального питания.

В известной работе, содержащей обзор имевшихся на тот момент точек зрения о причинах формирования «водоёмкостей верховых болот» [Фриш, 1981 (Frish, 1981)], автор рассматривал фактически только водоёмы среди «торфяных куполов», т.е. выпуклых верховых болот, и прямо отвергал возможность участия в их формировании биогенных факторов, ссылаясь при этом, в частности, на мнение И.Д. Богдановской-Гиенэф, что «факторы биологического порядка, такие как... неравномерность отложения органического вещества различными видами сфагнов... сами по себе не могут привести к возникновению устойчивых моча-

жин» [Богдановская-Гиенэф, 1969: 42 (Bogdanovskaia-Guihéneuf, 1969: 42)].

Соглашаясь с цитируемой им точкой зрения В.А. Сукачёва: «... По-видимому, эти любопытные вторичные мочажины и озёрки могут иметь разное происхождение» [Сукачёв, 1973: 168 (Sukachev, 1973: 168)], В.А. Фриш, в то же время, безапелляционно отвергал предположение К.Е. Иванова, считавшего, что берега внутриболотных водоёмов нередко выше минеральных берегов болот потому, что их уровни повышаются вместе с нарастанием сфагнового торфа [Иванов 1957 (Ivanov, 1957)]: «Допущение, что уровень первичных озёр поднимался вслед за нарастанием торфяного купола, не подтверждается фактами и вообще неубедительно с физической точки зрения» [Фриш, 1981: 126 (Frish, 1981: 126)].

Сам В.А. Фриш являлся сторонником развития внутриболотных водоёмов в результате физических процессов в торфяной залежи под влиянием выделения (давления) болотных газов и сползания торфяных масс под воздействием силы тяжести по склонам куполов выпуклых верховых болот {более подробно это точка зрения изложена в более ранней его работе [Фриш, 1978 (Frish, 1978)]}.

По наблюдениям автора, мочажины и озёрки встречаются не только на выпуклых верховых, но и на плоских болотах. Первичные озёрки могут формироваться при олиготрофном заболачивании пойм, а на склоновых болотах встречаются вторичные округлые мочажины с дном из плотного фускум-торфа, появление которых не связано ни с выбросами болотных газов, ни с разрывами торфяного пласта.

Не отвергая возможность действия механизмов, изучению которых посвятил свои работы В.А. Фриш (и допуская, что в ряде случаев они могут оказаться ведущими), остановимся на биогенных факторах, играющими, на наш взгляд, не последнюю роль в образовании и поддержании водоёмов среди сфагновых болот. По мнению автора, вопрос не сводится только к тому, что неравномерность отложения органического вещества различными видами сфагнов сама по себе не может привести к возникновению устойчивых мочажин (на что указывала в приведённой выше цитате И.Д. Богдановская-Гиенэф, и с чем мы согласны), но и с тем, выводится ли это вещество и содержащиеся в нём биогенные элементы из дальнейшего круговорота, иммобилизуясь в виде торфа, или возвращается в биологический круговорот.

Автор согласен с мнением В.К. Бахнова, считавшего несостоятельной “концепцию, согласно которой сфагновые мхи и другие растения верховых болот обеспечивают свою потребность в элементах минерального питания исключительно за счёт аэральных поступлений на поверхность болота”, которое он аргументировал следующими рассуждениями: “Не трудно представить себе, что данный источник зольных элементов неиссякаем и является постоянно действующим. Отсюда следует логический вывод о том, что сфагновые мхи и вообще сфагновые болота должны существовать бесконечно длительное время. Однако подобное в природе, как известно, не наблюдается. И на

верховых болотах имеют место сукцессии растительных ассоциаций, приводящие в конечном результате к деградации сфагнового покрова и переходу болота в завершающую стадию развития, названную В.Д. Лопатиным [1986 (Lopatin, 1986)] дистрофной. На данном этапе, в силу замедленного роста растений и малой продуктивности фитоценоза, процесс торфообразования практически прекращается. Затухание сопровождается усилением регрессивных явлений, дифференциацией поверхности болота и образованием в конечном итоге так называемого грядово-озерного комплекса, знаменующего собой “завершающий этап в развитии болота” [Бахнов, 1986: 32 (Bakhnov, 1986: 32)].

Т.Ю. Толпышева видела лишайники более активными участниками биоценотических процессов в болотных экосистемах, чем это было принято считать ранее, и связывала одну из первых стадий формирования вторичных мочажин на прежде однородно увлажнённых олиготрофных болотах с развитием эпигейных лишайников, выделения которых препятствуют прорастанию спор мхов. По мнению Т.Ю. Толпышевой, при отмирании лишайников из их слоевищ вымываются в почву органические и минеральные вещества, вследствие этого отмечается вспышка видового разнообразия и обилия микроскопических грибов под отмершими лишайниками, это приводит к усилению деструкции органического вещества [Толпышева, 2005 (Tolpysheva, 2005)].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Предметом рассмотрения данной статьи являются первичные и вторичные небольшие непроточные внутриболотные водоёмы (мочажины и озёрки), в которых практически или вовсе отсутствует ветровое (волновое) перемешивание воды, а динамика водных масс определяется, прежде всего, температурными факторами. На формирование озёр большой площади и проточных внутриболотных водоёмов оказывают влияние дополнительные факторы, требующие дальнейшего изучения, и эти объекты в данной статье не рассматриваются.

Исследования минерализации воды с использованием кондуктометра “Dist-1” фирмы

Hanna и общие наблюдения за состоянием внутриболотных водоёмов автор проводил регулярно на водоёмах среди сфагновых болот Талдомского района Московской области, эпизодические измерения и наблюдения – на внутриболотных водоёмах Владимирской, Воронежской, Московской, Новосибирской, Псковской, Смоленской, Тверской, Томской областей, Республики Коми и Ханты-Мансийского автономного округа. Идентификация и анализ собранных автором образцов альгофлоры выполнены к.б.н. О.В. Анисимовой (Звенигородская биологическая станция МГУ имени М.В. Ломоносова).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По наблюдениям автора, минимальная концентрация растворённых минералов, при которой в непроточных водоёмах растут наиболее олиготрофные гидрофильные виды сфагнов (например, *Sphagnum balticum* (Russ.) Russ. ex Hedw.), составляет 8–10 мг/л воды (в водотоках сфагновые мхи, в виды том числе относящиеся к

олиго-мезотрофным *S. lindbergii* Schimp. ex Lindb. и мезотрофным *S. fallax* H.Klinggr, отмечены и при существенно более низкой минерализации). Более бедные питанием непроточные водоёмы можно считать дистрофными. Весной, после таяния снега, минерализация воды в непроточных внутриболотных водоёмах и в толще

сфагнового ковра обычно близка и соответствует олиготрофной – до 20–35 мг/л, но к июню на поверхности воды в озерах и многих мочажинах нередко снижается до дистрофного уровня. После пересыхания в летние засухи и повторного заполнения дождями минерализация воды в мочажинах вновь повышается. Годовая амплитуда колебаний общей минерализации в водоёмах среди олиготрофных болот выше, чем в прилегающих сфагновых коврах. В мочажинах аапа болот в летний сезон сохраняется минерализация, соответствующая мезотрофной – 50 мг/л и более.

Снижение общей минерализации внутриболотных водоёмов происходит, несмотря на то, что помимо азральных поступлений на поверхность болота, в некоторые из них неизбежно поступают элементы питания при разложении опада укоренившихся в дне сосудистых растений (*Nymphaea* sp., *Phragmites australis* Cav. и др.). Это подтверждает тенденцию прогрессивного снижения обеспеченности минеральным питанием в процессе развития сфагновых болот.

Как известно [Эдельштейн, 2014 (Edel'shteyn, 2014)], к началу весны в водоёмах наибольшая концентрация элементов минерального питания и незначительно содержание O_2 наблюдается в придонных слоях, где разлагаются остатки фитопланктона. После схода льда конвекция выравнивает с глубиной распределение температуры воды и всех её химических и биологических характеристик, повышая содержание O_2 во всей толще воды до 100% насыщения. Это приводит к усилению разложения органических остатков, повышению минерализации и весенней вспышке развития фитопланктона.

По наблюдениям автора, в отличие от болот средне- и южнотаёжной подзон, в озерах, прилегающих к мёрзлым буграм на бугристых болотах северной тайги, не наблюдается снижение общей минерализации. Возможно формирование зональных болот двух типов – грязово-мочажинных и бугристых [Боч, Мазинг, 1979 (Botch, Mazing, 1979)], связано с зональными особенностями динамики температуры, а также более высоким содержанием азота в торфяных буграх [Marushchak et al., 2011].

В мезотрофных водоёмах таксономическое разнообразие водорослей варьирует сильно. В одних регионах можно наблюдать высокое разнообразие конъюгат, в других – разнообразие всех водорослей минимальное. Общей чертой для водоёмов этого типа является большая численность цианобитных и зелёных нитчаток (*Mougeotia* sp. и *Anabaena* sp.) и диатомей из рода *Frustulia*. При олиготрофном уровне

минерализации состав альгофлоры показывает значительное разнообразие диатомовых и десмидиевых водорослей. При этом доминантные виды водорослей специфичны для разных водоёмов. Так, в исследованных олиготрофных мочажинах Московской области лидирует *Actinotaenium cucurbita* (Bisset) Teiling, а в ХМАО-Югра – *Bambusina borrieri* (Ralfs) Cleve. Диатомовые водоросли, встречающиеся повсеместно, высоких значений обилия не достигают. При дистрофном уровне (минерализация ниже 10 мг/л) видовое разнообразие водорослей обусловлено географическим положением водоёма. В целом можно отметить присутствие во флоре представителей конъюгат и диатомей, в отдельных случаях цианобит и хлорофит, однако говорить о доминировании каких-либо видов не приходится, так как все водоросли встречаются единично.

Помимо снижения общей минерализации ниже порога толерантности сфагнов, часто наблюдается покрытие мхов “чехлом” водорослей, снижающим освещённость, и даже полное погребение сфагнов в водорослевых матах. Толщина матов может достигать по крайней мере 25 мм, при этом только в их верхних слоях наблюдаются живые водоросли, а нижние слои состоят из разрушенных клеток, определение которых возможно лишь до уровня крупных таксономических групп.

По составу альгофлоры, экранирующей сфагны от света, изучены пока единичные образцы. Например, в болоте Мэдла-Пэв-Нюр (Республика Коми) основную массу покрывающего сфагны рыхлого чехла водорослей составляют типичные болотные виды – диатомеи рода *Frustulia* и ряд десмидиевых (7–10 видов), из цианобит – род *Hapalosiphon*. Кроме последнего, это не обрастатели, они живут в сфере сфагнов, но к ним не крепятся. Маты на всех исследованных объектах формирует большой комплекс видов, представители тех же трёх групп: диатомеи, цианобактерии и конъюгаты (сборы августа–сентября), остальное – «в примеси».

Несмотря на развитие планктонных водорослей и водорослевых матов, сапропеля в дистрофных водоёмах откладывается крайне мало. По наблюдениям автора, на дне незаросших дистрофных “окон” (минерализация в июле–августе 4–7 мг/л), оставшихся от карьеров проводившейся около 50 лет назад добычи торфа в болоте Сима возле Звенигородской биостанции МГУ, сапропеля оказалось всего 2–3 мм, и в нём преобладали остатки не водорослей, а стенок ловчих пузырьков *Urticularia minor* L. По свидетельству В.П. Матюшенко, на

болоте Лодкинский мох в Тверской области имелись первичные «озерки в виде мешков воды, доходящих почти до дна болота с тонким слоем сапропеля и жидкого сфагно-осокового торфа (вместе около 0.5 см)» [Матюшенко, 1934 (Matyushenko, 1934)].

Проведённое [Головченко и др., 2015 (Golovchenko et al. 2015)] сравнение микробных сообществ сфагнового очёса и регрессионных пятен показало, что в последних микробная биомасса в 2–3 раза выше, нежели в очёсе. В ней преобладают водоросли, доля которых в суммарной микробной биомассе составляет 74–87%. Численность бактерий в регрессионной плёнке в 3–5 раз выше, чем в контрольных образцах сфагнового мха. В очёсе сфагнов преобладает мицелий грибов. Анализ сапротрофного бактериального комплекса исследуемых образцов показал, что только в регрессионных плёнках азотобактер может быть доминирующим компонентом (его доля в бактериальном комплексе может достигать 50–70%), это может быть связано с ассоциациями водорослей.

Известно, что бактерии характерны для биогеоценозов с быстрым, а грибы – с медленным оборотом элементов питания и органического вещества [Bardgett, Wardle, 2010].

Очевидно, в отличие от сфагновых сообществ, где элементы минерального питания долгосрочно иммобилизуются при образовании торфа (разрыв биологического круговорота), сообщества, первичным продуцентом которых является альгофлора, обеспечивают лишь кратковременную сезонную иммобилизацию элементов питания, связанную с температурной стратификацией и летней аноксией гипolimнона, а дополнительная фиксация азота из атмосферы при конвективном повышении аэрации способствует усилению биологического круговорота, в т.ч. разложения сфагнов. Этому может способствовать обилие в матах микро- и мезофауны – нематод, коловраток, тихоходок, личинок двукрылых, иных беспозвоночных, дополняющих химическое разложение механическим разрушением.

В авторском эксперименте *in vitro* примерно половина листьев сфагновых мхов при

двухмесячном инкубировании в водорослевых матах оказалась фрагментирована, внутри клеток некоторых листьев мха содержатся диатомовые водоросли и грибные гифы. Контрольные листья сфагнов, инкубированные в тех же сосудах вне водорослевых матов, не проявили признаков разрушения.

Развивая цитированную выше концепцию В.А. Бахнова, можно предположить, что соотношение площадей сфагновых сообществ и дистрофных озерков на болотах определяется степенью дефицита элементов питания, необходимых для роста сфагновых мхов, и это соотношение может быть выражено формулой:

$$A_{\text{tot}}/A_{\text{bog}} = N_{\text{need}}/N_{\text{real}}$$

где A_{tot} – общая площадь болота; A_{bog} – площадь собственно болотных (с доминированием сфагновых мхов) сообществ; N_{need} – количество элементов питания, необходимое для полноценного роста сфагновых мхов на всей площади болота; N_{real} – количество элементов питания, реально поступающее на поверхность болота.

Следует отметить также быстрое вовлечение в биогенный круговорот опада характерных для олиготрофных болот пузырчаток (*Urticularia minor* L., *U. intermedia* Hayne). В эксперименте *in vitro* при естественной температуре в сентябре–октябре 2016 г., листья пузырчаток в дистрофных условиях разложились до состояния бесформенной массы в течение 10–15 дней после формирования зимующих верхушечных почек, сосудистые пучки стебельков пузырчаток потеряли структуру в течение 30–40 дней (при повышении минерализации путём добавления в сосуды массы со дна внутриболотных водоёмов побеги пузырчаток покрылись пушистым «чехлом» водорослей, при этом их разложение прекратилось). Какая доля поглощённых пузырчаткой за вегетационный сезон элементов питания включается в «переходящий ресурс» в зимующих почках, а какая остаётся в листьях – не изучено, но можно предположить, что активизация сообществ редуцентов при разложении листьев и стебельков пузырчаток может играть роль в стимулировании разложения оказавшихся поблизости тканей сфагновых мхов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, можно назвать три возможных механизма сдерживания альгофлорой экспансии сфагновых сообществ на водоёмы олиготрофных болот: 1) рост более толерантных к дефициту минерального питания водорослей локально приводит к минеральному голоданию сфагновых мхов; 2) экранирование перифитомом побегов сфагнов от света (вероятно, при «погребении» сфагнов рыхлым чех-

лом водорослей или водорослевым матом продукция альгофлоры локально превышает продукцию сфагнов при любом уровне минерализации); 3) увеличение биологического круговорота при разложении водорослей бактериями и улучшении азотного питания водных парцелл среди болот обеспечивает как большую динамичность сообществ альгофлоры, так и усили-

вает разложение оказавшегося в непосредственном контакте с ними опада сфагнов.

Первая причина более актуальна для озерков. Сохранение мочажин, в т.ч. в мезотрофных болотах, может быть в большей мере связано с третьей причиной. Результаты исследования поддерживают выводы Р.Д. Барджета и Д.А. Уордла [Bardgett, Wardle, 2010] о том, что некоторые виды растений, воздействуя на круговорот элементов питания, могут оказывать непропорционально большое влияние на процессы в экосистемах относительно их вклада в общую биомассу сообщества.

Колебания минерализации во внутриболотных водоёмах нельзя рассматривать как благоприятствующие только водорослям. Возможно, повышение минерализации в период разложения растительных остатков кратковременно стимулирует и рост находящихся в сфере их влияния прибрежных сфагновых мхов.

Парцеллы с доминированием сфагнов и водорослей следует рассматривать как конкурирующие подсистемы болотного биогеоценоза. Наиболее остра эта конкуренция при обеспеченности болотного биогеоценоза элементами питания, близкой к нижнему порогу толерантности сфагновых мхов, но, некоторые механизмы способны действовать и при уровне

обеспеченности элементами питания, достаточном для роста сфагновых мхов, в т.ч. мезотрофных видов, имеющих более высокую энергию роста, чем олиготрофные виды. Эти механизмы нуждаются в дальнейшем изучении.

Вне данного исследования остались некоторые характерные группы биоты водоёмов олиготрофных (и дистрофных) болот, в частности, чёрные печёночники (представители класса *Jungermannniopsida*), часто обильные в регрессионных пятнах и по краям внутриболотных озерков. Можно предположить, что их влияние в той или иной мере сходно с влиянием лишайников или водорослей.

Более пристального внимания заслуживает участие водной микро- и мезофауны в циклах органического вещества и элементов питания внутриболотных водных парцелл. Как показали исследование литературных источников и консультации автора со специалистами, предметом систематических исследований в водоёмах сфагновых болот являлся преимущественно зоопланктон. Более интересные с точки зрения непосредственного влияния на биогенный круговорот животные, обитающие в перифитоне и водорослевых матах (прежде всего, их роль в разрушении наиболее устойчивых тканей сфагновых мхов), гораздо менее изучен.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит О.В. Анисимову (МГУ имени М.В. Ломоносова) за определение видов собранных автором образцов водорослей и анализ альгофлоры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бахнов В.К. Биохимические аспекты болотообразовательного процесса. Новосибирск: Наука, 1986. 193 с.
- Богдановская-Гиенэф И.Д. Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа (на примере Полистово-Ловатского массива). Л.: Наука, 1969. 188 с.
- Боч М.С., Мазинг В.В. Экосистемы болот СССР. Л.: Наука, 1979. 187 с.
- Глебов Ф.З. Взаимоотношения леса и болота в таёжной зоне. Новосибирск: Наука, 1988. 183 с.
- Головченко А.В., Богданова О.Ю., Глухова Т.В. Структура микробных сообществ регрессионных пятен верхового торфяника // Болота и биосфера: материалы Всероссийской с международным участием 9-ой школы молодых ученых (14–18 сентября 2015 г., г. Владимир). Иваново: ПресСто, 2015. С. 39–44.
- Иванов К.Е. Основы гидрологии болот лесной зоны и расчёты водного режима болотных массивов. Л.: Гидрометеиздат, 1957. 500 с.
- Лопатин В.Д. О новой трактовке определения болота // Экология. 1986. № 1. С. 70–72.
- Матюшенко В.П. О геоботанических основах гидрологии торфяных болот // Труды Научно-исследовательского торфяного института. 1934. Вып. 14. С. 182–199.
- Сукачев В.Н. Болота, их образование, развитие и свойства // Избранные труды. Т. 2. Проблемы болотоведения, палеоботаники и палеогеографии. Л.: Наука, 1973. С. 97–188.
- Толпышева Т.Ю. Биотические связи лишайников в лесных и болотных экосистемах: Автореф. дис. в виде науч. докл. ... докт. биол. наук. Петрозаводск, 2005. 69 с.
- Фриш В.А. Торфяная тектоника // Известия Всесоюзного географического общества. 1978. Т. 110, вып. 2. С. 108–112.
- Фриш В.А. Ландшафтный и структурно-геологический анализ развития болот // Известия Всесоюзного географического общества. 1981. Т. 113, вып. 2. С. 122–129.
- Эдельштейн К.К. Гидрология озёр и водохранилищ. Учебник для вузов. М.: Перо, 2014. 399 с.
- Bardgett R.D., Wardle D.A. Aboveground-Belowground Linkages. Biotic Interactions, Ecosystem Processes, and Global Change. Oxford University Press, 2010. 312 p.
- Marushchak M.E., Pitkämäki A., Koponen H., Biasi C., Seppäläw M., Martikainen P.J. Hot spots for nitrous oxide emissions found in different types of permafrost peatlands // Global Change Biology. 2011. Vol. 17. P. 2601–2614. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02442.x

REFERENCES

- Bakhnov V.K. 1986. Biokhimicheskie aspekty bolotoobrazovatel'nogo protsessa [Biochemical aspects of the bog-formation process]. Novosibirsk: Nauka. 193 s. [In Russian]
- Bardgett R.D., Wardle D.A. 2010. Aboveground-Belowground Linkages. Biotic Interactions, Ecosystem Processes, and Global Change. Oxford University Press. 312 p.
- Botch M.S., Mazing V.V. 1979. Ekosistemy bolot SSSR [Mire ecosystems of the USSR]. Leningrad: Nauka. 187 s. [In Russian]
- Bogdanovskaia-Guihéneuf I.D. 1969. Zakonomernosti formirovaniya sfagnovykh bolot verhovogo tipa (na primere Polistovo-Lovatskogo massiva) [Regularities formation of *Sphagnum* bogs upper type (on the example of the Polistovo-Lovatsky mire massif)]. Leningrad: Nauka. 186 s. [In Russian]
- Edel'shteyn K.K. 2014. Gidrologiya ozyor i vodohranilishch. Uchebnik dlya vuzov [Hydrology of lakes and reservoirs. Tutorial for high school.]. Moskva: Pero. 399 s. [In Russian]
- Frish V.A. 1978. Torfyanaya tektonika [Peat tectonics] // Izvestiya Vsesoyuznogo geograficheskogo obshchestva. Vol. 110, is. 2. S. 108–112. [In Russian]
- Frish V.A. 1981. Landshaftnyy i strukturno-geologicheskij analiz razvitiya bolot [Landscape- and structural-geological analysis of the bog development] // Izvestiya Vsesoyuznogo geograficheskogo obshchestva. Vol. 110, is. 2. S. 122–129. [In Russian]
- Glebov F.Z. 1988. Vzaimootnosheniya lesa i bolota v taezhnoy zone i raschoty vodnogo rezhima bolotnykh massivov [Relationships of forest and mire in the taiga zone]. Novosibirsk: Nauka. 183 s. [In Russian]
- Golovchenko A.V., Bogdanova O.Yu., Glukhova T.V. 2015. Struktura mikrobnnykh soobshchestv regressiionnykh pyaten verhovogo torfyanika [The microbial communities structure in oligotrophic bog regression spots] // Bolota i biosfera: materialy Vserossiyskoy s mezhdunarodnym uchastiem 9-oj shkoly molodykh uchyonykh (14–18 sentyabrya 2015 g., g. Vladimir). Ivanovo: PresSto. S. 39–44. [In Russian]
- Ivanov K.E. 1957. Osnovy gidrologii bolot lesnoj zony i raschoty vodnogo rezhima bolotnykh massivov [The basics of mire hydrology in forest zone and calculations of the water regime of mire massif]. Leningrad: Gidrometeoizdat. 500 s. [In Russian]
- Lopatin V.D. 1986. O novoy traktovke opredeleniya bolota [On a new interpretation of the definition of “mire”] // Ekologiya. № 1. S. 70–72. [In Russian]
- Marushchak M.E., Pitkämäki A., Koponen H., Biasi C., Seppäläw M., Martikainen P.J. 2011. Hot spots for nitrous oxide emissions found in different types of permafrost peatlands // Global Change Biology. Vol. 17. P. 2601–2614. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02442.x
- Sukachev V.N. 1973. Bolota, ikh obrazovanie, razvitie i svoystva [Mires: formation, development and properties] // Izbrannyye trudy. Vol. 2. Problemy bolotovedeniya, paleobotaniki i paleogeografii. Leningrad: Nauka. S. 97–188. [In Russian]
- Tolpysheva T.Yu. 2005. Bioticheskie svyazi lishajnikov v lesnykh i bolotnykh ehkosistemakh [Biotic relationships of lichens to forest and bog ecosystems]. Avtoreferat dissertatsii v vide nauchnogo doklada na soiskanie uchenoj stepeni doktora biologicheskikh nauk. Petrozavodsk. 69 s. [In Russian]

POSSIBLE CAUSES FOR LONG-TERM SUSTAINABILITY OF STANDING WATER BODIES (HOLLOW-POOLS, HOLLOWES) IN OLIGOTROPHIC AND DISTROPHIC BOGS

M. Ya. Voytehov

*Taldom administration for protected natural areas
Taldom, 141900, Russia, e-mail: mihail_voytehov@yandex.ru*

The causes of long-term sustainability of inner-bog standing water bodies are analysed based on the relationships between *Sphagnum* mosses and mire microflora. Previously, some authors underestimated the role of biotic factors in the formation micro- and mesorelief of mires. Tolpysheva (2005) has proven the role of lichens in the formation of mire microrelief. The present paper examines the role of algae in the long-term sustainability of small bog standing bodies of water. *Sphagnum* mosses contribute to the long-term interruption of the biological nutrients cycle in connection with peat formation, while the algae provide only short-term (seasonal) immobilization of nutrients. The annual cycle of the bog subsystem with algae as primary producers in the periods of increasing content of nutrients both contributes to the stimulation of growth shoreline *Sphagnum* and increases decomposition of *Sphagnum* tissues buried under the carpets (mats) of algae and their involvement to the circulation. The facies with dominant *Sphagnum* or algae can be considered as competing subsystems of the bog biogeocoenosis. The algae became more competitive as compared to *Sphagnum* with the decreasing nutrient contents in water. The author draws attention to the role of other typical mires organisms, such as liverworts, micro- and mesofauna, in these processes.

Keywords: oligotrophic bog, inner-bog water bodies, *Sphagnum*, algae, competition, nutrient cycle

ГИДРОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ БОЛОТ СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

Е. М. Волкова¹, Д. В. Зацаринная²

¹Тульский государственный университет

300026 г. Тула, проспект Ленина, д. 92, e-mail: convallaria@mail.ru

²Тульский областной краеведческий музей

300042 г. Тула, ул. Советская, д. 68, e-mail: dvisloguzova@gmail.com

Гидрологический режим разных типов болот Среднерусской возвышенности имеет существенные отличия по сезонной динамике уровня залегания болотных вод и минерализации. Показано, что для сообществ ассоциаций *Betula pubescens*–*Phragmites australis* и *Filipendula ulmaria*, распространённых на пойменных болотах, характерно богатое водно-минеральное питание, сопровождающееся сезонной изменчивостью уровня грунтовых вод. На водоразделах болота формируются при разном режиме увлажнения. При стабильном обводнении депрессий формируются сплавинные болота, характеризующиеся наличием редких для региона мезо- и олиготрофных ценозов (ассоциации *Betula pubescens*–*Menyanthes trifoliata*–*Sphagnum riparium* и *Rhynchospora alba*–*Sphagnum angustifolium*+*S. fallax*), которые развиваются в условиях бедного атмосферного питания в центральных частях сплавин. В условиях периодического увлажнения поверхностными водами на водоразделах формируются сообщества ассоциации *Betula pubescens*–*Sphagnum centrale*.

Ключевые слова: гидрологический режим, болотные воды, уровень вод, минерализация, типы болот, растительность.

ВВЕДЕНИЕ

Разнообразие растительности болот определяется режимом увлажнения и минерализацией питающих вод [Зацаринная, 2015 (Zatsarinnaia, 2015); Зеленкевич и др., 2016 (Zeliankevich et al., 2016) др.], что отражает ординационный анализ растительных сообществ. Однако, полученные заключения нуждаются в эмпирическом подтверждении, что позволит детально

охарактеризовать роль гидролого-гидрохимических факторов в формировании состава и структуры растительности болот.

Целью данного исследования является изучение сезонной и многолетней динамики гидрологического и гидрохимического режимов разных типов болот Среднерусской возвышенности.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2006–2010, 2012–2013, 2015–2016 гг. на пойменных и водораздельных болотах Тульской области. Для изучения гидрологического режима болот в типичных фитоценозах были установлены трубки длиной до 1.0 м и диаметром 5.0 см, перфорированные по всей длине [Вомперский и др., 1988 (Vomperskiy et al., 1988); Астафьев, 1990 (Astaf'ev, 1990)]. Нижние отверстия трубок были закрыты деревянными пробками, сверху скважины были прикрыты крышками. Наблюдения за уровнем болотных вод и минерализацией проводились в вегетационные сезоны разных лет с периодичностью 2 раза в неделю. Измерения уровня болотных вод проводили при помощи рулетки, минерализации – рН-метр-кондуктометром Combo «Hanna».

Объектом изучения являлся режим водно-минерального питания ряда сообществ:

– асс. *Betula pubescens*–*Phragmites australis* (Большеберёзовское болото, пойма р. Непрядва);

– асс. *Filipendula ulmaria* (болото Подкосьмово, пойма р. Непрядва);

– асс. *Betula pubescens*–*Menyanthes trifoliata*–*Sphagnum riparium* (окрайка и центр сплавинного водораздельного болота Главное, близ п. Озёрный);

– асс. *Rhynchospora alba*–*Sphagnum angustifolium*+*S. fallax* (там же, где и предыдущая);

– асс. *Betula pubescens*–*Sphagnum centrale* (центральная часть водораздельного болота Источек, характеризуется целостной (сплошной) залежью; музей-заповедник «Ясная Поляна»).

Все модельные болота различаются по положению в рельефе, характеру растительности и структуре торфяных отложений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение гидрологического режима и свойств болотных вод позволило выявить существенные отличия между модельными фитоценозами. Так, по сезонной амплитуде уровня

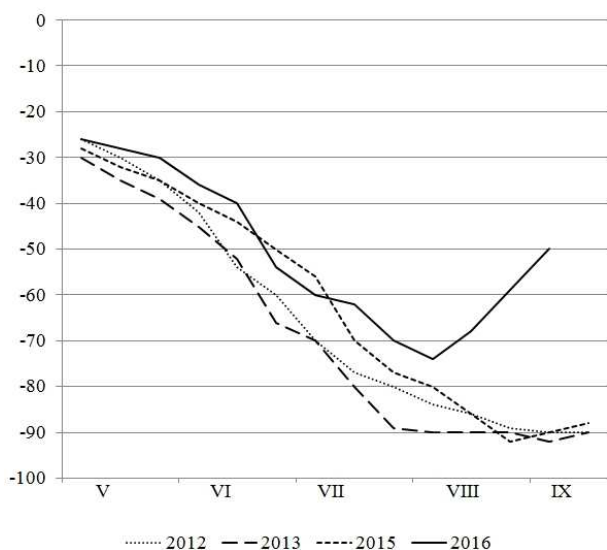
залегания болотных вод (рис. 1) выделено две группы сообществ:

1) с устойчивым (или стабильным) режимом увлажнения, характеризующимся мини-

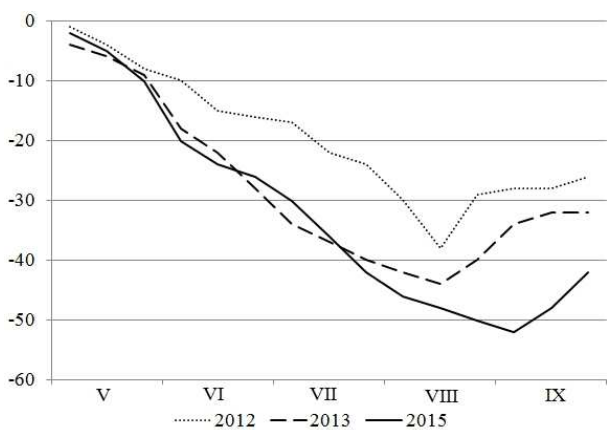
мальной амплитудой уровня болотных вод (не более 20 см);

2) с сезонно-изменчивым (нестабильным) режимом увлажнения, сочетающим интенсивное обводнение в весенний, реже – осенний, период и снижение уровня болотных вод летом; амплитуда уровня достигает 70–80 см.

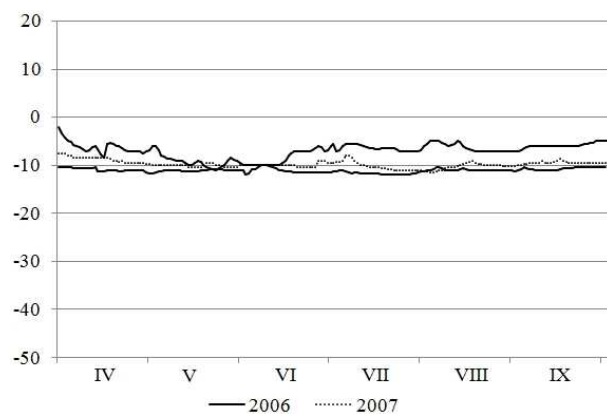
К первой группе относятся сообщества, сформированные на сплавинах карстово-суффозионных болот (рис. 1 С, Е). Стабильность увлажнения таких сообществ обусловлена тем, что сплавина мощностью от 1.0 до 2.5–3.0 м находится на поверхности воды, которой заполнена депрессия. При этом уровень воды в депрессии и, соответственно, положение сплавины в течение вегетационного сезона меняются, однако это не снижает обводнённости корнеобитаемого горизонта. Следует отметить, что в окраинных ценозах (асс. *Betula pubescens*–*Menyanthes trifoliata*–*Sphagnum riparium*) амплитуда уровня болотных вод существенно ниже, а в центральной наиболее «зрелой» части сплавины (где мощность торфа максимальна) показатель достигает 15–20 см.



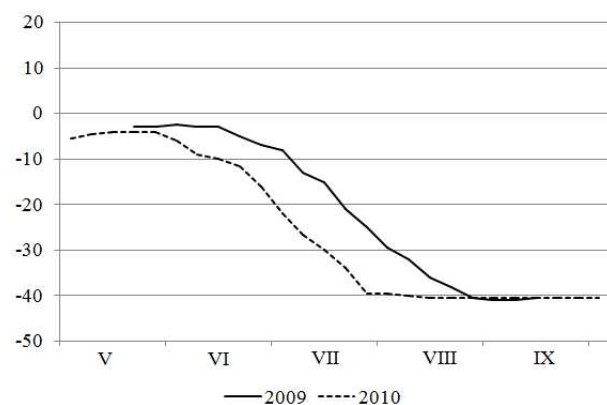
А – асс. *Betula pubescens*–*Phragmites australis*



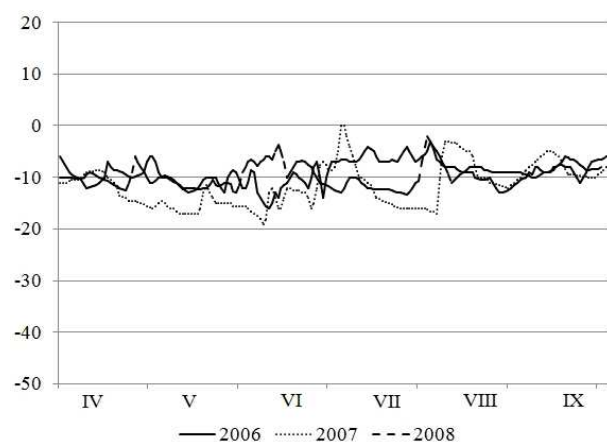
В – асс. *Filipendula ulmaria*



С – асс. *Betula pubescens*–*Menyanthes trifoliata*–*Sphagnum riparium*



Д – асс. *Betula pubescens*–*Sphagnum centrale*



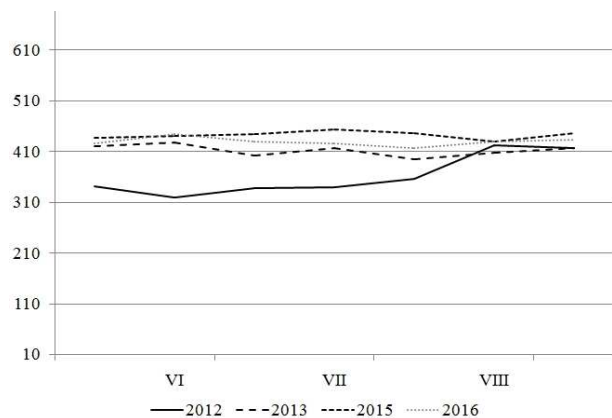
Е – асс. *Rhynchospora alba*–*Sphagnum angustifolium*+*S. fallax*

Рис. 1. Разногодичная и сезонная динамика уровня залегания болотных вод в модельных сообществах.

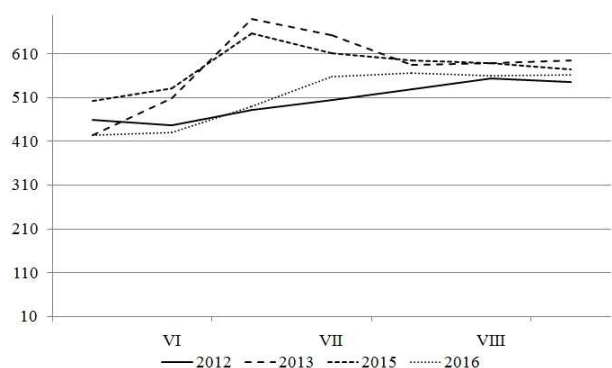
Fig. 1. The seasonal dynamics of water levels in model plant communities in different years.

Ко второй группе относятся сообщества, формирующиеся при переменном увлажнении, связанном с аллювиальным или делювиальным стоком (рис. 1А, В, Д). Такой режим увлажнения характерен как для сообществ пойменных (асс. *Betula pubescens*–*Phragmites australis* и *Filipendula ulmaria*), так и для водораздельных (асс. *Betula pubescens*–*Sphagnum centrale*) болот.

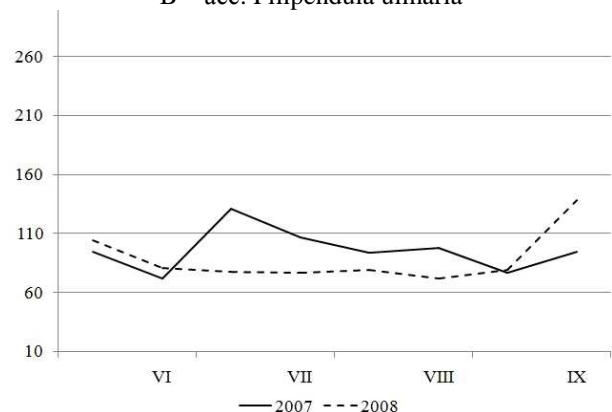
Гидрохимические показатели модельных сообществ имеют существенные отличия по минерализации болотных вод (рис. 2).



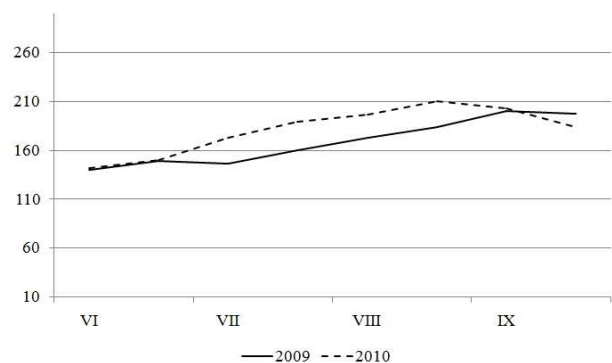
A – acc. *Betula pubescens*–*Phragmites australis*



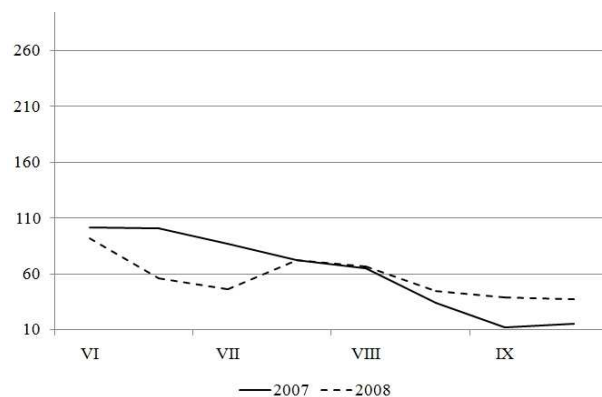
B – acc. *Filipendula ulmaria*



C – acc. *Betula pubescens*–*Menyanthes trifoliata*–*Sphagnum riparium*



D – acc. *Betula pubescens*–*Sphagnum centrale*



E – acc. *Rhynchospora alba*–*Sphagnum angustifolium*+*S. fallax*

Рис. 2. Разногодичная и сезонная динамика минерализации болотных вод в модельных сообществах.

Fig. 2. The seasonal dynamics of mineralization of mire waters in model plant communities in different years.

Наиболее богатое водно-минеральное питание свойственно пойменным ценозам, минерализация питающих вод которых достаточно высока: 320–445 мг/л в асц. *Filipendula ulmaria* и 425–690 мг/л – асц. *Betula pubescens*–*Phragmites australis*. Это связано с использованием не только аллювиальных, но и делювиальных и грунтовых вод. В течение вегетационного сезона максимальные значения приходятся на июль–август (рис. 2 А, В).

На водораздельных болотах, развивающихся в условиях умеренного увлажнения (асц. *Betula pubescens*–*Sphagnum centrale*), минерализация ниже (130–210 мг/л), поскольку в питании таких болот преобладает делювиальный сток. Максимум минерализации приходится на сентябрь (рис. 2 D). Именно в этот период уровень болотных вод находится наиболее глубоко от поверхности, а летние температуры обеспечивают активное испарение воды, что приводит к увеличению содержания минеральных элементов в болотных водах.

Наиболее бедное питание свойственно водораздельным сплавиным болотам. Окрайки (асц. *Betula pubescens*–*Menyanthes trifoliata*–*Sphagnum riparium*) характеризуются более высокой минерализацией – от 50 до 130 мг/л (в весенний период) (рис. 2 C). Центральные части сплавины постепенно переходят на атмосферное питание, поскольку делювиальный сток и выклинивающиеся грунтовые воды недоступны корнеобитаемому горизонту. Минерализация болотных вод в сообществах асц. *Rhynchospora alba*–*Sphagnum angustifolium*+*S. fallax* составляет не более 32–50 мг/л (рис. 2 E). Как видно, на трансекте «окрайка – центр сплавины» происходит обеднение водно-минерального питания, что обеспечивает смену сообществ. Именно на

сплавинных болотах формируются редкие для Среднерусской возвышенности мезо- и олиго-

трофные ценозы, что связано со спецификой водно-минерального питания таких болот.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведённые исследования на болотах Тульской области экспериментально подтверждают первостепенное значение гидрологических и гидрохимических факторов в дифференциации растительности болот Среднерусской возвышенности. Евтрофная растительность формируется при богатом водно-минеральном питании аллювиальными и делювиальными

водами. Однако, режим увлажнения определяет «долговременность» существования таких сообществ. При стабильном увлажнении на сплавинных водораздельных болотах такие ценозы постепенно переходят на атмосферное питание, что способствует появлению мезо- и олиготрофных сообществ [Волкова, 2010, 2011 (Volkova, 2010, 2011)].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астафьев В.Н. Уровни болотных вод // Наставление гидрометеорологическим станциям и постам. Вып. 8. Гидрометеорологические наблюдения на болотах. Вып. 8. Л.: Гидрометеиздат, 1990. С. 91–102.
- Волкова Е.М. Заболачивание карстовых и карстово-суффозионных депрессий на территории Тульской области // Направления исследований в современном болотоведении России. СПб.–Тула, 2010. С. 146–163.
- Волкова Е.М. Редкие болота северо-востока Среднерусской возвышенности: растительность и генезис // Бот. журн. 2011. Т. 96, № 12. С. 1575–1590.
- Вомперский С.Э., Сирин А.А., Глухов А.И., Осипов В.В. Формирование и режим стока при гидроресомелиорации. М.: Наука, 1988. 168 с.
- Зацаринная Д.В. Экологические особенности и растительность карстовых болот зоны широколиственных лесов (на примере Тульской области): Дис. ... канд. биол. наук. М., 2015. 173 с.
- Зеленкевич Н.А., Груммо Д.Г., Созинов О.В., Галанина О.В. Флора и растительность верховых болот Беларуси. Минск: СтройМедиаПроект, 2016. 243 с.

REFERENCES

- Astaf'ev V.N. 1990. Urovni bolotnykh vod [Levels of mire water] // Nastavleniye gidrometeorologicheskimi stantsiyami i postami. Vyp. 8. Gidrometeorologicheskiye nablyudeniya na bolotakh. Vyp. 8. Leningrad: Gidrometeoizdat. S. 91–102. [In Russian]
- Volkova E.M. 2010. Zabolachivaniye karstovykh i karstovo-suffuzionnykh depressij na territorii Tul'skoy oblasti [The paludification of karst depressions in Tula Region] // Napravleniya issledovanij v sovremennom bolotovedenii Rossii. Sankt-Peterburg–Tula. S. 146–163. [In Russian]
- Volkova E.M. 2011. Redkiye bolota severo-vostoka Srednerusskoj vozvysennosti: rastitel'nost' i genezis [The rare mires of the north-eastern Central Russian Upland: vegetation and genesis] // Botanicheskij zhurnal. Vol. 96, № 12. S. 1575–1590. [In Russian]
- Vomperskiy S.E., Sirin A.A., Glukhov A.I., Osipov V.V. 1988. Formirovaniye i rezhim stoka pri gidrolesomeliorsii [Formation and flow regime in hydro-forestry]. Moskva: Nauka. 168 s. [In Russian]
- Zatsarinnyaya D.V. 2015. Ekologicheskiye osobennosti i rastitel'nost' karstovykh bolot zony shirokolistvennykh lesov (na primere Tul'skoy oblasti) [Ecological features and vegetation of karst mires of the zone of deciduous forests (on the example of the Tula Region)]. Dissertatsiya na soiskanie uchenoj stepeni kandidata biol. nauk. Moskva. 173 s. [In Russian]
- Zeliankevich N.A., Grummo D.G., Sozinov O.V., Galanina O.V. 2016. Flora i rastitel'nost' verkhovykh bolot Belarusi [Flora and vegetation of the raised bogs in Belarus]. Minsk: StrojMediaProekt. 243 s. [In Russian]

HYDROLOGICAL FEATURES OF MIRES ON THE MIDDLE-RUSSIAN UPLAND

E. M. Volkova¹, D. V. Zatsarinnyaya²

¹Tula State University

Tula, 300026, Russia, e-mail: convallaria@mail.ru

²Tula local museum

Tula, 300042, Russia, e-mail: dvisloguzova@gmail.com

The hydrological regimes of different-type mires situated on the Middle-Russian Upland differ significantly in the seasonal dynamics of the water level and mineralization. We have demonstrated that the *Betula pubescens*–*Phragmites australis* association and the *Filipendula ulmaria* association both distributed in floodplain mires, which are characterized by the river water supply with high contents of minerals accompanied by a seasonal variability in the water level. The watershed mires are formed under different moisture regimes. The depressions with stable flooding are characterized by the mires with swing moor with rare for the region mesotrophic and oligotrophic plant communities (*Betula pubescens*–*Menyanthes trifoliata*–*Sphagnum riparium* and *Rhynchospora alba*–*Sphagnum angustifolium*+*S. fallax* associations). These communities are typical of the central part of swing moor and develop under poor supply of atmospheric water. The *Betula pubescens*–*Sphagnum centrale* association is formed at the watersheds under periodic humidification by surface waters.

Keywords: hydrological regime, mire waters, water level, mineralization, mire types, vegetation

К ФЛОРЕ ВЫРАБОТАННЫХ ТОРФЯНИКОВ ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТИ

Э. В. Гарин

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: GarinEV@mail.ru

Изучение флоры выработанных торфяников проводилось в 2014–2016 гг. на территории Мокеихо-Зыбинского торфопредприятия (Некоузский район, Ярославская область). Флора макрофитов обследованных торфокарьеров содержит 108 видов: Charophyta – 4, Marchantiophyta – 4, Bryophyta – 11, Polypodiophyta – 3 (Equisetopsida – 1, Polypodiopsida – 2), Spermatophyta – 86. Анализ флоры сосудистых растений (89 видов, 60 родов, 37 семейств) показал, что: 1) по числу видов наиболее крупными порядками являются Poales, Alismatales, Caryophyllales, Asterales и Lamiales; наиболее крупными семействами – Cyperaceae, Poaceae, Asteraceae, Potamogetonaceae, Onagraceae, Polygonaceae и Salicaceae; наиболее крупными родами – *Potamogeton* и *Salix*; 2) отсутствие сфагновых мхов и кустарничков из семейства Ericaceae; 3) число прибрежных и водных видов превышает число болотных; 4) в зональном отношении во флоре преобладают бореальные и плуризональные виды, а в региональном – голарктические и евроазиатские; 5) наибольшим числом видов представлены гемикриптофиты, а также травянистые многолетники; 6) наибольшую роль играют гигрофиты, гидрофиты и мезофиты; 7) истинно редких стенопотных болотных видов не встречено. Выявлены новые местонахождения для 10 видов растений, внесённых во второе издание Красной книги Ярославской области, три из которых не приводились ранее для Некоузского района, а один вид (*Carex capillaris*) считался исчезнувшим с территории Ярославской области.

Ключевые слова: торфяной карьер, выработанный торфяник, флора болот, структура флоры, Мокеихо-Зыбинское торфопредприятие.

ВВЕДЕНИЕ

Искусственные водные системы получили широкое распространение и играют в настоящее время большое значение в народном хозяйстве и в сложении ландшафта освоенных земель, а также используются в рекреационных целях. Всё это в полной мере относится и к водоёмам, расположенным на территории Ярославской области. Однако исследование искусственных водоёмов (не считая, разумеется, Рыбинского и Горьковского водохранилищ) имеют здесь отрывочный характер [Гарин, 2004, 2012 (Garin, 2004, 2012) и др.; Тихонов, Борисова, 2011 (Tikhonov, Borisova, 2011)], а торфяные карьеры в области вообще не изучались [Гарин, 2006 (Garin, 2006)].

Целью настоящей работы было выявление состава флоры карьеров выработанного торфяника Мокеихо-Зыбинского торфопредприятия (Ярославская область) и её таксономический и типологический анализ.

Историческая справка. В 1931 г. было проведено исследование земель, некогда принадлежавших помещику Мокею Зыбину. Было установлено, что для целей промышленной разработки пригодны более 180 км² болот, где глубина торфяных залежей

достигала местами четырёх метров. Через полтора десятилетия здесь начинается добыча торфа, первым заказчиком которого стала строящаяся в Ярославле ТЭЦ-1. Уже к 1952 г. торфоразработки велись на 2 км², а объёмы добычи торфа подходили к отметке 66 тысяч тонн. К этому времени рядом с торфокарьерами был отстроен рабочий посёлок Мокеиха (с 1957 г. – пос. Октябрь). В следующем году в 13 км от первой Мокеихи был заложен второй посёлок с одноимённым названием (Мокеиха-2).

Максимального объёма торфодобычи (более 2 млн. тонн) достигла к 1975 г. Его использовали преимущественно в качестве топливного материала для Ярославской ТЭЦ-1, Шатурской ГРЭС-5, Костромской, Каменской и Бежецкой ТЭЦ, Волжской шерстопрядильной фабрики. Площадь, на которой велись торфоразработки, составила 50 км².

Однако, в связи с тем, что в качестве топлива во всё больших объёмах стали применять уголь, нефть и газ, торф стали всё чаще использовать для целей сельского хозяйства, и уже к 1977 г. из крупных покупателей Мокеихо-Зыбинского торфа осталась лишь Ярославская ТЭЦ, а в 1995 г. поставки топлива вообще были прекращены. К 1996 г. прекратилась поставка торфа и для ярославского сельского хозяйства [Гарин, 2015 (Garin, 2015)].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые исследования растительного покрова проводились в 2014–2016 гг. в соответствии с методикой [Филиппов и др., 2017 (Philippov et al., 2017)] на карьерах, оставшихся после выработки торфа, и торфяных картах на территории Мокеихо-Зыбинского торфопредприятия (Некоузский район, Ярославская об-

ласть). Было выделено два типа водоёмов. *Первая группа* – это слабо разработанные площадки, имеющие размеры около 1000×400 м, первоначально представлявшие собой систему отводных каналов (не менее 26 поперечных каналов, соединённых центральным каналом), но в настоящее время они подтоплены и приближе-

ны по форме к овалу с выступающими по краям каналами длиной до 60 м. Вода в этих водоёмах очень мутная, водная флора представлена многочисленными куртинками элодеи и рдестов, местами отмечены отдельные фронды ряски и группы водокрасов. Необходимые участки между каналами заросли тростником, а на обсыхающих площадках отмечены многочисленные сорные однолетники.

Вторую группу карьеров представляют водоёмы, имеющие форму неправильных четырёхугольников (длиной до 700 м). Берега очень крутые (глубина у самого берега более 1.5 м), вода относительно прозрачна. Растительность представлена как поясом осок по урезу воды,

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ниже приведён конспект флоры макрофитов торфяных карьеров Мокейхо-Зыбинского торфопредприятия. Расположение материала производится в соответствии с современными системами: печёночники [Konstantinova et al., 2009], мхи [Ignatov et al., 2006], папоротникообразные [Christenhusz, Chase, 2014]; цветковые по системе APG IV [The Angiosperm Phylogeny Group, 2016], что в целом соответствует предложенной нами схеме [Гарин, 2016 (Garin, 2016)]. Внутри семейств виды расположены в алфавитном порядке. Названия сосудистых растений приведены по С.К. Черепанову [1995 (Czerepanov, 1995)].

Криптогамные макрофиты

CHAROPHYTA

Charophyceae

Characeae: *Chara denudata* (A. Braun) R. D. Wood, *Ch. globularis* Thuill., *Ch. virgata* Kütz., *Ch. vulgaris* L.

MARCHANTIOPHYTA

Marchantiopsida

Marchantiaceae: *Marchantia polymorpha* L.

Ricciaceae: *Riccia fluitans* L.

Blasiaceae: *Blasia pusilla* L.

Jungermanniopsida

Lophocoleaceae: *Lophocolea heterophylla* (Schrader) Dumort.

BRYOPHYTA

Bryopsida

Dicranaceae: *Dicranum scoparium* Hedw.

Bryaceae: *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. et Scherb.

Aulacomniaceae: *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr.

Climaciaceae: *Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber et D. Mohr

Hylocomiaceae: *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.

Calliergonaceae: *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb.

Scorpidiaceae: *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske

так и пятнами пузырчатки, элодеи, рдестов. Площадь изученных карьеров составляет 0.4 и 0.2 км² соответственно.

В течение всего периода исследования составлялись флористические описания карьеров, поводом к сбору гербарного материала, который в дальнейшем (в объёме 442 листа) был передан на хранение в фонды нескольких Гербариев (LE, MW, IBIW, USPIY, YAR, GARIN, NNSU, MSKU и ряда др.).

Результаты первого года исследования торфокарьеров были доложены на всероссийской конференции «Гидробиотика 2015» [Гарин, 2015 (Garin, 2015)]; в настоящей статье подводятся итоги трёхлетних исследований.

Pylaisiaceae: *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske, *C. lindbergii* (Mitt.) Hedenäs

Thuidiaceae: *Thuidium recognitum* (Hedw.) Lindb.

Amblystegiaceae: *Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst.

Сосудистые макрофиты

POLYPODIOPHYTA

Equisetopsida

Equisetaceae: *Equisetum fluviatile* L.

Polypodiopsida

Thelypteridaceae: *Thelypteris palustris* Schott

Dryopteridaceae: *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs

SPERMATOPHYTA

Magnoliopsida

Nymphaeaceae: *Nuphar lutea* (L.) Sm.

Juncaginaceae: *Triglochin palustre* L.

Potamogetonaceae: *Potamogeton berchtoldii* Fieber, *P. compressus* L., *P. friesii* Rupr., *P. gramineus* L. s.l., *P. natans* L.

Hydrocharitaceae: *Elodea canadensis* Michx., *Hydrocharis morsus-ranae* L.

Alismataceae: *Alisma plantago-aquatica* L.

Araceae: *Lemna minor* L., *L. trisulca* L., *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid.

Poaceae: *Agrostis canina* L., *A. stolonifera* L., *Alopecurus aequalis* Sobol., *Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv., *Glyceria fluitans* (L.) R. Br., *Phalaris arundinacea* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Poa annua* L.

Juncaceae: *Juncus articulatus* L., *J. bufonius* L., *J. conglomeratus* L.

Typhaceae: *Sparganium emersum* Rehmman, *Typha angustifolia* L. s.l., *T. latifolia* L.

Cyperaceae: *Carex flava* L., *C. pseudocyperus* L., *C. rostrata* Stokes, *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult., *E. mamillata* (H. Lindb.) H. Lindb., *E. palustris* (L.) Roem. et Schult., *Scirpus sylvaticus* L., *Trichophorum alpinum* (L.) Pers.

Ceratophyllaceae: *Ceratophyllum demersum* L.

Ranunculaceae: *Ranunculus repens* L., *R. sceleratus* L.

Grossulariaceae: *Ribes nigrum* L.

Haloragaceae: *Myriophyllum spicatum* L.

Fabaceae: *Trifolium repens* L.
Rosaceae: *Comarum palustre* L., *Potentilla anserina* L., *P. norvegica* L.
Urticaceae: *Urtica dioica* L.
Betulaceae: *Alnus incana* (L.) Moench
Celastraceae: *Parnassia palustris* L.
Salicaceae: *Salix cinerea* L., *S. myrsinifolia* Salisb., *S. pentandra* L., *S. triandra* L.
Onagraceae: *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Epilobium adenocaulon* Hausskn., *E. hirsutum* L., *E. palustre* L.
Brassicaceae: *Rorippa palustris* (L.) Besser
Polygonaceae: *Persicaria lapathifolia* (L.) Delarbre, *P. minor* (Huds.) Opiz, *Rumex aquaticus* L., *R. maritimus* L.
Caryophyllaceae: *Stellaria crassifolia* Ehrh., *S. palustris* Ehrh. ex Retz.
Amaranthaceae: *Chenopodium glaucum* L., *Ch. polyspermum* L., *Ch. rubrum* L.
Ericaceae: *Orthilia secunda* (L.) House
Primulaceae: *Lysimachia thyrsiflora* L., *L. vulgaris* L.
Rubiaceae: *Galium palustre* L., *G. trifidum* L.
Gentianaceae: *Centaurium erythraea* Rafn
Lentibulariaceae: *Utricularia minor* L., *U. vulgaris* L.
Lamiaceae: *Lycopus europaeus* L., *Mentha arvensis* L., *Scutellaria galericulata* L.
Plantaginaceae: *Plantago major* L.
Scrophulariaceae: *Scrophularia nodosa* L.
Asteraceae: *Bidens cernua* L., *B. frondosa* L., *Cirsium setosum* (Willd.) Bess., *Crepis tectorum* L., *Erigeron canadensis* L., *Gnaphalium uliginosum* L., *Taraxacum officinale* Wigg., *Tussilago farfara* L.

На выработанном торфянике Мокеихо-Зыбинского торфопредприятия было зафиксировано 108 видов макрофитов, из них Charophyta – 4 вида, Marchantiophyta – 4, Bryophyta – 11, Polypodiophyta – 3 (Equisetopsida – 1, Polypodiopsida – 2), Spermatophyta – 86. В целом, объём флоры данного нарушенного торфяного болота соответствует значениям, которые ранее были получены для сопредельного региона – Вологодской области (95–120 видов для отдельных выработанных торфяников) [Филиппов, 2012 (Philippov, 2012)].

Учитывая, что криптогамные макрофиты выявлены не в полной мере, то ниже основное внимание будет уделено анализу флоры сосудистых растений карьеров выработанных торфяников с таксономической, географической, биоморфологической, эколого-ценотической и экологической точки зрения.

Все обнаруженные нами сосудистые растения (89) распределены между 60 родами из 37 семейств и 20 порядков. Наиболее крупными по числу видов порядками оказались Poales (22 вида), Alismatales (12), Caryophyllales (9), Asterales (8) и Lamiales (7); всего в пяти наиболее крупных порядках 58 видов, что составляет 65% списка флоры. Наиболее крупными семей-

ствами являются Cyperaceae, Poaceae и Asteraceae (по 8 видов), Potamogetonaceae (5), Onagraceae, Polygonaceae и Salicaceae (по 4). Всего эти семейства включают в себя 41 вид, или 46% списка флоры. Остальные семейства представлены 1–3 таксонами. Наиболее крупными родами на торфокарьерах являются *Potamogeton* L. (5 видов) и *Salix* L. (4); остальные представлены меньшим числом видов, из которых 41 род – одновидовой.

В отличие от естественных болот Ярославской области [Горохова, Маракаев, 2009 (Gorokhova, Marakaev, 2009)] во флоре анализируемых выработанных торфяников не было обнаружено сфагновых мхов и кустарничков из семейства Ericaceae (на естественных болотах это ценозообразователи); в первой тройке ведущих семейств отсутствовали орхидные; значительная часть видов принадлежит к случайным и индифферентным болотным биотомам, а облигатные и облигатно-факультативные болотные растения, по сути, отсутствуют. В то же самое время значительная часть водной и прибрежно-водной фракции представлена характерными для данного региона макрофитами (рдестами, рясками, рогозами, водокрасовыми).

Для географической структуры рассматриваемой флоры свойственно преобладание в зональном отношении бореальных (36 видов или 40%) и плюризональных (40 / 45%) видов, другие группы представлены меньшим числом таксонов (бореонеморальные – 8 видов, гипарктобореальные – 3, арктобореальные – 2).

В региональном отношении во флоре торфокарьеров преобладают голарктические виды (45 видов или 48%) и в значительно меньшей степени – евроазиатские (18 / 20%), остальные группы (32%) имеют низкие значения (евросибирские и гемикосмополитные – по 8 видов, европейские и североамериканские – по 4, европейско-североамериканские – 2).

В спектре жизненных форм (по Х. Раункиеру [Raunkiaer, 1937]) флоры карьеров преобладают гемикриптофиты (35 видов или 39%). Заметно меньше терофитов, гидрофитов (по 15 / 17%) и геофитов (10 / 11%); остальные группы представлены небольшим числом видов (фанерофиты – 6, гелофиты – 7, хамефиты – 1).

Значительная часть слагающих исследуемую флору сосудистых растений – травянистые многолетники (65 видов или 73% флоры). Роль малолетников не столь заметна и их доля составляет лишь 20% (18 видов). Деревья и кустарники слабо представлены во флоре (6 / 7%) – это преимущественно виды рода *Salix*.

В эколого-ценотическом отношении во флоре торфокарьеров преобладают болотные

(23 вида / 26%) и прибрежные (20 / 23%) виды. Заметно меньшую роль играют водные (15 / 17%) и луговые (11 / 12%) виды. Остальные группы не имеют здесь существенного значения: лесные и сорные растения представлены по 7 видов, опушечные – 4, адвентивные – 2.

В экологической структуре флоры торфокарьеров преобладают гигрофиты (37 видов или 42%), заметно меньше роль гидрофитов (15 / 17%) и мезофитов (18 / 20%), остальные группы представлены небольшим числом видов: гигромезофиты – 8, мезогигрофиты – 7, гидрогигрофиты – 4.

Подавляющее большинство обнаруженных на торфокарьерах макрофитов относятся к достаточно обычным для флоры Ярославской области растениям (74 вида или 83%), доля изредка встречающихся (9 / 10%) и редких для флоры области видов (6 / 7%) невелика.

Изучение флоры торфокарьеров позволило выявить новые местонахождения для 10 видов, внесённых во второе издание Красной книги Ярославской области [Нянковский, 2015 (Nyankovskiy, 2015)]. В том числе, 1 вид (*Carex capillaris*), вероятно исчезнувший (категория 0); 1 (*Trichophorum alpinum*), находящийся под угрозой исчезновения (категория 1); 2 (*Geranium robertianum*, *Huperzia selago*), сокращающиеся в численности или уязвимые (категория 2); 6 (*Centaurium erythraea*, *Dactylorhiza incarnata*, *D. maculata*, *Epipactis palustris*, *Listera ovata*, *Utricularia minor*), редкие (категория 3). Три охра-

няемых в области вида (*Carex capillaris*, *Geranium robertianum*, *Trichophorum alpinum*) были обнаружены в Некоузском районе впервые [Гарин, Тихонов, 2014 (Garin, Tikhonov, 2014)].

Наиболее важной следует считать находку *Carex capillaris* – первое достоверное современное указание для территории Ярославской области. Ранее вид приводился лишь для Даниловского района без указания конкретного местонахождения [Смирнов, 1928 (Smirnov, 1928)]. К сожалению, во втором издании Красной книги находка этой осоки не была учтена, несмотря на то, что она была подтверждена гербарием (IBIW 60509) и обнародована [Гарин, Тихонов, 2014 (Garin, Tikhonov, 2014)].

Восстановление растительного покрова карьеров Мокеихо-Зыбинского торфопредприятия в целом идёт в соответствии с описанными для южной тайги закономерностями [Панов, Веселов, 2002 (Panov, Veselov, 2002); Веселов, Панов, 2005 (Veselov, Panov, 2005)].

На наш взгляд, карьеры Мокеихо-Зыбинского торфопредприятия в настоящее время помимо своего основного назначения (добыча торфа) могли бы использоваться для выращивания тростника южного, рыб или других хозяйственно ценных организмов. Подобные работы проведены в сопредельных областях, например, в Московской (камп и карпокарасёвый гибрид) [Нечипорук, 2017 (Nechiporuk, 2017)] и Тверской (тростник) [Кукушкина, Панов, 2015 (Kukushkina, Panov, 2015)].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования флоры торфокарьеров Мокеихо-Зыбинского торфопредприятия являются первой попыткой изучения этого типа водно-болотных угодий в Ярославском Поволжье. Составленный по результатам исследования конспект флоры торфокарьеров содержит 108 видов макрофитов. Спецификой флоры торфяников является почти полное отсутствие облигатных и облигатно-факультативных болотных видов (в том числе и ценозообразовате-

лей – сфагновых мхов, кустарничков из семейств Ericaceae; а также *Drosera* ssp., *Eriophorum vaginatum*, *Scheuchzeria palustris*, *Carex limosa* и др.). Значительная часть водной и прибрежно-водной фракции представлена обычными и характерными для данного региона гидро-, гидрогело- и гелофитами. На выработанных торфяниках зафиксированы популяции 10 охраняемых в регионе видов, однако, среди них нет стенолюбивых болотных растений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит Д.А. Филиппова (ИБВВ РАН) за обсуждение настоящей статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Веселов Н.В., Панов В.В. Естественное восстановление растительности на выработанных болотах южной тайги (на примере Тверской области) // Бот. журн. 2005. Т. 90, № 12. С. 1847–1857.
- Гарин Э.В. Водные и прибрежно-водные макрофиты России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР): Ретроспективный библиографический указатель. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2006. 180 с. DOI: 10.13140/RG.2.1.3708.3682
- Гарин Э.В. Структура флоры сосудистых растений Ярославской области // Междунар. журн. прикладных и фундаментальных исследований. 2016. № 8–2. С. 188–193.
- Гарин Э.В. Флора выгонных копаней северо-запада Ярославской области // Вестник АПК Верхневолжья. 2012. № 4(20). С. 56–58.
- Гарин Э.В. Флора и растительность копаней Ярославской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саранск, 2004. 21 с. DOI: 10.13140/RG.2.1.1793.5840

- Гарин Э.В. Флора торфокарьеров Мокеихо-Зыбинского торфопредприятия (Некоузский р-н Ярославской обл.) // Гидробиотаника 2015: материалы VIII Всероссийской конф. с междунар. участием по водным макрофитам, п. Борок, 16–20 октября 2015 г. Ярославль: Филигрань, 2015. С. 90–93. DOI: 10.13140/RG.2.1.3910.2804
- Гарин Э.В., Тихонов А.В. Флористические находки на карьерах Мокеихо-Зыбинского торфопредприятия (Ярославская область) // Успехи современного естествознания. 2014. № 12–3. С. 290.
- Горохова В.В., Маракаев О.А. Экосистемы болот Ярославской области: состояние и охрана. Ярославль: ЯрГУ, 2009. 160 с.
- Кукушкина Е.Е., Панов В.В. Перспективы получения биомассы тростника (*Phragmites australis*) при естественном зарастании выработанных торфяных месторождений в условиях Тверской области // Труды Инсторфа. 2015. № 11(64). С. 19–31.
- Нечипорук Т.В. Технология совместного выращивания карпа и карпокарасёвого гибрида в торфяных карьерах и рыбохозяйственных прудах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Балашиха, 2017. 29 с.
- Нянковский М.А. (ред.) Красная книга Ярославской области. Ярославль: Академия 76, 2015. 470 с.
- Панов В.В., Веселов Н.В. Принципы классификации выработанных торфяников // Известия Российской академии наук. Сер. геогр. 2002. № 6. С. 86–95.
- Смирнов В.И. Заметки о некоторых новых и редких для Ярославской губернии растениях // Изв. Главного Бот. сада. 1928. Т. 27, вып. 2. С. 188–197.
- Тихонов А.В., Борисова М.А. Оценка современного состояния прудов водохранилища-охладителя Ярославской ГРЭС по гидробиотаническим показателям // Ярославский пед. вестник. 2011. Т. 3, № 4. С. 99–104.
- Филиппов Д.А. Флора выработанных торфяников центральной части Вологодской области // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докл. XIX Всерос. молодежной науч. конф. (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 2–6 апреля 2012 г.). Сыктывкар, 2012. С. 55–57.
- Филиппов Д.А., Прокин А.А., Пржиборо А.А. Методы и методики гидробиологического исследования болот: учебное пособие. Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та, 2017. 207 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Изд-во Мир и Семья, 1995. 992 с.
- Christenhusz M.J.M., Chase M.W. Trends and concepts in fern classification // Annals of Botany. 2014. Vol. 113, № 3. P. 571–594. DOI: 10.1093/aob/mct299
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 1–130. DOI: 10.15298/arctoa.15.01
- Konstantinova N.A., Bakalin V.A., Andrejeva E.N., Bezgodov A.G., Borovichev E.A., Dulin M.V., Mamontov Yu.S. Checklist of liverworts (Marchantiophyta) of Russia // Arctoa. 2009. Vol. 18. P. 1–64. DOI: 10.15298/arctoa.18.01
- Raunkiaer Ch. Plant life forms. Oxford: Clarendon Press, 1937. 104 p.
- The Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // Botanical Journal of the Linnean Society. 2016. Vol. 181, is. 1. P. 1–20. DOI: 10.1111/boj.12385

REFERENCES

- Christenhusz M.J.M., Chase M.W. 2014. Trends and concepts in fern classification // Annals of Botany. Vol. 113, № 3. P. 571–594. DOI: 10.1093/aob/mct299
- Czerepanov S.K. 1995. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) [Vascular plants of Russia and adjacent countries (within the former USSR)]. Sankt-Peterburg: Mir i sem'ya. 992 s. [In Russian]
- Garin E.V. 2004. Flora i rastitel'nost' kopanej Yaroslavskoj oblasti [Flora and vegetation of diggers of Yaroslavl Region]. Avtoreferat dissertatsii na soiskanie uchenoj stepeni kandidata biol. nauk. Saransk. 21 s. [In Russian]
- Garin E.V. 2006. Vodnye i pribrezhno-vodnye makrofity Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR): Retrospektivnyj bibliograficheskij ukazatel' [Water and coastal-water macrophytes of Russia and neighboring countries (within the former USSR): Retrospective bibliographic index]. Rybinsk: Rybinskij Dom pečati. 180 s. DOI: 10.13140/RG.2.1.3708.3682 [In Russian]
- Garin E.V. 2012. Flora vygonnykh kopanej severo-zapada Yaroslavskoj oblasti [Flora of pasture earth reservoir of the northwest of Yaroslavl Region] // Vestnik APK Verkhnevolzh'ya. № 4(20). S. 56–58. [In Russian]
- Garin E.V. 2015. Flora torfokar'yerov Mokeikho-Zybinskogo torfopredpriyatiya (Nekouzskij r-n Yaroslavskoj obl.) [Flora of peat open pits of the Mokeikho-Zybinskoe peat-producing enterprise (Nekouz District, Yaroslavl Region)] // Gidrobotanika – 2015: materialy VIII Vserossijskoj konf. s mezhdunar. uchastiem po vodnym makrofitam. p. Borok, 16–20 oktyabrya 2015 g. Yaroslavl': Filigran'. S. 90–93. DOI: 10.13140/RG.2.1.3910.2804 [In Russian]
- Garin E.V. 2016. Struktura flory sosudistyx rastenij Yaroslavskoj oblasti [The structure of flora of vascular plants of the Yaroslavl oblast] // Mezhdunar. zhurn. prikladnykh i fundament. issledovanij. № 8–2. S. 188–193. [In Russian]
- Garin E.V., Tikhonov A.V. 2014. Floristicheskiye nakhodki na kar'yerakh Mokeikho-Zybinskogo torfopredpriyatiya (Yaroslavskaya oblast') [Floristic records in the open pits of the Mokeikho-Zybinskoe peat-producing enterprise (Yaroslavl Region)] // Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya. № 12–3. S. 290. [In Russian]
- Gorokhova V.V., Marakaev O.A. 2009. Ekosistemy bolot Yaroslavskoj oblasti: sostoyanie i okhrana [Wetlands of Yaroslavl Region: state and conservation]. Yaroslavl': YarGU. 160 s. [In Russian]

- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa*. Vol. 15. P. 1–130. DOI: 10.15298/arctoa.15.01
- Konstantinova N.A., Bakalin V.A., Andrejeva E.N., Bezgodov A.G., Borovichev E.A., Dulin M.V., Mamontov Yu.S. 2009. Checklist of liverworts (Marchantiophyta) of Russia // *Arctoa*. Vol. 18. P. 1–64. DOI: 10.15298/arctoa.18.01
- Kukushkina E.E., Panov V.V. 2015. Perspektivy polucheniya biomassy trostnika (*Phragmites australis*) pri estestvennom zarastanii vyrabotannykh torfyanykh mestorozhdenij v usloviyakh Tverskoj oblasti [Of receiving biomass of the reed (*Phragmites australis*) at natural overgrowing of the cutaway peat fields in the conditions of the Tver Region] // *Trudy Instorfa*. № 11(64). S. 19–31. [In Russian]
- Nechiporuk T.V. 2017. Tekhnologiya sovmestnogo vyraschivaniya karpa i karpokarasyovogo gibrida v torfyanykh kar'yerakh i rybokhozyajstvennykh prudakh [Technology of co-cultivation of carp and carpcarassid hybrid in peat pits and fisheries ponds]. Avtoreferat dissertatsii na soiskanie uchenoj stepeni kandidata biol. nauk. Balashikha. 29 s. [In Russian]
- Nyankovskiy M.A. (ed.) 2015. Krasnaya kniga Yaroslavskoj oblasti [Red data book of the Yaroslavl Region]. Yaroslavl': Akademiya 76. 470 s. [In Russian]
- Panov V.V., Veselov N.V. 2002. Printsipy klassifikatsii vyrabotannykh torfyanikov [Classification principles of worked peatbogs] // *Izvestiya Rossijskoj akademii nauk. Ser. geogr.* № 6. S. 86–95. [In Russian]
- Philippov D.A. 2012. Flora vyrabotannykh torfyanikov tsentral'noj chasti Vologodskoj oblasti [Flora of the developed peatlands in the central part of the Vologda Region] // *Aktual'nye problemy biologii i ekologii: Materialy dokladov XIX Vserossijskoj molodyozhnoj nauch. konf. (Syktyvkar, Respublika Komi, Rossiya, 2–6 aprelya 2012 g.)*. Syktyvkar. S. 55–57. [In Russian]
- Philippov D.A., Prokin A.A., Przhiboro A.A. 2017. Metody i metodiki gidrobiologicheskogo issledovaniya bolot: uchebnoe posobie. [Methods and methodology of hydrobiological study of mires: tutorial]. Tyumen': Izd-vo Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. 207 s. [In Russian]
- Raunkiaer Ch. 1937. Plant life forms. Oxford: Clarendon Press. 104 p.
- Smirnov V.I. 1928. Zametki o nekotorykh novykh i redkikh dlya Yaroslavskoj gubernii rasteniyakh [Notes on some new and rare plants for Yaroslavl Province] // *Izvestiya Glavnogo Botanicheskogo Sada*. Vol. 27, is. 2. S. 188–197. [In Russian]
- The Angiosperm Phylogeny Group. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // *Botanical Journal of the Linnean Society*. Vol. 181, is. 1. P. 1–20. DOI: 10.1111/boj.12385
- Tikhonov A.V., Borisova M.A. 2011. Otsenka sovremennogo sostoyaniya prudov vodokhranilischa-okhaliditelya Yaroslavskoj GRES po gidrobotanicheskim pokazatelyam [Estimation of a current state of ponds of the water basin-cooler of Yaroslavl State District Power Station on hydrobotanical indicators] // *Yaroslavskij pedagogicheskij vestnik*. Vol. 3, № 4. S. 99–104. [In Russian]
- Veselov N.V., Panov V.V. 2005. Estestvennoe vosstanovlenie rastitel'nosti na vyrabotannykh bolotakh yuzhnoj tajgi (na primere Tverskoj oblasti) [The succession of vegetation on cutover peatlands in southern taiga (Tver Region)] // *Botanicheskij zhurnal*. Vol. 90, № 12. S. 1847–1857. [In Russian]

CONTRIBUTION TO THE FLORA OF EXHAUSTED PEATLANDS OF YAROSLAVL REGION, RUSSIA

E. V. Garin

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences
Borok, 152742, Russia, e-mail: GarinEV@mail.ru*

The flora of exhausted peatlands on the territory of the Mokeikho-Zybinskoe peat enterprise (Nekouz district, Yaroslavl Region) was studied in 2014–2016. A total of 108 species were identified: Charophyta – 4, Marchantiophyta – 4, Bryophyta – 11, Polypodiophyta – 3 (Equisetopsida – 1, Polypodiopsida – 2), Spermatophyta – 86. An analysis of the flora of vascular plants (89 species in 60 genera and 37 families) revealed the following features: 1) the largest orders by the number of species are Poales, Alismatales, Caryophyllales, Asterales and Lamiales; the largest families are Cyperaceae, Poaceae, Asteraceae, Potamogetonaceae, Onagraceae, Polygonaceae and Salicaceae; the largest genera are *Potamogeton* and *Salix*; 2) *Sphagnum* mosses and undershrubs of the family Ericaceae were not found; 3) the number of shoreline and aquatic species is higher than the number of mire species; 4) among the species with different zonal distribution, the numbers of boreal and polyzonal species are the highest in the flora of the peatlands; among the species with different regional range types, the numbers of holarctic and eurasian species are the highest; 5) herbaceous perennials and hemicryptophytes are represented by the highest numbers of species; 6) hygrophytes, hydrophytes and mesophytes play the most important role; 7) no truly rare stenotopic mire species were found. This study revealed new localities for 10 species of vascular plants included in the second edition of the Red Data Book of the Yaroslavl Region; three of these species were not recorded for Nekouz district, and one species (*Carex capillaris*) was previously considered as extinct in Yaroslavl Region.

Keywords: open-cut peat mine, exhausted peatlands, flora of mires, structure of flora, Mokeikho-Zybinskoe peat enterprise

ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АССОЦИАЦИИ ANDROMEDA POLIFOLIA–SPHAGNUM RUBELLUM (ВЕРХОВОЕ БОЛОТО «БОЛЬШОЙ МОХ», БЕЛАРУСЬ)

Д. Г. Груммо¹, Н. А. Зеленкевич¹, О. В. Созинов²

¹Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича НАН Беларуси

220072 г. Минск, Республика Беларусь, ул. Академическая, д. 27,

e-mail: zm.hrmmo@gmail.com, zeliankevich_nat@mail.ru

²Гродненский государственный университет имени Янки Купалы

230023 г. Гродно, Республика Беларусь, ул. Ожешко, д. 22, e-mail: ledum@list.ru

Приводится геоботаническая характеристика ассоциации *Andromeda polifolia*–*Sphagnum rubellum* по следующей схеме: название, синонимика, видовой состав, синсистематика, синхорология и распространение в Беларуси, экология, морфология, охрана и динамика. В геоботанических описаниях сообществ ассоциации на территории болота Большой Мох (Россонский район, Витебская область, Беларусь) отмечено 18 видов растений, в т.ч. сосудистых растений – 11, мхов – 6, печёночников – 1, из которых доминирующими видами являются: *Rhynchospora alba*, *Andromeda polifolia*, *Drosera rotundifolia*, *Sphagnum rubellum*, *S. balticum*. Сообщества со *Sphagnum rubellum* располагаются в приозёрных биотопах, мочажинах, топях и низких участках гряд. В системе экологических координат болотных ассоциаций экологический центр *Andromeda polifolia*–*Sphagnum rubellum* располагается между сообществами кочек (гряд) и мочажин и является экологически обособленным, что указывает на экологическую индивидуальность и самостоятельность синтаксона.

Ключевые слова: растительная ассоциация, *Sphagnum rubellum*, экология болот, ординация.

ВВЕДЕНИЕ

При изучении синтаксономической структуры болот, как аazonальной растительности, важно учитывать региональную специфику территорий, а также сукцессионный статус фитоценозов. Болотные сообщества с доминированием *Sphagnum rubellum* Wilson (Sphagnaceae) имеют прибалтийское распространение и занимают переходное положение между ценозами мочажин и гряд (кочек). Ассоциации со *S. rubellum* отмечены на Северо-Западе России и в странах Балтии. В направлении с запада на восток отмечены изменения флористического состава сообществ, характера местообитаний и размера занимаемой площади. Сообщества отнесены к трём ассоциациям: *Eriophoro vaginati*–*Sphagnetum rubelli*

Gams et Ruoff, 1929, характерной для балтийской прибрежной провинции верховых болот, *Drosero*–*Sphagnetum rubelli* Gams et Ruoff, 1929 и *Empetro*–*Sphagnetum rubelli* Osvald, 1925, встречающимся в балтийской прибрежной и восточно-прибалтийской провинциях зоны выпуклых грядово-мочажинных болот [Смагин, Напреенко, 2003 (Smagin, Napreenko, 2003)]. В Беларуси сообщества со *S. rubellum* выявлены на верховых болотах Белорусского Поозерья [Зеленкевич и др., 2016 (Zeliankevich et al., 2016)].

Цель работы заключалась в выявлении экологической самостоятельности ассоциации *Andromeda polifolia*–*Sphagnum rubellum* в условиях Белорусского Поозерья.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Болотный массив верхового типа «Большой Мох» (= «Юховичский Мох») размещается в Россонском районе Витебской области, 56°00'–56°04' с.ш. и 28°34'–28°38' в.д. в районе д. Юховичи на границе с Россией. Максимальная протяжённость с севера на юг – 6.5 км, с запада на восток – 3.7 км. Общая площадь составляет 15.711 км². Болото находится в пределах республиканского заказника «Красный Бор»: координаты по Universal Transverse Mercator (UTM): 35VNC₄ и 35VPC₂.

Полевые и камеральные исследования производили в соответствии с общепринятыми в болотоведении методами [Зеленкевич и др., 2016 (Zeliankevich et al., 2016)]. Использовали метод геоботанических профилей: по мере смены растительности производили полные геобо-

танические описания и измеряли экологические параметры фитоценозов. Размер описаний на участках болот без древесного яруса составлял 25–100 м², с древесным ярусом – не менее 100 м². Было заложено 2 экологических профиля общей протяжённостью 6.5 км. Маршрутным методом в 45 биотопах инструментально проведено измерение экологических показателей. Для замера уровней воды устанавливались смотровые скважины с обсадными трубами (на глубине 1.0–2.5 м). Физико-химические показатели болотных вод (рН, электропроводность, температура) определяли с использованием рН-метра HI-8314 со встроенным термодатчиком и кондуктометра HI-9033. Фитоиндикацию экологических режимов проводили по шкалам [Ellenberg, 1991].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В соответствии с классификацией Т.К. Юрковской [1992 (Yurkovskaya, 1992)], исследованный болотный массив относится к подгруппе северо-западноевропейских верховых болот. В его растительном покрове наряду с континентальными элементами (*Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Sphagnum majus* (Russow) С.Е.О. Jensen) сильны позиции некоторых субатлантических и западноевропейских видов (*Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm., *S. rubellum*), нередко являющихся эдификаторами и созидикаторами в разнообразных фитоценозах или характеризующиеся как ассектаторы.

Анализ растительности экологических профилей обнаруживает в распределении фитоценозов и их комплексов ряд закономерностей. Для болотного массива характерны мелкоочажинные редкостойно сосново-пушицево-кустарничково-сфагновые комплексы сосной на вершине, грядово-очажинные комплексы на пологих участках склонов, грядово-озерковые – на склоне и на вершине, кочковато-очажинные – в нижней части склона, сосново-кустарничково-сфагновые сообщества (облесённое кольцо) на крутых участках склонов. Ширина облесённого кольца, так же, как и площадь грядово-очажинного комплекса и степень его выраженности, меняются на разных участках болота в зависимости от уклона поверхности. В нижней части склонов размещаются сосново-пушицево-сфагновые, кустарничково-пушицево-сфагновые и пушицево-сфагновые фитоценозы, которые сменяются мезотрофными сфагновыми, эвтрофными травяными и лесными сообществами.

Сообщества с доминированием *Sphagnum rubellum* выделены нами в отдельную формацию *Sphagneta rubellii*, поскольку они имеют ограниченный ареал и занимают биотопы с более узкой амплитудой экологических параметров, чем ассоциации формаций *Sphagneta fusci*, *Sphagneta angustifoli+magellanic* или *Sphagneta cuspidati coll.* (см. рисунок).

Формация *Sphagneta rubellii* распространена на болотах, прилегающих к побережью Балтийского моря [Смагин, Напреенко, 2003 (Smagin, Napreenko, 2003)]. Её географический оптимум приурочен к провинции выпуклых болот зоны хвойно-широколиственных лесов (эстонско-литовская, южно-балтийская приморская и побережье Северного моря) [Кац, 1971 (Katz, 1971)]. Здесь она занимает значительные площади в центральной части болот, а иногда практически полностью покрывает их поверхности. Чем далее на восток, тем меньше

вероятность встретить сообщества со *Sphagnum rubellum*, он их уже не образует, а встречается в небольшом количестве в виде россыпи среди дернин *S. fuscum* (Schimp.) Н. Klinggr. на грядах. Восточным рубежом сообществ с доминированием *Sphagnum rubellum* является Полистовское болото [Богдановская-Гиенэф, 1969 (Bogdanovskaia-Guihéneuf, 1969)], а также болота Вепсовской возвышенности [Смагин, Напреенко, 2003 (Smagin, Napreenko, 2003)].

Ассоциация *Andromeda polifolia–Sphagnum rubellum*

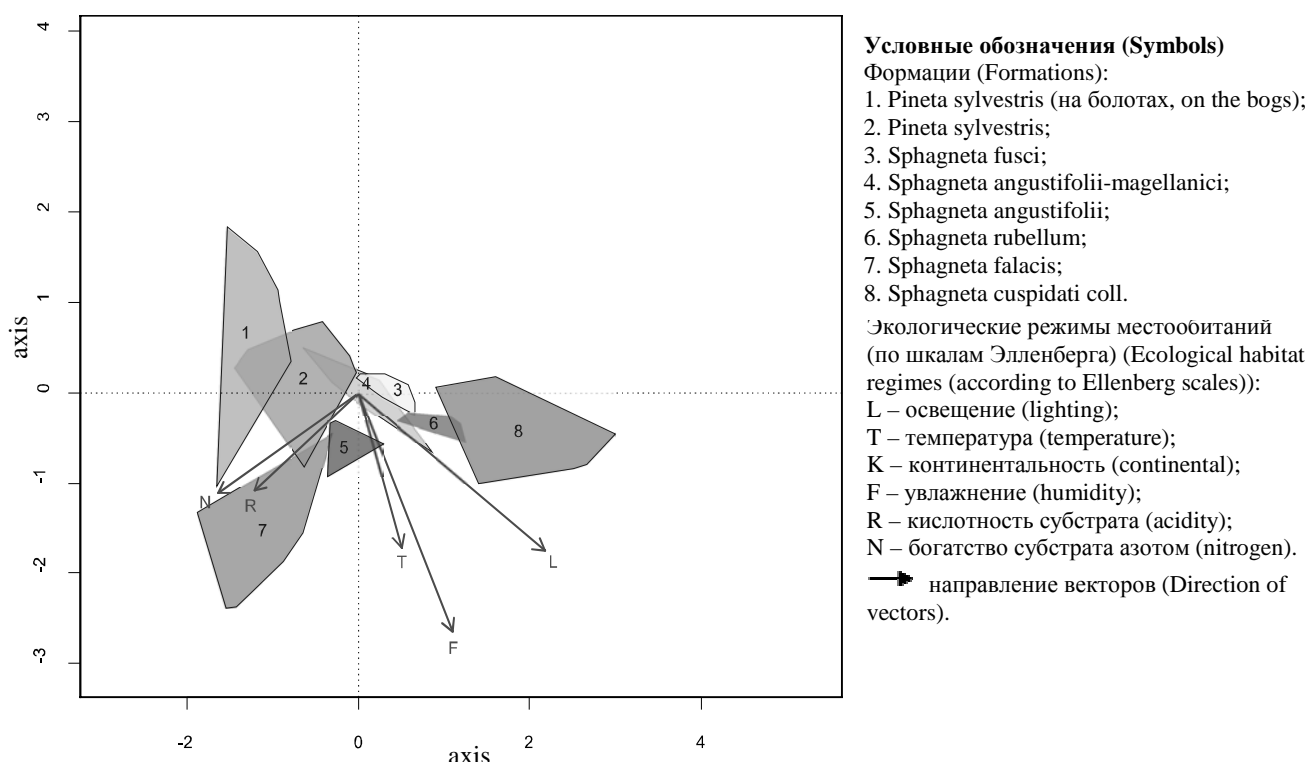
Синонимика. *Droseretum* Weber, 1902; *Andromeda–Schlenke* Reimers et Hueck, 1929; *Sphagnum rubellum–Drosera–Andromeda polifolia* [association Rote Schlenkenvereine] Gams et Ruoff, 1929 (=Drosero–Sphagnetum rubelli Gams et Ruoff, 1929); *Drosera und Andromeda–Schlenke* Hueck, 1934; *Andromeda–Sphagnum rubellum* Brundza, 1937; *Sphagnum rubellum* Tabaka, 1955; *Sphagnum balticum+S. rubellum* Mazing, 1958; *Sphagnum rubellum–Weißmoore* Eurola, 1962; *Andromeda polifolia+Droserae–Sphagnum rubellum+S. magellanicum* Napreenko, 2002.

География. Довольно распространенная ассоциация на болотах Балтийского региона. Впервые ассоциацию с доминированием *Sphagnum rubellum* на прибалтийских болотах выделил С. Weber [1902], работавший на болоте Аукштумала (Литва), под названием *Droseretum*. Вероятно, ареал ассоциации охватывает всю территорию, прилегающую к Балтийскому морю. Описана в России на верховых болотах калининградского анклава [Gams, Ruoff, 1929; Reimers, Hueck 1929, 1934; Напреенко, 2002 (Napreenko, 2002)] и Северо-Запада России [Юрковская, 1992 (Yurkovskaya, 1992); Смагин, Напреенко, 2003 (Smagin, Napreenko, 2003)], в Литве [Weber, 1902; Reimers, Hueck 1929; Brundza, 1937], Швеции [Sjörs, 1948], Латвии [Табака, 1955 (Tabaka, 1955)], Смагин, Напреенко, 2003 (Smagin, Napreenko, 2003)], Эстонии [Мазинг, 1958 (Masing, 1958)]. В Белоруссии данная ассоциация встречается эпизодически на болотах в северо-западной части страны в Белорусском Поозерье (болото Освейское, Большой Мох, Болото Мох, Жада, Ельня, Долбенишки и др.).

Видовой состав. В геоботанических описаниях сообществ ассоциации на территории болота отмечено 18 видов, в том числе сосудистых растений – 11, мхов – 6, печёночников – 1. Средняя видовая насыщенность описания – 10. Флористическое «ядро» образуют: *Rhynchospo-*

ra alba (L.) Vahl (Dm), *Andromeda polifolia* L. (Dm), *Drosera rotundifolia* L.; *Sphagnum rubellum* (Dm), *S. balticum* (Russow) C.E.O. Jensen. Матрица мер включения, выявила, что по видовому составу ассоциация имеет

наибольшее сходство ($\delta=0.54$) с асс. *Calluna vulgaris*–*Sphagnum fuscum*+*S. rubellum*. С остальными синтаксонами она связана слабо ($\delta<0.3$).



Положение доминирующих формаций сфагнового болота «Большой Мох» в системе экологических координат DCA (оси: трофность и увлажнение).

The position of the dominant formations of the *Sphagnum* bog “Bolshoy Mokh” in the system of ecological coordinates DCA (axis: trophicity and humidification).

Диагностические признаки. В составе сообществ господствует группа *Andromeda polifolia*, которая находится в пределах экологическо-ценотического оптимума; субдоминант – группа *Rhynchospora alba* важным диагностическим признаком является отсутствие (эпизодическое присутствие) видов групп *Ledum palustre* L., *Empetrum nigrum* L., а также мезотрофных видов. Древесный ярус не выражен, а моховой покров – сплошной и сформирован *S. rubellum*.

Экология и распространение. В пределах болота сообщества ассоциации располагаются на склонах болотного массива, где они образуют «кайму» до 3 м шириной (в среднем – 1.5) вокруг озерков, отделенную от открытой воды узкой полосой очеретниково- и шейхцериево-сфагновой растительности. Кроме того, сообщества располагаются в мочажинах, низких участках гряд ($h_{cp}=19\pm 2$ см), образующих уступы, наползающие на поверхность мочажин, на участках топей. Эти биотопы объединяет проявление динамических процессов в развитии болотной экосистемы, что, естественно, сказывается

на неустойчивости во времени данной ассоциации [Смагин, Напреенко, 2003 (Smagin, Napreenko, 2003)]. Глубина залегания вод, отмеченная при описании фитоценозов, составляет в среднем –7 см (пределы –9 ... –4); pH (водный) – 3.82 (3.70–3.98); ЕС – 44 (33–66) $\mu\text{S}/\text{см}$; E_n – 171 (154–183) mV.

Оценка режимов основных экологических факторов по фитометрическим шкалам [Ellenberg, 1991], показывает, что экоцентр ассоциации размещен в пространстве между сообществами кочек (гряд) и мочажин (см. рисунок). Прямой градиентный анализ, показывает, что контуры, маркирующие центр экоареала не перекрываются с другими ассоциациями, что указывает на индивидуальность и самостоятельность синтаксона (рисунок).

Значения индекса увлажнения (mF) составляют в среднем 8.14 (пределы 7.75–8.50). Экоцентр смещен в сторону более увлажненных местообитаний, к которым приурочены сообщества мочажин.

Значения индексов кислотности (mR) и богатства почв азотом (mN), характеризуются

минимальными значениями – в среднем 1.47 (1.25–1.67) и 1.34 (1.11–1.50) соответственно. Фитоценотический оптимум режима кислотности и трофности размещён в секторе пространстве, в котором размещены крайние олиготрофы (см. рисунок). Это довольно парадоксальный факт с учётом проведённых инструментальных измерений. По-видимому, в первую очередь, это связано с тем, что использованные экологические шкалы [Ellenberg, 1992] разработаны для Средней Европы, а в условиях Беларуси видам растений свойственны несколько отличные экологические амплитуды. Для избежания ошибок целесообразно калибровать индикаторные оценки растений к текущим региональным условиям [Ersten et al., 1998], однако осуществить последнее осуществить на имеющемся в нашем распоряжении экспериментальном материале не представлялось возможным.

Фитометрический индекс освещения (mL) находится в диапазоне значений 7.70–8.13 (7.95), что соответствует светлым местообитаниям (до 40% относительного освещения). Экоареал (синэкологический), характеризующий режим освещения, смещён в сторону местообитаний ассоциаций мочажинной группы.

Морфология сообществ. Древесный ярус в этих ассоциациях отсутствует, травяно-

кустарничковый ярус отличается малой сомкнутостью (проективное покрытие – $16 \pm 2\%$). Поскольку сообщества, как уже сказано, представляют переходную стадию, то здесь могут присутствовать (в зависимости от степени близости к кочке или мочажине) в большем или меньшем количестве либо мочажинные (*Scheuchzeria palustris* L., *Rhynchospora alba*), либо кочечные (*Calluna vulgaris*, *Empetrum nigrum*) виды. Основной фон образует *Rhynchospora alba* ($12 \pm 2\%$) и *Eriophorum vaginatum* L. ($7 \pm 2\%$). Поверх сфагнового ковра имеется более сомкнутый нижний подъярус из *Andromeda polifolia* ($11 \pm 1\%$), *Oxycoccus palustris* Pers. ($4 \pm 1\%$), *Calluna vulgaris* ($4 \pm 1\%$). Рассеяно в сфагновом ковре встречаются *Drosera rotundifolia* и *D. anglica* Huds. Моховой покров в виде ровного ковра (покрытие – 100%) образован *Sphagnum rubellum* ($83 \pm 2\%$). Обычно к доминанту мохового яруса примешан *S. balticum* (его мы считаем видом флористического «ядра» данной ассоциации), который образует рассеянные жёлтые вкрапления в красный ковёр *S. rubellum*, но в целом дающие значительное покрытие ($9 \pm 2\%$). Характерной чертой является постоянное присутствие *S. magellanicum* Brid. ($4 \pm 1\%$). В таблице представлены описания, выполненные на болоте «Большой Мох».

Геоботаническая характеристика ассоциации *Andromeda polifolia*–*Sphagnum rubellum*

Phytocoenological description of the *Andromeda polifolia*–*Sphagnum rubellum* association

Вид Species	№ геоботанического описания Number of geobotanical description											Константность и обилие Constancy and abundance
	146	169	170	171	18	21	16	17	11	20	15	
Tr(l) <i>Pinus sylvestris</i> f. <i>willkomii</i>	+	.	.	.	+	+	+	II ⁺
Shr(h) <i>Chamaedaphne calyculata</i>	2	I ²
Shr (l) <i>Andromeda polifolia</i>	2	2	2	2	1	2	2	1	2	1	2	V ²
<i>Calluna vulgaris</i>	.	.	1	1	2	1	1	1	.	+	1	IV ¹
<i>Oxycoccus palustris</i>	+	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	V ¹
<i>Empetrum nigrum</i>	+	.	+	I ⁺
Hrb <i>Eriophorum vaginatum</i>	.	2	+	1	1	1	2	2	2	2	1	V ²
<i>Rhynchospora alba</i>	2	3	2	3	2	+	.	.	2	1	2	V ²
<i>Scheuchzeria palustris</i>	1	I ¹
<i>Drosera rotundifolia</i>	1	1	1	1	.	+	+	+	1	+	1	V ¹
<i>D. anglica</i>	+	+	+	.	.	II ⁺
M(s) <i>Sphagnum rubellum</i>	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	V ⁵
<i>S. magellanicum</i>	.	2	+	1	+	1	2	+	.	1	.	IV ¹
<i>S. angustifolium</i>	.	.	1	+	1	1	2	+	.	1	.	IV ¹
<i>S. fuscum</i>	.	.	+	.	2	2	II ²
<i>S. cuspidatum</i>	2	1	.	.	.	+	.	.	1	.	.	II ¹
<i>S. balticum</i>	.	2	+	2	.	1	.	2	2	2	2	IV ²
M(h) <i>Mylia anomala</i>	+	.	1	+	II ⁺

Примечание. Количество описаний – 11. Среднее число видов в описании – 10. Типовое описание – № 171. Константность (постоянство) видов растений обозначена римскими цифрами, обилие по Браун-Бланке – арабскими цифрами или + [Зеленкевич и др., 2016 (Zeliankevich et al., 2016)]. Tr – деревья, Shr (h) – кустарники, Shr (l) – кустарнички, Hrb – травы, M (s) – сфагновые мхи, M (h) – печёночники.

Динамика и охрана. Данная ассоциация представляет собой относительно короткоживущую переходную стадию между типичными мочажинами с *Rhynchospora alba* и *S. cuspidatum* и типичными кочками с *Calluna vulgaris* и *S. fuscum* [Gams, Ruoff, 1929; Напреенко, 2002 (Napreenko, 2002)]. Об этом свидетельствует как смешанный флористический состав фитоценозов, так и промежуточные положение в экологическом пространстве факторов среды.

Вследствие ограниченного характера распространения ассоциация представляет определенный природоохранный интерес. Однако в связи с тем, что она является относительно

короткоживущей фазой развития верхового болота, а также имеет фрагментарный характер распространения, действенная охрана не представляется возможной. В соответствии с ЕЕС Habitat Directive местообитания ассоциации относятся к числу охраняемых в Европе (категория 7110 Active raised bogs) и редким биотопом в Беларуси (ТКП, 2014). В настоящее время фитоценозы ассоциации *Andromeda polifolia*–*Sphagnum rubellum* в Беларуси охраняются на территории Березинского биосферного заповедника, национального парка «Припятский», ряда заказников: «Ельня», «Красный Бор», «Морочно», «Острова Дулебы» и др.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Авторы подтвердили ассоциационный ранг сообществ со *Sphagnum rubellum* на территории Беларуси и их специфическую экологическую приуроченность на болотном массиве «Большой Мох» на северо-западе Витебской области. Биотопы с ассоциацией *Andromeda polifolia*–*Sphagnum rubellum* характеризуются поверхностным залеганием болотных вод (–7 см) при среднекислом водном растворе (рН=3.8) и низкой минерализации (ЕС=44 мС/см→ ррs=30.8 мг/л). Экологически

разнородный флористический состав фитоценозов и промежуточные положение в экологическом пространстве факторов среды подтверждает экотонный динамический статус ассоциации *Andromeda polifolia*–*Sphagnum rubellum* как относительно короткоживущую переходную стадию между типичными мочажинами с *Rhynchospora alba* и *S. cuspidatum* и типичными кочками с *Calluna vulgaris* и *S. fuscum* в условиях приморского и умеренно-континентального климата.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богдановская-Гиенэф И.Д. Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа (на примере Полистово-Ловатского массива). Л.: Наука, 1969. 188 с.
- Зеленкевич Н.А., Груммо Д.Г., Созинов О.В., Галанина О.В. Флора и растительность верховых болот Беларуси. Минск: СтройМедиаПроект, 2016. 243 с.
- Кац Н.Я. Болота земного шара. М.: Наука, 1971. 295 с.
- Мазинг В.В. Принципы и единицы классификации растительности верховых болот // Учёные записки Тартуского ун-та. Тарту, 1958. № 64. С. 63–101.
- Напреенко М.Г. Флора и растительность верховых болот Калининградской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград, 2002. 24 с.
- Смагин В.А., Напреенко М.Г. Сообщества с участием *Sphagnum rubellum* Wils. на болотах юго-восточной части Балтийского региона // Растительность России. 2003. № 5. С. 50–61.
- Табака Л.В. Материалы к исследованию растительного покрова олиготрофных болот Приморской низменности Латвийской ССР // Растительность Латвийской ССР. Т. 1. Рига, 1955. С. 233–258.
- ТКП 17.12-06-2014 (02120) Охрана окружающей среды и природопользование. Территории. Растительный мир. Правила выделения и охраны типичных и редких биотопов, типичных и редких ландшафтов. Минск: Мин-Природы, 2014. 100 с.
- Юрковская Т.К. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб., 1992. 256 с.
- Brundza K. Kamanos: Hidrografija, stratigrafija ir augalija. Kaunas, 1937. 268 s.
- Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Göttingen: Goltze, 1991. 282 s.
- Ersten A.C.D., Alkemade J.R.M., Wassen M.J. Calibrating Ellenberg indicator values for moisture, acidity, nutrient availability and salinity in the Netherlands // Plant Ecology. 1998. № 135. P. 113–124.
- Gams H., Ruoff S. Geschichte, Aufbau und Pflanzendecke des Zehlaubbruches // Schriften der Phys.-okon. Gesellschaft zu Königsberg i. 1929. Bd. 66, Hf. I. S. 1–193
- Reimers H., Hueck K. Vegetationsstudien auf lithauischen und ostpreuBischen Hochmooren // Beitr. z. Natur- u. Kulturgesch. Lithauens, Suppl. Abh. Bayer. Akad. 1929. S. 408–509.
- Sjörs H. Myrvegetation i Bergslagen // Acta Phytogeographica Suecica. 1948. № 21. 299 s.
- Weber C. Über die Vegetation und Entstehung des Hochmoors von Augstumal im Memeldelta. Berlin, 1902. 252 s.

REFERENCES

- Bogdanovskaia-Guihéneuf I.D. 1969. Zakonomernosti formirovaniya sfagnovykh bolot verhovogo tipa (na primere Polistovo-Lovatskogo massiva) [Regularities formation of *Sphagnum* bogs upper type (on the example of the Polistovo-Lovatsky mire massif)]. Leningrad: Nauka. 186 s. [In Russian]
- Brundza K. 1937. Kamanos: Hidrografija, stratigrafija ir augalija. Kaunas. 268 s. [In Lithuanian]
- Ellenberg H. 1991. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. Göttingen: Goltze. 282 s. [In German]
- Ersten A.C.D., Alkemade J.R.M., Wassen M.J. 1998. Calibrating Ellenberg indicator values for moisture, acidity, nutrient availability and salinity in the Netherlands // *Plant Ecology*. № 135. P. 113–124.
- Gams H., Ruoff S. 1929. Geschichte, Aufbau und Pflanzendecke des Zehlaubruches // *Schriften der Phys.-okon. Gesellschaft zu Königsberg* i. Bd. 66, Hf. I. S. 1–193. [In German]
- Katz N.Ya. 1971. Bolota zemnogo shara [Swamps of the Earth]. Moscow: Nauka. 295 s. [In Russian]
- Mazing V.V. 1958. Printsipy i edinitsy klassifikatsii rastitel'nosti verkhovykh bolot [Principles and units for the classification of raised bog vegetation] // *Uchenye zapiski Tartuskogo universiteta*. № 64. P. 63–101. [In Russian]
- Napreenko M.G. 2002. Flora i rastitelnost' verkhovykh bolot Kaliningradskoj oblasti [Flora and vegetation of raised bogs of the Kaliningrad Region]. Avtoreferat dissertatsii na soiskanie uchenoj stepeni kandidata biol. nauk. Kaliningrad. 24 s. [In Russian]
- Reimers H., Hueck K. 1929. Vegetationsstudien auf lithauischen und ostpreuBischen Hochmooren // *Beitr. z. Natur- u. Kulturgesch. Lithauens*, Suppl. Abh. Bayer. Akad. S. 408–509. [In German]
- Sjörs H. 1948. Myrvegetation i Bergslagen // *Acta Phytogeographica Suecica*. № 21. 299 s. [In Swedish]
- Smagin V.A., Napreenko M.G. 2003. Soobshchestva s uchastiem *Sphagnum rubellum* Wils. na bolotakh yugovostochnoj chasti Baltijskogo regiona [Associations of *Sphagnum rubellum* Wils. on the bogs of the south-east part of Baltic region] // *Rastitelnost' Rossii*. № 5. S. 50–61. [In Russian]
- Tabaka L.V. 1955. Materialy k issledovaniyu rastitel'nogo pokrova oligotrofnovykh bolot Primorskoj nizmennosti Latvskoj SSR [Materials for the study of the vegetation cover of oligotrophic mires of the Primorskiy Lowland of the Latvian SSR] // *Rastitelnost' Latvskoj SSR*. Vol. 1. Riga. S. 233–258. [In Russian]
- TKP 17.12-06-2014 (02120) (2014) Okhrana okruzhayuschej sredy i prirodopol'zovanie. Territorii. Rastitelnyj mir. Pravila vydeleniya i okhrany tipichnykh i redkikh biotopov, tipichnykh i redkikh landshaftov [Technical Code of Good Practice. Environmental protection and nature management. Territory. Vegetable world. Rules for the identification and protection of typical and rare biotopes, typical and rare landscapes]. Minsk: Min-Prirody. 100 s. [In Russian]
- Weber C. 1902. Über die Vegetation und Entstehung des Hochmoors von Augstumal im Memeldelta. Berlin. 252 s. [In German]
- Yurkovskaya T.K. 1992. Geografiya i kartografiya rastitel'nosti bolot Evropejskoj Rossii i sopredel'nykh territorij [Geography and cartography of mire vegetation of the European Russia and neighbouring territories]. Sankt-Peterburg. 256 s. [In Russian]
- Zeliankevich N.A., Grummo D.G., Sozinov O.V., Galanina O.V. 2016. Flora i rastitel'nost' verkhovykh bolot Belarusi [Flora and vegetation of the raised bogs in Belarus]. Minsk: StrojMediaProekt. 243 s. [In Russian]

ECOLOGICAL AND PHYTOCENOTIC DESCRIPTION OF THE ANDROMEDA POLIFOLIA–SPHAGNUM RUBELLUM ASSOCIATION (RAISED BOG “BOLSHOY MOKH”, BELARUS)

D. G. Grummo¹, N. A. Zeliankevich¹, O. V. Sozinov²

¹ V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of NAS of Belarus
Minsk, 220072, Belarus, e-mail: zm.hrmo@gmail.com, zeliankevich_nat@mail.ru

² Yanka Kupala Grodno State University
Grodno, 230023, Belarus, e-mail: ledum@list.ru

The phytocoenological description of the *Andromeda polifolia*–*Sphagnum rubellum* association is given according to the following scheme: association name, synonymy, species composition, syntaxonomy, synochrology and distribution in Belarus, ecology, morphology, protection and dynamics. There are 18 species of plants in the phytocoenological descriptions of communities which belong to this association in the raised bog “Bolshoy Mokh” (Rossony district, Vitebsk Region, Belarus), including 11 species of vascular plants, 6 of mosses, and one of liverworts. Dominant species are *Rhynchospora alba*, *Andromeda polifolia*, *Drosera rotundifolia*, *Sphagnum rubellum*, and *S. balticum*. The communities including *Sphagnum rubellum* are located in lakeside habitats, hollows, and low hummocks. In the system of ecological coordinates of mire associations, the ecological center of the *Andromeda polifolia*–*Sphagnum rubellum* association is located between the communities of hummocks and hollows and it is ecologically isolated, which indicates the ecological individuality and independence of the syntaxon.

Keywords: plant association, *Sphagnum rubellum*, wetlands ecology, ordination

ВКЛАД ЗООПЛАНКТОНА В ПРОЦЕССЫ НАКОПЛЕНИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В МАЛЫХ ОЗЁРАХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Н. И. Ермолаева

*Институт водных и экологических проблем Сибирского отделения РАН, Новосибирский филиал
630090 г. Новосибирск, Морской проспект, д. 2, e-mail: hope@iwep.nsc.ru*

Изучена роль зоопланктона в процессах седиментации органического вещества в малых озёрах юга Западной Сибири от сухостепной до подтаёжной зоны. В работе применяли метод седиментационных ловушек. Показано, что наибольшую роль в формировании потоков органического вещества в условиях юга Западной Сибири зоопланктон играет в экосистемах малых озёр от степи до подтаёжной зоны, а в зоне ленточных боров его роль снижается. Показано, что величина потока органических веществ с пеллетами превосходит таковой от отмирающей биомассы зоопланктона. При доминировании *Cladocera* донные отложения обогащаются соединениями фосфора, а при доминировании *Scolecoperda* – азотом и органическим углеродом. Во внутриболотных озёрах ленточных боров основным фактором, ограничивающим продуктивность зоопланктона, является развитие фитопланктона. В озёрах подтаёжной зоны, не подверженных антропогенной нагрузке, дефицита пищи не наблюдается и развитие зоопланктона определяется годовой суммой положительных температур.

Ключевые слова: Западная Сибирь, озёра, зоопланктон, седиментация, донные отложения.

ВВЕДЕНИЕ

Ведущую роль в образовании органического вещества донных отложений в озёрах, в результате накопления которого происходит их заболачивание, играют биогенные процессы. Первичные продуценты (фитопланктон, фитоперифитон, фитобентос и макрофиты) в водоёме в процессе фотосинтеза создают органическое вещество, которое перерабатывается в пищевой цепи и поступает в донные отложения. Все последующие за фотосинтезом стадии представляют собой этапы разрушения: минерализации и деструкции. Взаимодействие продукции и деструкции органического вещества и определяет, в конечном счете, наряду с другими факторами, параметры донных отложений. Зоопланктон играет в этих процессах далеко не последнюю роль.

Потоки вещества, особенно биогенная миграция элементов, являются основой функ-

ционирования водных экосистем. Существующие модели для оценки процессов накопления органического вещества разработаны, как правило, для глубоких стратифицированных озёр. Малые озёра с данной точки зрения изучены недостаточно.

В настоящее время одним из направлений исследований является изучение роли гидробионтов в процессах формирования состава органического вещества донных отложений.

Цель исследований – оценить вклад различных групп зоопланктона в миграцию азота, фосфора и органического углерода при формировании органического вещества донных отложений малых озёр, рассчитать их вклад в седиментационный поток и установить особенности экосистем внутриболотных озёр подтаёжной зоны Западной Сибири.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В основу работы легли результаты натурных исследований химического состава воды, донных отложений и гидробиологических показателей 35 малых озёр юга Западной Сибири, проведенных в 2012–2016 гг. Исследованные водоёмы, преимущественно, мезотрофного типа, расположены в различных природных зонах юга Обь-Иртышского междуречья. В большинстве озёр преобладают органоминеральные и минерально-органические донные отложения макрофитного и макрофитнопланктонного генезиса [Strakhovenko et al., 2014]. Озёра, как правило, мелководные (средняя глубина 2–3 м), не испытывают недостатка света, биогенных элементов и принадлежат к наиболее продуктивным системам с интенсив-

ным накоплением преимущественно сапропелевого органического вещества в донных осадках, протекающим в условиях дефицита кислорода.

Пробы зоопланктона отбирали путём процеживания 100 л воды через сеть Апштейна с диаметром ячеек 64 мкм. Фиксация и камеральная обработка зоопланктонных проб проводилась стандартными методами [Абакумов, 1992 (Abakumov, 1992)]. Расчёт продукции проводился с учётом общепринятых методических рекомендаций [Винберг, Лаврентьева, 1984 (Winberg, Lavrentyeva, 1984)] для каждой группы зоопланктона отдельно.

Для определения состава и обилия осаждающейся озёрной взвеси и количественных

параметров (потоки вещества на единицу площади дна) применяли метод седиментационных ловушек. В качестве ловушек использовались пластиковые пробирки объемом 50 мл с диаметром входного отверстия 28 мм. Связка из 4 пробирок устанавливалась на тросе в озёрах на глубине 0.5 м от поверхности водоёма, чтобы исключить попадание придонной неконсолидированной взвеси при ветро-волновом перемешивании. Время постановки эксперимента – не менее 24 часов. Затем содержимое одной пробирки изучали под микроскопом. Содержимое еще 2 ловушек фильтровали, взвешивали, определяя сырой и сухой вес осадка. Для этого были использованы мембранные фильтры Владипор марки МФАС-МА № 6 с диаметром пор 0.3 мкм. Фильтры предварительно кипятили в дистиллированной воде, затем высушивали до постоянного веса. Сначала измерялся вес сухого фильтра, затем через него фильтровалась дистиллированная вода под давлением 1.5 атм. Взвешивали мокрый фильтр. На следующем этапе фильтровали содержимое ловушки при том же давлении. Взвешивали фильтр с осад-

ком. Наконец, в сушильном шкафу при температуре 50°C высушивали фильтр до постоянного веса и вновь взвешивали. Чтобы исключить влияние процессов испарения при взвешивании сырых фильтров, их взвешивали в пластиковых чашках Петри, вес которых предварительно также фиксировался [Ермолаева, 2013 (Yermolaeva, 2013)].

Обилие осаждающегося зоопланктона и количество пеллет в единице объема осадка определяли счётно-объёмным методом при 400-кратном увеличении в камере Фукс-Розенталя.

При расчётах годовой продукции зоопланктона учтены сезонные изменения численности и биомассы Cladocera, Copepoda и Rotifera, характерные для малых озёр изучаемого региона [Ермолаева, 2012 (Yermolaeva, 2012)] и введен температурный коэффициент. Расчёт экскретируемых потоков углерода, азота и фосфора произведен с применением стандартных формул [Alimov, Golubkov, 2014]. Вклад зоопланктона в седиментационный поток оценен на воздушно-сухое вещество.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Одним из основных показателей генезиса органического вещества в озёрах является соотношение органический углерод/органический азот. В изученных озёрах (см. таблицу) данное соотношение находится, как правило, в пределах от 9 до 12, что свидетельствует о преобладании в воде органического вещества автохтонного происхождения [Гашкина и др., 2012 (Gashkina et al., 2012); Strakhovenko et al., 2014].

Содержание органических веществ в воде и донных осадках озёр, в частности, связано со структурой зоопланктона, дающего значительную величину продукции во всех озёрах. Зоопланктон активно участвует в процессах седиментации, отфильтровывая фито- и бактериопланктон, трансформируя их в фекальные пеллеты. Оседание пеллет во многих водоёмах играет значительную роль в осадконакоплении [Лисицын, Виноградов, 1982 (Lisitsyn, Vinogradov, 1982); Sarnelle, 1999; Мартынова, 2004 (Martynova, 2004)]. По имеющимся оценкам различных авторов, в зависимости от трофности водоёма, зоопланктоном ежедневно профильтровывается от 5 до 90% объёма воды озёра. Оболочка пеллет Copepoda не позволяет материалу рассеиваться и тормозит его бактериальную переработку [Деренговская, Остапеня, 2006 (Derengovskaya, Ostapenya, 2006)]. При этом в пеллетах Cladocera, как правило, содержится много непереваренных клеток диатомовых и цианобактерий, которые активно концентрируют фосфор, переводя его в малораство-

римые фосфаты [Gutelmakher, Makartseva 1990; Reddy et al., 1999; Tamelander et al., 2012]. Коэффициент корреляции между продукцией Cladocera и экскрецией фосфора зоопланктоном составляет 0.9. В свою очередь Copepoda в результате метаболизма обогащают пеллетный материал аммонийным азотом [Hall et al., 1977; Fiadeiro, 1980; Small et al., 1983; Corner et al., 1986; Frangoulis et al., 2011; Hiwatari et al., 2011; Tamelander et al., 2012]. В результате экскреции всех групп зоопланктона в донные осадки в малых озёрах юга Западной Сибири поступает до $21 \text{ гP}_{\text{орг}}/\text{м}^2 \cdot \text{год}$, до $138 \text{ гN}_{\text{орг}}/\text{м}^2 \cdot \text{год}$, до $1648 \text{ гC}_{\text{орг}}/\text{м}^2 \cdot \text{год}$.

В процессе формирования взвесей и донных отложений участвует и продукция зоопланктона, которая не успевает минерализоваться и непосредственно включается в состав сапропеля [Прыткова, Семенцов, 1989 (Prytkova, Sementsov, 1989)]. При малых глубинах озёр практически весь поток вещества, формирующийся в течение суток в верхних слоях озёра, успевает достичь дна, практически не подвергаясь минерализации в столбе воды. Дальнейшая трансформация как фекального, так и отмирающего биологического материала, происходит на дне в результате жизнедеятельности бактерий и бентосных организмов. Выполненные расчёты показали, что за счёт отмирания зоопланктона в донные отложения озёр за год поступает от 2052.0 до $4275.7 \text{ мгC}_{\text{орг}}/\text{м}^2$, 490.9 – $1023.1 \text{ мгN}_{\text{орг}}/\text{м}^2$ и 7.1 – $14.9 \text{ мгP}_{\text{орг}}/\text{м}^2$.

Вклад зоопланктона в потоки C_{org} , N_{org} and P_{org} в донные отложения озёр Западной Сибири

Contribution of zooplankton in the flow of C_{org} , N_{org} and P in lake sediment of Western Siberia

Озёра Lakes	Экскреция Excretion			Неминерализованная продукция зоопланкто- на / Non-mineralized zooplankton production			Вклад зоопланктона в общий по- ток вещества, % Contribution of zooplankton to the full sedimentation, %	Минерализация, г/л Salinity, g/l	pH
	мгN _{орг} /м ² *год N _{org} , mgN/m ² *per year	мгP _{орг} /м ² *год P _{org} , mgP/m ² *per year	мгC _{орг} /м ² *год C _{org} , mgC/m ² *per year	мгN _{орг} /м ² *год N _{org} , mgN/m ² *per year	мгP _{орг} /м ² *год P _{org} , mgP/m ² *per year	мгC _{орг} /м ² *год C _{org} , mgC/m ² *per year			
Степь / Steppe									
Танатар-4 / Tanatar-4	60532.5	5035.8	682446.1	784.5	22.9	3377.3	19	2.350	9.50
Танатар-6 / Tanatar-6	142437.6	8086.7	946117.9	391.9	47.3	6956.6	74	24.300	9.96
Малиновое / Malinovoye	3663.0	438.9	93259.4	57.0	0.9	245.6	1	89.800	7.60
Йодное / Iodnoye	36244.35	1935.9	411322.8	251.6	3.8	1083.2	<1	58.200	9.60
Хорошее / Khorosheye	21248.3	2951.5	185886.0	385.7	5.8	1660.3	43	1.170	9.10
Канкуль / Kankul'	15634.5	2620.0	150994.0	301.0	4.5	1295.9	1	1.700	9.00
Чича / Chicha	19379.8	2011.3	155138.2	352.3	4.4	1516.8	13	0.800	8.85
Иткуль / Itkul'	36892.6	5955.3	500635.6	775.2	11.6	3337.0	3	1.100	8.90
Кусган / Kusgan	37188.6	5121.6	285262.5	783.9	11.8	3374.5	12	1.220	8.50
Лесостепь / Forest-steppe									
Ярголь / Yargol'	28954.3	2822.2	275993.3	575.5	8.6	2477.7	9	0.210	8.70
Кайлы / Kaily	6477.2	897.8	49192.9	137.8	2.1	593.1	9	0.645	9.60
Большие Кайлы / Bol'schiye Kaily	124882.5	19390.4	1614128.9	2581.5	38.7	11113.4	47	0.930	8.80
Бугристое / Bugristoye	63975.8	9575.3	878279.2	1346.5	20.2	5796.7	7	0.951	8.70
Сарбалык / Sarbalyk	17565.5	1713.13	145517.2	264.3	3.9	1137.9	4	0.324	8.73
Суеток / Suetok	84802.8	18927.5	1009554.6	1768.1	26.5	7611.5	13	0.095	9.50
Бол. Курган / Bol'schoy Kurgan	138095.5	21472.9	1648048.4	2857.5	42.9	12301.3	17	0.267	8.95
Бильгень / Bil'gen'	18014.9	2607.5	170214.8	388.9	5.8	1674.2	10	0.122	9.10
Чистое / Chistoye	34011.4	4903.4	318556.6	636.9	9.3	2661.9	2	0.790	8.80
Подгорное / Podgornoye	70237.6	9476.4	729739.0	304.8	4.4	1274.0	32	0.210	9.44
Цибово / Cibovo	5010.2	698.1	47003.9	94.4	1.4	394.7	22	0.900	8.60
Жилое (у д. Мангазерка) / Zhiloye (near the village Mangazerka)	5495.6	763.8	52324.4	129.1	1.9	539.4	3	0.160	9.96
Камбала / Kambala	48304.4	4272.4	546812.7	1008.8	15.1	4342.7	15	0.273	8.60
Барчин / Barchin	22611.9	2426.8	205478.7	476.7	7.2	2052.0	4	0.219	8.90
Горка / Gorka	10943.6	995.1	82279.6	198.6	3.0	855.1	26	1.560	9.20
Подтаёжная зона / Forest									
Яково / Yakovo	7926.2	822.6	29627.5	50.7	0.8	217.9	32	0.010	6.50
Казатово / Kazatovo	3867.8	523.5	41117.2	70.3	1.1	302.4	46	0.396	8.14
Мальцево / Maltsevo	42199.6	4379.6	157739.8	269.7	4.2	1160.1	79	0.100	6.78
Круглое (Самусь) / Krugloe (Sa- mus')	21124.9	2192.4	78963.7	135.0	2.1	580.7	43	0.080	6.30
Карбалык / Karbalyk	2776.1	288.1	10377.8	17.7	0.3	76.3	42	0.100	8.10
Данилово / Danilovo	4306.6	447.0	16098.5	27.5	0.4	118.4	29	0.130	7.90
Ленёво / Lenjovo	772.0	80.1	2885.5	4.9	0.1	21.2	17	0.120	7.90
Урманка / Urmanka	6556.0	680.4	24506.6	41.9	0.7	180.2	16	0.110	8.80
Озёра ленточных боров / Lakes of tape pine forests									
Минзелинское / Minzelinskoye	5509.9	753.8	60621.2	107.5	1.6	462.6	<1	0.230	8.30
Рubleво / Rublevo	18285.9	1699.8	61219.7	104.7	3.4	981.6	7	0.630	9.10
Демкино / Demkino	25116.2	1780.3	64121.0	109.6	3.6	1028.1	5	0.770	9.00

Величина потока органического вещества с отмирающей биомассой и экскретируемого вполне сопоставимы и не учитывать любой из этих потоков нельзя.

Отметим, что наибольшую роль в формировании потоков органического вещества в условиях юга Западной Сибири зоопланктон играет в экосистемах гипогалинных и олигогалинных озёр от степи до подтаёжной зоны, а в зоне ленточных боров его роль снижается.

В подтаёжной зоне и в ленточных борях исследованные озёра (за исключением оз. Мальцево и оз. Демкино) расположены на заболоченной территории большей или меньшей площади. Продукционные характеристики и, соответственно, вклад зоопланктона в потоки вещества во всех этих озёрах являются величинами примерно одного порядка.

В озёрах ленточных боров основу автотонной продукции составляют макрофиты, конкурирующие за питательные вещества с фитопланктоном и, соответственно, снижающие кормовую базу зоопланктона, несмотря на постоянный приток питательных веществ с заболоченной территории. Возможно, это объясняется особенностями грунтового питания и поверхностного стока из-за ограниченности площади боров, которые, как правило, окружены степями. Процентная роль зоопланктона в общей продукции сильно снижается. По резуль-

татам факторного анализа продукция зоопланктона в таких озёрах тесно связана с концентрацией хлорофилла и с концентрацией растворённого в воде фосфора.

В заболоченных озёрах подтаёжной зоны зоопланктон, как правило, играет значительную роль в формировании общей продукции гидробионтов. Биомасса зоопланктона обычно превосходит биомассу фитопланктона. Однако, если судить по активному развитию фильтрующих *Cladocera*, дефицита пищи не наблюдается. Факторный анализ показал, что основным фактором, ограничивающим продукцию зоопланктона во внутриводных озёрах, является годовая сумма положительных температур, тогда как концентрация биогенов определяющей роли не играет.

Осушение территории и повышение антропогенной нагрузки (оз. Мальцево), как и просто неконтролируемая антропогенная нагрузка (оз. Данилово), приводит к росту продукции всех гидробионтов, включая зоопланктон, и к наращиванию потоков органического вещества, поступающего в донные отложения.

В малых озёрах другого генезиса на юге Западной Сибири определяющую роль для формирования продукции зоопланктона, как правило, играют уровень минерализации и величина рН.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Озёра подтаёжной зоны Западной Сибири отличаются особыми условиями формирования зоопланктонного сообщества. В них наблюдается высокая степень схожести продукционных показателей и видового состава. Долевой вклад зоопланктона в формирование органического вещества донных отложений в таких озёрах, как правило, превышает вклад фитопланктона. За счёт доминирования *Cladocera* донные отложения обогащаются фосфором. В заболоченных озёрах ленточных боров наблюдается де-

фицит биогенов, ограничивающий развитие фито- и зоопланктона, тогда как в подтаёжной зоне такого дефицита нет.

Экосистемы малых озёр подтаёжной зоны и ленточных боров юга Западной Сибири являются крайне уязвимыми. Повышение антропогенной нагрузки приводит к быстрой эвтрофикации, к ускорению накопления донных отложений, обогащённых органическими веществами и, в конечном счёте, к гибели озера.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ (проект №17-05-00404).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абакумов В.А. (ред.) Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 318 с.
- Винберг Г.Г., Лаврентьева Г.М. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах. Зоопланктон и его продукция. (2-е изд.). Л.: ГосНИОРХ, ЗИН АН СССР, 1984. 33 с.
- Гашкина Н.А., Моисеенко Т.И., Кремлева Т.А. Особенности распределения биогенных элементов и органического вещества в малых озёрах и лимитирование их трофности на европейской территории России и Западной Сибири // Вестник Тюменского гос. ун-та. 2012. № 12. С. 17–25.
- Деренговская Р.А., Остапеня А.П. Зоопланктон и седиментация взвешенных веществ в озёрах // Сибирский экол. журн. 2006. Т. 13, № 1. С. 43–54.
- Ермолаева Н.И. Роль зоопланктона в формировании сапропелей в озёрах юга Западной Сибири // Мир науки, культуры, образования. 2013. № 6. С. 545–549.

- Ермолаева Н.И. Сезонные изменения сообществ Cladocera в озёрах различной минерализации Барабинско-Кулундинской озёрной провинции (юг Западной Сибири) // Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод. Материалы лекций и докл. Междунар. shk.-конф. Борок, 2012. С. 187–189.
- Лисицын А.П., Виноградов М.Е. Глобальные закономерности распределения жизни в океане и их отражения в составе донных осадков. Образование и распределение донных осадков // Известия АН СССР. Сер. Геол. 1982. № 4. С. 5–24.
- Мартынова Д.М. Питание массовых видов копепоид надсемейства Centropagoidea в Белом море: Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2004. 281 с.
- Прыткова М.Я., Семенцов И.В. Методика комплексного изучения осадконакопления в малых водохранилищах. Ростов-на-Дону: Изд-во Рост. ун-та, 1989. 85 с.
- Alimov A.F., Golubkov M.S. Lake Eutrophication and Community Structure // Inland Water Biology. 2014. Vol. 7, № 3. P. 5–11. DOI: 10.7868/S0320965214030036
- Corner E.D.S., O'Hara S.C.M., Neal A.C., Eglinton G. Copepod faecal pellets and the vertical flux of biolipids // The biological chemistry of marine Copepods. Oxford: Clarendon Press, 1986. P. 260–320.
- Fiadeiro M. Carbon cycling in the ocean // Falkowski P.G. (ed.). Primary productivity in the sea. Springer, 1980. P. 487–496.
- Frangoulis C., Skliris N., Lepoint G., Elkalay K., Goffart A., Pinnegar J.K., Hecq J-H. Importance of copepod carcasses versus faecal pellets in the upper water column of an oligotrophic area // Estuarine Coastal and Shelf Science. 2011. Vol. 92, № 3. P. 456–463.
- Gutelmakher B.L., Makartseva E.S. The significance of zooplankton in the cycling of phosphorus in lakes of different trophic categories // Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol. 1990. Vol. 75, № 2. P. 143–151.
- Hall C.A.S., Roe G., Ryther J.H., Woodwell G.M. Acid rain, zooplankton fecal pellets and the global carbon budget // Biol. Bull. (United States). 1977. Vol. 153, № 2. P. 427–428.
- Hiwatari T., Koshikawa H., Nagata R., Suda Yu., Hamaoka S., Kohata K. Trophic relationships in early spring along the Okhotsk coast of Hokkaido, Japan, as traced by stable carbon and nitrogen isotopes // Plankton and Benthos Research. 2011. Vol. 6, № 1. P. 56–67.
- Reddy K.R., Kadlec R.H., Flaig E., Gale P.M. Phosphorus retention in streams and wetlands: a review // Critical Reviews in Environmental Science and Technology. 1999. Vol. 29, № 1. P. 83–146.
- Strakhovenko V.D., Taran O.P., Ermolaeva N.I. Geochemical characteristics of the sapropel sediments of small lakes in the Ob'-Irtys interfluvium // Russian Geology and Geophysics. 2014. Vol. 55, № 10. P. 1160–1169.
- Sarnelle O. Zooplankton effects on vertical particulate flux: Testable models and experimental results // Limnol. Oceanogr. 1999. Vol. 44, № 2. P. 357–370.
- Small L.F., Fowler S.W., Moore S.A., LaRosa J. Dissolved and fecal pellet carbon and nitrogen release by zooplankton in tropical waters // Deep Sea Research. Part A. Oceanographic Research Papers. 1983. Vol. 30. № 12. P. 1199–1220.
- Tamelander T., Aubert A.B., Riser Ch.W. Export stoichiometry and contribution of copepod faecal pellets to vertical flux of particulate organic carbon, nitrogen and phosphorus // Marine Ecology Progress. 2012. Vol. 459, № 7. P. 17–28.

REFERENCES

- Abakumov V.A. (ed.) Rukovodstvo po gidrobiologicheskomu monitoringu presnovodnykh ekosistem [Manual methods of hydrobiological analysis of surface water and sediment]. Sankt-Peterburg: Gidrometeoizdat, 1992. 318 s. [In Russian]
- Alimov A.F., Golubkov M.S. 2014. Lake Eutrophication and Community Structure // Inland Water Biology. Vol. 7, № 3. P. 5–11. DOI: 10.7868/S0320965214030036
- Corner E.D.S., O'Hara S.C.M., Neal A.C., Eglinton G. 1986. Copepod faecal pellets and the vertical flux of biolipids // The biological chemistry of marine Copepods. Oxford: Clarendon Press. P. 260–320.
- Derengovskaya R.A., Ostapenya A.P. 2006. Zooplankton i sedimentatsiya vzveshennykh veshchestv v ozyorakh [Zooplankton and sedimentation of suspended solids in the lake] // Sibirskij ekologicheskij zhurnal. Vol. 13, № 1. S. 43–54. [In Russian]
- Fiadeiro M. 1980. Carbon cycling in the ocean // Falkowski P.G. (ed.). Primary productivity in the sea. Springer. P. 487–496.
- Frangoulis C., Skliris N., Lepoint G., Elkalay K., Goffart A., Pinnegar J.K., Hecq J-H. 2011. Importance of copepod carcasses versus faecal pellets in the upper water column of an oligotrophic area // Estuarine Coastal and Shelf Science. Vol. 92, № 3. P. 456–463.
- Gashkina N.A., Moiseenko T.I., Kremleva T.A. 2012. Osobennosti raspredeleniya biogennykh elementov i organicheskogo veshchestva v mal'kikh ozyorakh i limitirovanie ikh trofnosti na evropejskoj territorii Rossii i Zapadnoj Sibiri [Features of distribution of nutrients and organic matter in small lakes and limiting their trophic in European Russia and Western Siberia] // Vestnik Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. № 12. S. 17–25. [In Russian]
- Gutelmakher B.L., Makartseva E.S. 1990. The significance of zooplankton in the cycling of phosphorus in lakes of different trophic categories // Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol. Vol. 75, № 2. P. 143–151.
- Hall C.A.S., Roe G., Ryther J.H., Woodwell G.M. 1977. Acid rain, zooplankton fecal pellets and the global carbon budget // Biol. Bull. (United States). Vol. 153, № 2. P. 427–428.

- Hiwatari T., Koshikawa H., Nagata R., Suda Yu., Hamaoka S., Kohata K. 2011. Trophic relationships in early spring along the Okhotsk coast of Hokkaido, Japan, as traced by stable carbon and nitrogen isotopes // *Plankton and Benthos Research*. Vol. 6, № 1. P. 56–67.
- Lisitsyn A.P., Vinogradov M.E. 1982. Global'nye zakonomernosti raspredeleniya zhizni v okeane i ikh otrazheniya v sostave donnykh osadkov. Obrazovanie i raspredelenie donnykh osadkov [Global patterns of distribution of life in the ocean and their reflection in the composition of the bottom sediments. Formation and distribution of bottom sediments] // *Izvestiya Akademii nauk SSSR. Ser. Geol.* № 4. S. 5–24. [In Russian]
- Martynova D.M. 2004. Pitaniye massovykh vidov kopepod nadsemejstva Centropagoidea v Belom more [Power common species of copepods superfamily Centropagoidea in the White Sea]: Dissertatsiya na soiskanie uchyonoy stepeni kand. biol. nauk. Sankt-Peterburg. 281 s. [In Russian]
- Prytkova M.Ya., Sementsov I.V. 1989. Metodika kompleksnogo izucheniya osadkonakopleniya v malykh vodokhranilishchakh [Methods of complex study of sedimentation in small reservoirs]. Rostov-na-Donu: Izd-vo Rostovskogo un-ta, 1989. 85 s. [In Russian]
- Reddy K.R., Kadlec R.H., Flaig E., Gale P.M. 1999. Phosphorus retention in streams and wetlands: a review // *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*. Vol. 29, № 1. P. 83–146.
- Sarnelle O. 1999. Zooplankton effects on vertical particulate flux: Testable models and experimental results // *Limnol. Oceanogr.* Vol. 44, № 2. P. 357–370.
- Small L.F., Fowler S.W., Moore S.A., LaRosa J. 1983. Dissolved and fecal pellet carbon and nitrogen release by zooplankton in tropical waters // *Deep Sea Research. Part A. Oceanographic Research Papers*. Vol. 30. № 12. P. 1199–1220.
- Strakhovenko V.D., Taran O.P., Ermolaeva N.I. 2014. Geochemical characteristics of the sapropel sediments of small lakes in the Ob'-Irtys interfluvium // *Russian Geology and Geophysics*. Vol. 55, № 10. P. 1160–1169.
- Tameler T., Aubert A.B., Riser Ch.W. 2012. Export stoichiometry and contribution of copepod faecal pellets to vertical flux of particulate organic carbon, nitrogen and phosphorus // *Marine Ecology Progress*. Vol. 459, № 7. P. 17–28.
- Winberg G.G., Lavrentyeva G.M. 1984. Metodicheskie rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoyomakh. Zooplankton i ego produktsiya. (2-e izd.). [Guidelines for the collection and processing of materials in hydrobiological studies in freshwater. Zooplankton and its productions] Leningrad. 33 s. [In Russian]
- Yermolaeva N.I. 2012. Sezonnye izmeneniya soobshchestv Cladocera v ozyorakh razlichnoj mineralizatsii Barabinsk-Kulundinskoy ozyornoj provintsii (yug Zapadnoj Sibiri) [Seasonal changes of Cladocera communities in lakes of different salinity Barabinsk-Kulunda lake province (south of Western Siberia)] // *Aktual'nye problem izucheniya rakobraznykh kontinental'nykh vod. Materialy lektsij i dokladov Mezhdunarodnoj shkoly-konf. Borok*. S. 187–189. [In Russian]
- Yermolaeva N.I. 2013. Rol' zooplanktona v formirovaniy sapropelya v ozyorakh yuga Zapadnoj Sibiri [The role of zooplankton in the formation of sapropel in the lakes south of Western Siberia] // *Mir nauki, kul'tury, obrazovaniya*. № 6. S. 545–549. [In Russian]

CONTRIBUTION OF ZOOPLANKTON TO PROCESSES OF ACCUMULATION OF ORGANIC MATTER IN SMALL LAKES OF WESTERN SIBERIA

N. I. Yermolaeva

*Institute for Water and Environmental Problems, Novosibirsk Department,
Siberian Branch of Russian Academy of Sciences
Novosibirsk, 630090, Russia, e-mail: hope@iwep.nsc.ru*

The role of zooplankton in the processes of sedimentation of organic matter was studied in small lakes of the south of Western Siberia, the dry steppe zone to the southern boreal forest zone. A technique of sedimentation traps was used in the study. It has been demonstrated that the zooplankton plays the major role in the organic matter flows in the ecosystems of freshwater lakes in the zones from the steppe to the southern boreal forests in the south of Western Siberia, whereas in the zone of taiga forests its role decreases. The amount of organic matter flow as pellets exceeds that of the dying-off biomass of the zooplankton. The bottom sediments are enriched with phosphorus when Cladocera predominate, with nitrogen and organic carbon, when Copepoda predominate. In intramire lakes of taiga forests, the major factor limiting the production of zooplankton is the development of phytoplankton. In lakes of the southern boreal forest zone which are not subject to anthropogenic load, food deficiency was not observed and the development of zooplankton is governed by the annual sum of positive temperatures.

Keywords: Western Siberia, lakes, zooplankton, sedimentation, ground deposits

СТРУКТУРА БАКТЕРИОПЛАНКТОНА ТЕРМОКАРСТОВЫХ ОЗЁР БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ

С. А. Забелина, Л. С. Широкова, О. Д. Ковалев, А. В. Чупаков, А. А. Чупакова

Институт экологических проблем Севера, Федеральный исследовательский центр

комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова РАН

163000 г. Архангельск, набережная Северной Двины, д. 109, e-mail: svetzabelina@gmail.com

Представлены результаты изучения количественных и структурных показателей бактериопланктона (общая численность, биомасса бактериопланктона, численность различных эколого-трофических групп гетеротрофного бактериопланктона) воды термокарстовых озёр Большеземельской тундры в зоне плоскобугристых мерзлых болот (Ненецкий автономный округ). Исследования показали, что в процессе развития термокарстовых озёр от просадок и депрессий до больших сформировавшихся озёр, происходят изменения численности и структуры бактериопланктона. Отмечена общая тенденция увеличения численности бактерий в процессе развития озёр. Эколого-трофическая структура гетеротрофного бактериопланктона становится более выровненной в зрелых озёрах по сравнению с просадками и молодыми озёрами.

Ключевые слова: бактериопланктон, эколого-трофические группы, термокарстовые озёра, мерзлота.

ВВЕДЕНИЕ

Современные климатические изменения приводят к усилению процесса деградации криолитозоны, который наиболее четко проявляется в зоне развития прерывистой вечной мерзлоты. Таяние плоскобугристых мёрзлых пород в Ненецком автономном округе сопровождается образованием и развитием полей термокарстовых озёр, где происходит вывод из торфа в воду древнего органического углерода (ОУ). Аэробная и анаэробная минерализация ОУ приводит к увеличению эмиссии парниковых газов, что является одной из самых серьезных экологических угроз в сценарии глобального изменения климата, а одну из ведущих

ролей в процессах трансформации органического вещества в водных экосистемах играет гетеротрофный бактериопланктон (ГБ). В рамках изучения эволюции экосистем термокарстовых озёр Большеземельской тундры в контексте климатических изменений и антропогенной нагрузки нами был проведен комплекс микробиологических исследований.

Цель работы – охарактеризовать структуру бактериопланктона в водных объектах Большеземельской тундры и выявить закономерности его развития на разных этапах формирования термокарстовых озёр.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в июле 2016 г. на территории Большеземельской тундры вблизи г. Нарьян-Мар, пос. Хорей-Вер, а также в районе реки Шапкина (рис. 1). Районы исследования расположены в пределах тундровой зоны и характеризуются преобладанием мёрзлых плоскобугристых торфяных болот. Были исследованы термокарстовые водные объекты на различной стадии своей эволюции, начиная от просадок (площадь – 0.3 м², глубина – несколько сантиметров) до термокарстовых озёр (площадь – ~0.1 км², глубина – до 2 м), в районе островного распространения мёрзлых пород (25–60% покрытия территории). Этапы эволюции термокарстовых озёр были выделены в соответствии с [Кирпотин и др., 2008 (Kirpotin et al, 2008); Pokrovsky et al., 2011].

Отбор проб воды на микробиологические анализы проводился с поверхности с соблюдением всех асептических правил отбора. Во время отбора проб осуществлялось измерение содержания

растворённого кислорода, температуры и реакции среды (рН) и биогенных элементов [Чупакова и др., 2017 (Chupakova et al., 2017)].

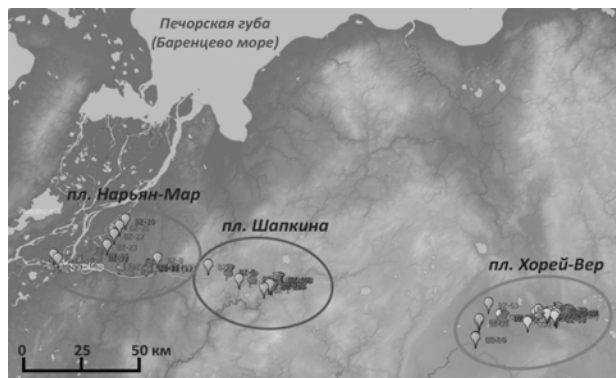


Рис. 1. Карта-схема районов исследования Большеземельской тундры в июле 2016 г.

Fig. 1. Map of the study areas of the Bolshezemelskaya tundra in July 2016.

Пробы воды для определения общей численности микроорганизмов (ОЧМ) фиксировали безбактериальным формалином до его ко-

нечной концентрации в пробе 2%. Общую численность и средний объем бактерий определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии [Porter, Feig, 1980] с использованием красителя DAPI и черных поликарбонатных фильтров «Nuclepore» с диаметром пор 0.2 мкм. Сразу после приготовления препарата производили подсчет микроорганизмов под микроскопом Альтами ЛЮМ 1. Подсчитывали не менее 30 полей зрения. Биомассу бактериопланктона рассчитывали в соответствии с [Кузнецов, Дубинина, 1989 (Kuznetsov, Dubinina, 1989)]. Численность эколого-трофических групп с различ-

ными пищевыми потребностями в составе гетеротрофного бактериопланктона определяли на агаризованных средах: группу эвтрофных бактерий (ЭБ) определяли при посеве глубинным способом на стандартный мясопептонный питательный агар (ПА), олиготрофных бактерий (ОБ) – на голодном агаре (ГА) [Кузнецов, Дубинина, 1989 (Kuznetsov, Dubinina, 1989)]. Для сравнения с данными определения численности ГБ, полученных в 1986–1989 гг. сотрудниками ИНОЗ РАН, были произведены посевы на рыбный питательный агар (РПА) и РПА:10.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Проведённые комплексные исследования водных объектов Большезельской тундры (торфяные просадки, маленькие озёра, сформировавшиеся термокарстовые озёра), продемонстрировали зависимость физико-химических параметров среды от размера водного объекта. Общая тенденция происходящих изменений

заключается в снижении РОУ в процессе развития экосистемы озёра и увеличении его размера, которая, скорее всего, связана с выщелачиванием торфа на границе озера и гетеротрофным поглощением РОУ в толще воды [Широкова и др., 2016 (Shirokova et al., 2016), Чупакова и др., 2017 (Chupakova et al., 2017)].

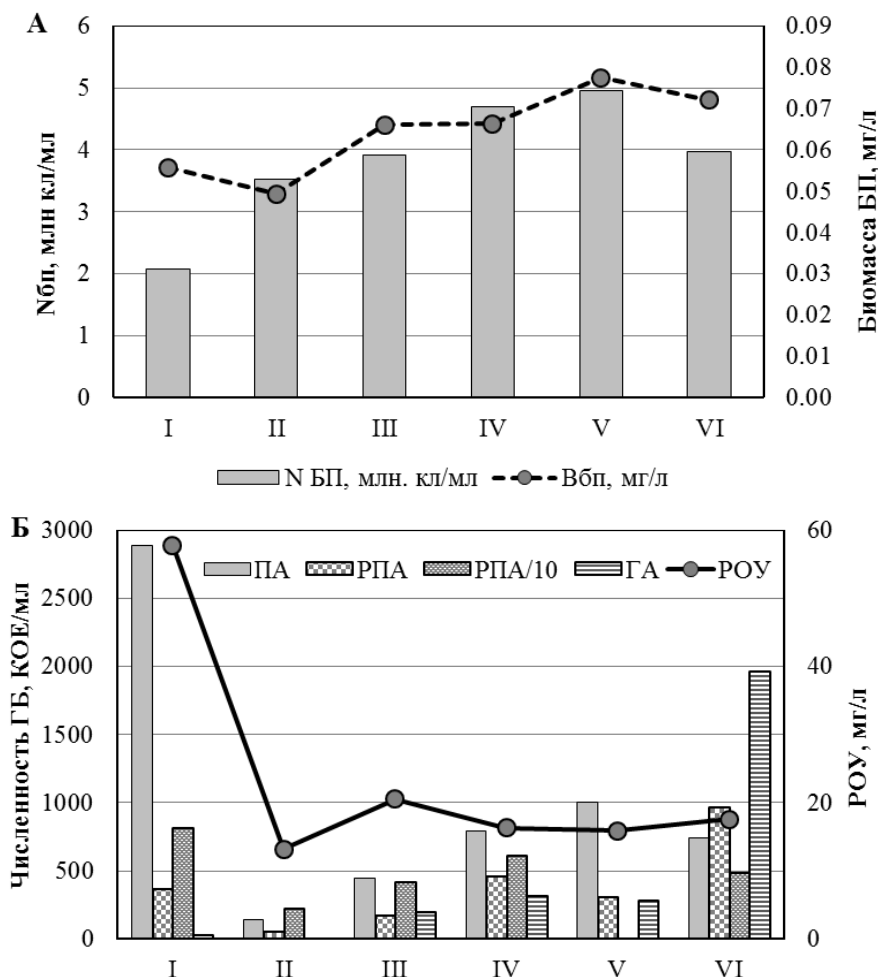


Рис. 2. Динамика общей численности (Nбп), биомассы микроорганизмов (А), численности различных эколого-трофических групп бактериопланктона, РОУ (Б) (значения медиан) (по горизонтальной оси – площадь водного объекта: I – до 10 м²; II – 10–500 м²; III – 500–5000 м²; IV – 5000–10000 м²; V – более 10000 м²; VI – хасырей).

Fig. 2. The dynamic of the total number (Nbp), the biomass of microorganisms (A), the number of different ecotrophic groups of bacterioplankton, DOC (Б) (On the horizontal axis – the area of the water body: I – up to 10 m², II – 10–500 m², III – 500–5000 m², IV – 5000–10000 m², V – more than 10000 m², VI – hasyarej).

Изменчивость гидролого-гидрохимических показателей вод определяет широкий диапазон количественных и структурных характеристик бактериопланктона. ОЧМ варьировала от 1.57 до 18.26 млн. кл./мл (медиана 3.78), биомасса 0.05–0.45 мг/л (медиана 0.07). Наибольшая численность и биомасса бактериопланктона наблюдались в загрязненных озёрах вблизи пос. Хорей-Вер. Наименьшая – в просадках и зарастающих озёрах. Во всех исследуемых водных объектах преобладали кокки, их доля составила от 70 до 96%. Общей тенденцией было увеличение численности бактериопланктона в процессе развития озёр (рис. 2). Культивируемые ГБ составляли 0.001–0.189% от общей численности БП.

Численность ГБ, вырастающих на МПА, РПА, РПА:10 и ГА изменялась в очень широком диапазоне концентраций, соответственно

90–21920 (медиана 670), 10–3900 (медиана 270), 50–10200 (медиана 430), 10–8600 (медиана 280) КОЕ/мл. В просадках и депрессиях, характеризующихся наиболее высокой концентрацией ОВ среди исследованных экосистем, выявлены закономерно более высокие численности ГБ, вырастающих на ПА, РПА:10. В малых озёрах площадью до 500 м² их численность была минимальной, далее с увеличением площади озёр их содержание увеличивалось (рис. 2). Слабая корреляционная связь между концентрациями бактериопланктона и растворённым органическим углеродом в исследованных водных объектах (рис. 3) указывает на то, что растворённый углерод, поступающий в водную толщу в основном из донного торфа и при береговой абразии торфяников, находится в трудноусвояемой форме в «молодых» термокарстовых озёрах.

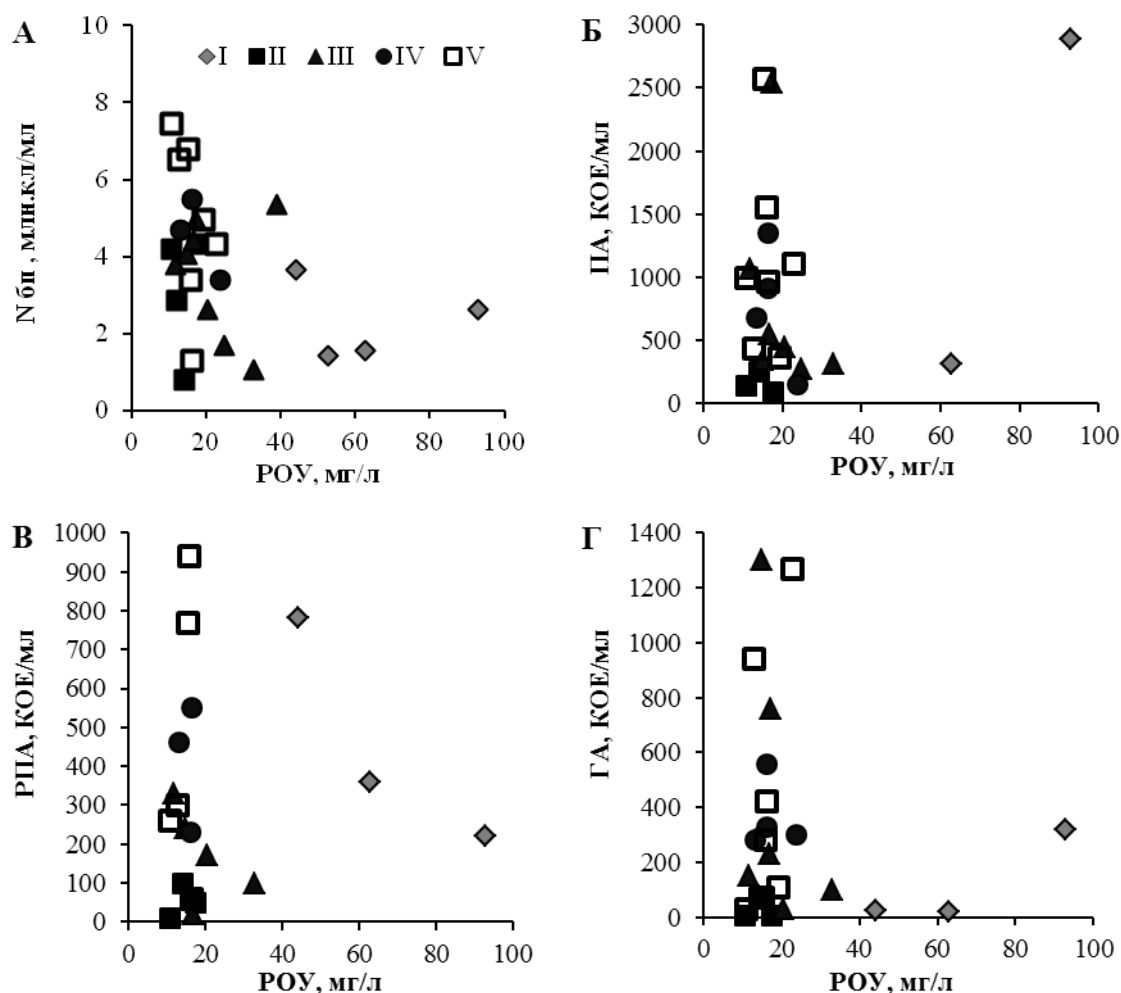


Рис. 3. Взаимосвязь общей численности бактериопланктона (А), ГБ, учитываемых на ПА (Б), РПА (В), ГА (Г) с РОУ в водных объектах Большеземельской тундры (в легенде – площадь водного объекта: I – до 10 м²; II – 10–500 м²; III – 500–5000 м²; IV – 5000–10000 м²; V – более 10000 м²).

Fig. 3. Relationship between of total bacterioplankton number (А), GB recorded on the NA (Б), FNA (В), HA (Г) with the DOC in water bodies Bolshezemelskaya tundra (In the legend – the area of the water body: I – up to 10 m²; II – 10–500 m²; III – 500–5000 m²; IV – 5000–10000 m²; V – more than 10000 m²).

При увеличении содержания биодоступного ОБ (<1 kDa), доля которого от общего РОУ составила 13.9–39.7% (Широкова и др., неопубликованные данные), численность различных эколого-трофических групп ГБ увеличивается в 3–68 раз. Наиболее чувствительными оказались гетеротрофные бактерии, вырастающие на ПА, РПА/10 и ГА.

В структуре ГБ (РПА, РПА:10, ГА) преобладали бактерии, вырастающие на РПА:10, однако, отмечена тенденция снижения их доли с увеличением площади водного объекта с 68–79% в просадках и малых озёрах площадью до 500 м² до 44% в больших сформировавшихся

озёрах и до 14% в хасырее (спущенное термокарстовое озеро). Доля ОБ увеличивалась от 2–3% в просадках и малых озерах до 23–29% – в сформировавшихся озерах, с максимумом – в хасырее (58%).

Показатели общей численности бактериопланктона подобны величинам, полученным сотрудниками Института озераведения РАН при изучении озёр Большеземельской тундры [Драбкова, Хлопотина, 1994 (Drabkova, Khlopotina, 1994)]. В целом, содержание бактерий, вырастающих на РПА и РПА:10, было несколько меньше наблюдаемых в 1986–1989 гг.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования количественных и структурных характеристик бактериопланктона (общая численность, биомасса бактериопланктона, численность различных эколого-трофических групп гетеротрофного бактериопланктона) воды термокарстовых объектов Большеземельской тундры (Ненецкий автономный округ) показали, что в процессе развития термокарстовых озёр от просадок и депрессий до больших сформировавшихся озёр, происходят изменения численности и структуры бактериопланктона.

Отмечена общая тенденция увеличения численности бактерий в процессе развития озёр. Эколого-трофическая структура ГБ становится более выровненной в зрелых озёрах по сравнению с просадками и молодыми озёрами.

Сравнительный анализ с данными микробиологических исследований 1986–1989 гг. продемонстрировал стабильность показателей общей численности бактериопланктона, и некоторое снижение численности гетеротрофных бактерий.

Присутствие болот в тундровых ландшафтах обеспечивает (помимо таяния мерзлоты) поступление дополнительного ОБ в термокарстовые озёра с поверхностным стоком, что, в свою очередь, приведет к усилению интенсивности его минерализации и увеличению эмиссии углекислоты и метана в атмосферу. В условиях изменяющегося климата, сопровождающегося таянием мерзлого торфа, болотный ландшафт криолитозоны оказывает влияние на формирование, эволюцию и функционирование термокарстовых озёр.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ № 15-17-10009 «Эволюция экосистем термокарстовых озёр Большеземельской тундры в контексте климатических изменений и антропогенной нагрузки: натурные наблюдения и экспериментальное моделирование».

Авторы благодарны Д.А. Филиппову за обсуждение и ценные советы при подготовке данной работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Драбкова В.Г., Хлопотина Н.Л. Бактерии воды и донных отложений, их продукционная активность // Особенности структуры экосистем озёр Крайнего Севера (на примере озёр Большеземельской тундры). СПб.: Наука, 1994. С. 128–146.
- Кирпотин С.Н., Полищук Ю.М., Брыксина Н.А. Динамика площадей термокарстовых озёр в сплошной и прерывистой криолитозонах Западной Сибири в условиях глобального потепления // Вестник Томского государственного университета. 2008. № 133. С. 185–189.
- Кузнецов С.И., Дубинина Г.А. Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука, 1989. 288 с.
- Чупакова А.А., Чупаков А.В., Широкова Л.С., Забелина С.А., Морева О.Ю., Неверова Н.В. Биогенные элементы в водных объектах заболоченных ландшафтов тундры и северной тайги (Архангельская область) // Труды ИБВВ РАН. 2017. Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. С. 289–293.
- Широкова Л.С., Иванова И.С., Игловский С.А., Гофаров М.Ю., Покровский О.С., Шорина Н.В., Забелина С.А., Ковалев О.Д., Манасыпов Р.М., Чупаков А.В., Ершова А.А. Комплексные исследования малых термокарстовых озёр большеземельской тундры // Природные ресурсы и комплексное освоение прибрежных районов Арктической зоны: Сб. науч. тр. Архангельск, 2016. С. 498–504.
- Pokrovsky O.S., Shirokova L.S., Kirpotin S.N., Audry S., Viers J., Dupre B. Effect of permafrost thawing on the organic carbon and metal speciation in thermokarst lakes of Western Siberia // Biogeosciences. 2011. Vol. 8. P. 565–583. DOI: 10.5194/bg-8-565-2011

Porter K.G., Feig Y.S. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora // *Limnol. Oceanogr.* 1980. Vol. 25, is. 5. P. 943–947. DOI: 10.4319/lo.1980.25.5.0943

REFERENCES

- Chupakova A.A., Chupakov A.V., Shirokova L.S., Zabelina S.A., Moreva O. Yu., Neverova N.V. 2017. Biogennyye elementy v vodnykh ob'ektakh zabolochennykh landshaftov tundry i severnoj tajgi (Arhangel'skaja oblast') [Biogenic elements in water objects of boggy landscapes of tundra and northern boreal forest zones (Arkhangelsk Region, Russia)] // *Trudy IBVV RAN. Vyp. 79(82). Gidrobiologicheskie issledovaniya bolot.* S. 289–293. [In Russian]
- Drabkova V.G., Khlopotina N.L. 1994. Bakterii vody i donnykh otlozhenij, ikh produkcionnaja aktivnost' [Bacteria of water and bottom sediments, their productive activity] // *Osobennosti struktury ekosistem ozer Krajnego Severa (na primere ozyor Bol'shezemel'skoj tundry).* Sankt-Petersburg: Nauka. S. 128–146. [In Russian]
- Kirpotin S.N., Polischyk Yu.M., Bryksina N.A. 2008. Dinamika ploschadej termokarstovykh ozyor v sploshnoj i preryvistoj kriolitzonakh Zapadnoj Sibiri v usloviyakh globalnogo potepleniya [Thermokarst lakes square dynamics of West Siberian continuous and discontinuous permafrost under impact of global warming] // *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta.* № 133. S. 185–189. [In Russian]
- Kuznetsov S.I., Dubinina G.A. 1989. Metody izucheniya vodnykh mikroorganizmov [Methods of aquatic microorganisms studying]. Moskva: Nauka. 288 s. [In Russian]
- Pokrovsky O.S., Shirokova L.S., Kirpotin S.N., Audry S., Viers J., Dupre B. 2011. Effect of permafrost thawing on the organic carbon and metal speciation in thermokarst lakes of western Siberia // *Biogeosciences.* Vol. 8. P. 565–583. DOI: 10.5194/bg-8-565-2011
- Porter K.G., Feig Y.S. 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora // *Limnol. Oceanogr.* Vol. 25, is. 5. P. 943–947. DOI: 10.4319/lo.1980.25.5.0943
- Shirokova L.S., Ivanova I.S., Iglovskii S.A., Gofarov M.Yu., Pokrovsky O.S., Shorina N.V., Zabelina S.A., Kovalev O.D., Manasyrov R.M., Chupakov A.V., Ershova A.A. 2016. Kompleksnye issledovaniya mal'kh termokarstovykh ozyor Bol'shezemel'skoj tundry [Multidisciplinary studies of small thermokarst lakes, NW Russia] // *Prirodnye resursy i kompleksnoe osvoenie pribrezhnykh rajonov Arkticheskoy zony: Sbornik nauchnykh trudov.* Arkhangelsk. S. 498–504. [In Russian]

STRUCTURE OF BACTERIOPLANKTON IN THERMOKARST LAKES OF BOLSHEZEMELSKAYA TUNDRA

S. A. Zabelina, L. S. Shirokova, O. D. Kovalev, A. V. Chupakov, A. A. Chupakova

*Institute of Ecological Problems of the North N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research
Arkhangelsk, 163000, Russia, e-mail: svezabelina@gmail.com*

We have studied quantitative and structural characteristics of the bacterioplankton in thermokarst lakes of Bolshezemelskaya tundra (Nenets Autonomous District) including the total abundance, biomass of bacterioplankton and the number of ecological-trophic groups of heterotrophic bacterioplankton. Our study has demonstrated that during the development of thermokarst lakes, from subsidence and depressions to large completely formed lakes, changes in the abundance and structure of bacterioplankton occur. A general trend of bacteria abundance increasing in the development of lakes is described. The ecological and trophic structure of the heterotrophic bacterioplankton becomes more levelled in mature lakes as compared to subsidence and young lakes.

Keywords: bacterioplankton, ecological-trophic groups, thermokarst lakes, permafrost

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ И ТРУДНОСТИ ИЗУЧЕНИЯ БОБРОВ НА БОЛОТАХ

Н. А. Завьялов

Государственный природный заповедник «Рдейский»

175271 г. Холм, Новгородская обл., ул. Челпанова, д. 27, e-mail: zavyalov_n@mail.ru

В последние годы в Старом и Новом Свете отмечается расселение бобров в болотные массивы и их постепенное освоение. В задачи данного сообщения входит анализ новых данных по состоянию бобрового населения восточной части Полистово-Ловатской болотной системы (Новгородская область, Северо-Запад России) и обсуждение закономерностей обитания бобров в специфических местообитаниях водоразделов и начальных звеньев гидрографической сети, а также методические трудности изучения бобров в таких местообитаниях. В Полистово-Ловатской болотной системе и вокруг неё сформирована устойчивая бобровая популяция с высокой плотностью населения. Бобры заселили все водоёмы района исследований, включая внутриболотные водотоки с торфяными берегами. Строительная деятельность бобров интенсивна и выражается не только в сооружении плотин, но и многочисленных каналов. Изменения среды обитания происходят непрерывно. Первый опыт использования фотоловушек для определения численности бобров в некоторых поселениях района исследований показал их относительно невысокую эффективность, что может быть объяснено постоянным прессом крупных хищников (волк, медведь). Перспективным направлением в дальнейших исследованиях бобров, заселяющих болота, представляется синтез традиционных и дистанционных методов исследований.

Ключевые слова: речной бобр, болотный массив, мониторинг, фотоловушки, средообразующая деятельность.

ВВЕДЕНИЕ

Заселение болот бобрами (*Castor fiber* L., *C. canadensis* Kuhl) – относительно недавнее явление, наблюдаемое одновременно в Европе, Северной и Южной Америке. Собственно болотный тип поселений известен давно и подробно охарактеризован И.А. Шиловым [1952 (Shilov, 1952)]. «Болота таких мест характеризуются обильным увлажнением почвы – вплоть до наличия участков открытой воды глубиной 50–60 см между кочками; часто через болото протекает ручей. Растительность травянистая, болотного типа, и чрезвычайно мощные заросли ивовых кустарников; в ряде случаев такие болота окружены листовым лесом. Жилища бобров располагаются посреди болота (часто у русла ручья), «коблы» или хатки. Очень характерно наличие в таких поселениях сложной сети каналов, служащих бобрам основными путями передвижения; плотины встречаются не всегда; в тех случаях, когда они имеются, размеры их невелики; основная роль плотин в таких стациях – способствовать большому обводнению болота» [Шилов, 1952 (Shilov, 1952)]. Долгое время такой тип поселений встречался редко. Например, болотные поселения бобров были редкими в бассейне Оки в 1950-е гг. [Бородин, 1956 (Borodina, 1956)], в Березинском заповеднике из обследованных в 1972–1974 гг. 207 поселений на болотах было 9 (4%) [Ставровский, 1978 (Stavrovskiy, 1978)], на Северо-Востоке Европейской части России поселения болотного типа составили только 0.4% от общего числа поселений [Соловьев, 1991 (Solov'yev, 1991)]. В Дарвинском заповеднике за

1980–2002 гг. всего обнаружено 150 поселений, из них на болотах только 7 (4.7%) [Завьялов, 2015 (Zavyalov, 2015)]. В Белоруссии в 1980-х гг. болотный тип поселений был приурочен только к низинным болотам, на верховых и переходных болотах бобры не обитали [Толкачев, Саутин, 1988 (Tolkachev, Sautin, 1988)]. Однако, по мере роста численности бобров и их расселения, появились поселения на периферии гидрологической сети, в том числе и на водораздельных болотах.

Так к началу 1990-х гг. в Литве плотность населения бобров была очень высокой (0.89 поселения/км русла), при этом не было значимых различий в плотности населения среди водоёмов разных типов, несмотря на то, что эти водоёмы значительно отличались по условиям обитания. Большая часть поселений была расположена на начальных звеньях гидрологической сети (каналы, озёра, малые реки, маленькие лесные болота) [Ulevicius, 1997].

В Миннесоте (США), за период с 1979 по 1981 гг. доля бобровых поселений на болотах увеличилась с 29 до 36%. Расселению бобров на болота способствовали: общая высокая плотность населения, многоводный 15-летний период и отсутствие волка (*Canis lupus*) [Rebertus, 1986].

Анализ космоснимков в аргентинской части Огненной Земли показал, что под воздействием бобров находилось более 31 тыс. га или 1.6% территории. Распределение и влияние бобров на растительные сообщества было неравномерным, агрегированным. Наличие тор-

фяных болот имело положительную достоверную связь с большей площадью воздействия бобров и количеством их плотин, но эта взаимосвязь становилась незначимой, если на площадке преобладали болота. Таким образом, торфяники, накапливающие воду, могут быть критически важными для выживания бобров в условиях Огненной Земли [Henn et al., 2016]. В другой работе, выполненной в этом же регионе, показано, что бобры заселяли самые разнообразные местообитания за исключением обширных верховых болот. Из 51 обследованного поселения 29 были на болотах. Из них 10 – в низинных болотах между холмов, а 19 поселений на проточных водоёмах между разными частями болотного массива, получающих воду из верховых болот. Во всех болотных поселениях отмечена интенсивная роющая деятельность бобров [Westbrook et al., 2017].

Наземные обследования и анализ аэрофотоснимков в горах Канады показали, что 73% торфяных болот имели следы современной или недавней деятельности бобров. Широкое использование бобрами данных биотопов, по мнению авторов, противоречит существующим взглядам на болота как маргинальные местообитания бобров [Morrison et al., 2014].

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ

Полевые работы проводились в 2003–2016 гг. на площади 1200 км². Район исследований включал территорию Рдейского заповедника, его охранную зону, восточную часть территории Полистовского заповедника и заболоченные леса вокруг ПЛБС (рис. 1).

Район исследований относится к Заполье-Поддорскому (Полистовскому) геоботаническому району, для которого характерны обширные верховые болота с заболоченными лесами и сельскохозяйственными угодьями. Последние занимают не более 15% площади. Леса (30–40%) вкраплены небольшими островами среди болот или оконтуривают их. Заболоченность района более 50%, густота речной сети 0.84 км/км². ПЛБС – одно из самых крупных болот на Северо-Западе Европейской части России. Климат умеренно-континентальный [Андреев и др., 2002 (Andreev et al., 2002)].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Территорию обследовали круглогодично, когда болото было проходимо: зимой на лыжах и снегоходе, летом и осенью – пешие маршруты. Подсчитывали все жилые и нежилые поселения, фиксировали их координаты с помощью GPS, измеряли каналы, хатки, плотины. Оценка численности выполняли методом «выявления мощности поселения» [Лавров, 1952 (Lavrov,

Заселение бобров в Полистово-Ловатскую болотную систему (ПЛБС) (Новгородская и Псковская области) началось в начале 1980-х гг. Этому способствовал ряд факторов: высокая плотность населения и освоение оптимальных местообитаний на соседних территориях; густая речная сеть, обширные мелиоративные работы в недалеком прошлом; интенсивные рубки и пожары вокруг болота в 1970–1980 гг. приведшие к появлению обильных лиственных молодняков; сокращение численности сельского населения и забрасывание обширных территорий вокруг болота; в период 1981–1995 гг. речной сток был в 1.5 раза больше среднего многолетнего [Завьялов, 2015 (Zavyalov, 2015)].

Таким образом, в Старом и Новом Свете в последние годы наблюдается расселение бобров на болота и их постепенное освоение. В задачи данного сообщения входит анализ новых данных по состоянию бобрового населения восточной части ПЛБС, и обсуждение, на примере этой болотной системы, закономерностей обитания бобров в специфических местообитаниях водоразделов и начальных звеньев гидрографической сети, а также методические трудности изучения бобров в таких биотопах.

Протяженность вегетационного периода более 130 дней, среднее годовое количество осадков 600–700 мм, устойчивый снежный покров лежит 105–110 дней, его средняя глубина 30 см.

Для ПЛБС характерна обширная гидрологическая сеть и множество небольших островов с хвойными и широколиственными лесами. Для сохранения биоразнообразия, природных комплексов и естественных процессов болотной системы в 1994 г. организованы Полистовский (36 тыс. га) и Рдейский (36.9 тыс. га) заповедники.

Леса вокруг болота были вырублены в 1970–1980 г., и сейчас это главным образом вторичные молодые берёзовые (*Betula ssp.*) и осиновые (*Populus tremula* L.) леса и посадки ели [*Picea abies* (L.) Н. Karst.]. Сельскохозяйственные земли давно заброшены, зарастают мелколесьем и кустарниками.

1952)]. Принята следующая шкала оценки бобровых поселений: слабое – 1–2 бобра в поселении, среднее – 3–5, сильное – 6–8 зверей. Эта шкала проверена визуальными наблюдениями: в 5 поселениях проведено 59 ч. наблюдений. В 2016 г. для оценки численности бобров использовались фотоловушки Scout Guard 560, Keep Guard 760, Bushnell Nature View Cam HD.

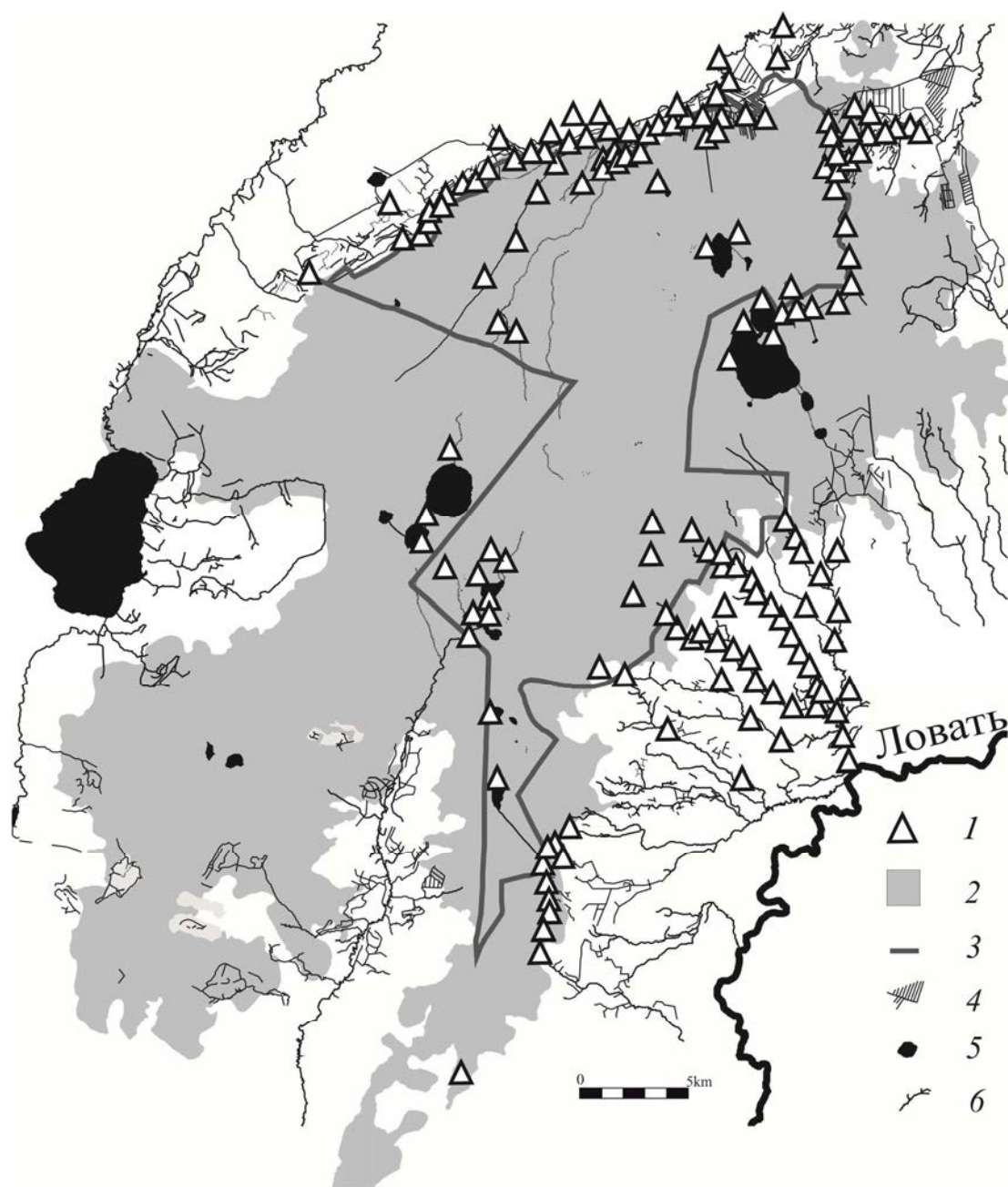


Рис. 1. Схема размещения бобровых поселений в районе исследований в 2003–2016 гг. 1 – бобровые поселения, 2 – Полистово-Ловатская болотная система, 3 – границы Рдейского заповедника, 4 – мелиоративные каналы, 5 – озёра, 6 – реки и ручьи.

Fig. 1. Map of the location of beaver settlements in the study area in 2003–2016. 1 – Beaver settlements, 2 – Polistovo-Lovatskaya mire system, 3 – borders of Rdeysky reserve, 4 – ameliorative canals, 5 – lakes, 6 – rivers and streams.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Объём и полнота полученных данных за 2004–2016 гг. показаны в таблице 1.

В 2003–2016 гг. в районе исследований всего обнаружено 159 поселений. Из них на озёрах – 12, малых реках с минеральными берегами – 74, мелиоративных каналах – 51, болотных водотоках с торфяными берегами – 22. Размещение бобровых поселений в районе исследований показано на рис. 1.

Внутриболотные водотоки имеют торфяные берега, часто русло «перехвачено» мхом и функционирует как подмоховая «труба», есть

множество «окон» и сплавин. Русла зимой слабо замерзают или не замерзают вовсе. Здесь главный древесно-кустарниковый корм для бобров – берёза, характерно также массовое объедание коры сосен. Из травянистых кормов большую роль играют белокрыльник болотный [*Calla palustris* L.], вахта трёхлистная [*Menyanthes trifoliata* L.], кубышка жёлтая [*Nuphar lutea* (L.) Sm.], осоки [*Carex* ssp.], касатик ложноаирный [*Iris pseudacorus* L.], тростник южный [*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.], сибирский болотный [*Comarum palustre* L.].

Таблица 1. Количество проверенных и не проверенных поселений в районе исследований в 2004–2016 гг.

Table 1. Number of verified and not verified colonies in the study area in 2004–2016

Год Year	Всего проверено Total verified	Всего не проверено Total not verified	Проверено в заповеднике Verified in reserve	Не проверено в заповеднике Not verified in reserve
2004	50	—	29	—
2005	87	13	39	4 (9%)
2006	85	22	42	3 (7%)
2007	88	26	44	5 (10%)
2008	84	32	42	7 (17%)
2009	75	36	42	8 (16%)
2010	94	28	43	5 (10%)
2011	110	25	47	6 (11%)
2013	84	58	44	10 (19%)
2014	86	61	40	14 (26%)
2015	102	47	42	16 (28%)
2016	79	80	39	21 (35%)

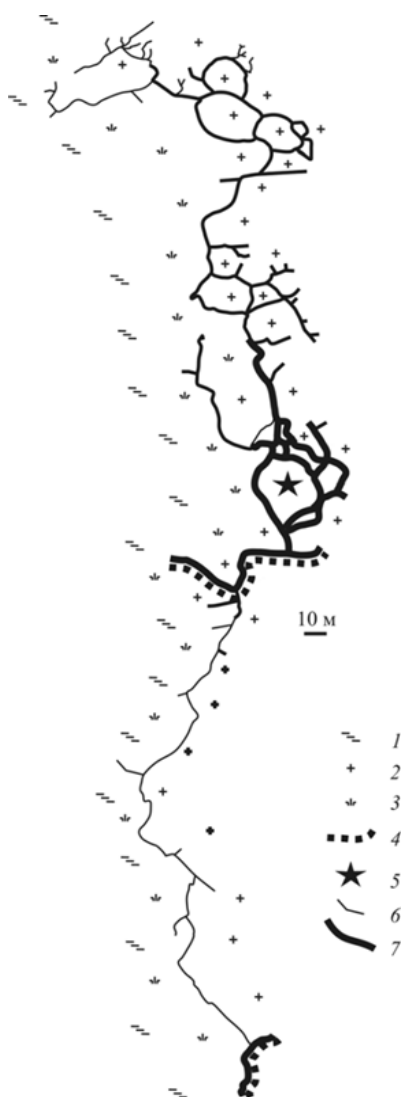


Рис. 2. Схема канальной сети поселения на краю болотного массива. 1 – верховое болото, 2 – чернольшаник, 3 – осочники, 4 – плотины, 5 – хатка, 6 – каналы, 7 – каналы шириной более 1 м.

Fig. 2. Scheme of the channel network of the settlement on the mire massif edge. 1 – raised bog, 2 – black alder, 3 – sedge, 4 – beaver dams, 5 – beaver lodge, 6 – canals, 7 – canals more than 1 m wide.

Плотины на внутриболотных водотоках небольшие, строятся из комков торфа и древесных остатков, поднимают воду не более чем на 30–40 см и быстро разрушаются. Обширные пруды образуются редко, а если и образуются, то существуют недолго. Чаще всего плотины сооружаются для сохранения воды в каналах, когда сама плотина является одним из берегов канала. На таких водотоках роющая деятельность бобров имеет большее значение, нежели сооружение плотин. Бобры перемещают огромные объемы грунта и торфа, расчищают и углубляют каналы, нагребая валики торфа вдоль каналов. Например, в одном из поселений на краю болота, на участке протяженностью 450 м, общая протяженность бобровых каналов составила 1440 м, а объем перемещенного торфа и грунта – 234 м³ (рис. 2).

Малые реки с минеральными берегами. Ненарушенных деятельностью человека малых рек, текущих в минеральных берегах, в районе исследований нет. Мелиорированные малые реки имеют спрямленное и углубленное русло и отличаются от каналов только наличием сохранившихся фрагментов поймы – остаточных водоёмов, стариц. Однако некоторые участки водотоков сохранили естественную структуру: чередование плёсов и перекатов, меандрирование. Прибрежные леса на таких участках подвергались рубкам, были расчищены под пастбища или сенокосы. Обитание без плотин невозможно, а строительство плотин быстро делает эти территории оптимальными местообитаниями для бобров.

Мелиоративные каналы – наиболее распространённые водные объекты в районе исследований. Даже на почти не затронутой мелиорацией территории Рдейского заповедника насчитывается 74 км каналов, тогда как на сопредельных территориях, особенно по краям

болотного массива, густота сети каналов очень высока (рис. 1). Это каналы лесной и сельскохозяйственной мелиорации разного возраста и разной степени разрушения. Условия обитания бобров самые разные – от оптимальных до пессимальных. Но в любом случае их обитание возможно только при сооружении плотин.

Внутриболотные озёра мало привлекательны для бобров. Древесных кормов здесь мало, по берегам растут чистые сосняки. Бобры селились на местах старых пожарищ, зарастающих березняками, или в истоках и устьях

рек и каналов. В таких местах берега суше и лучше условия для развития древесной растительности, а в руслах рек (каналов) имеются заросли макрофитов.

Большинство поселений расположены в полосе шириной 1–3 км по краю болота. В последние годы новые поселения были найдены на малых болотных озёрах, «окнах» подмоховых рек или же бобры повторно заселяли ранее заброшенные участки. Динамика численности бобров на территории собственно Рдейского заповедника показана на рис. 3.

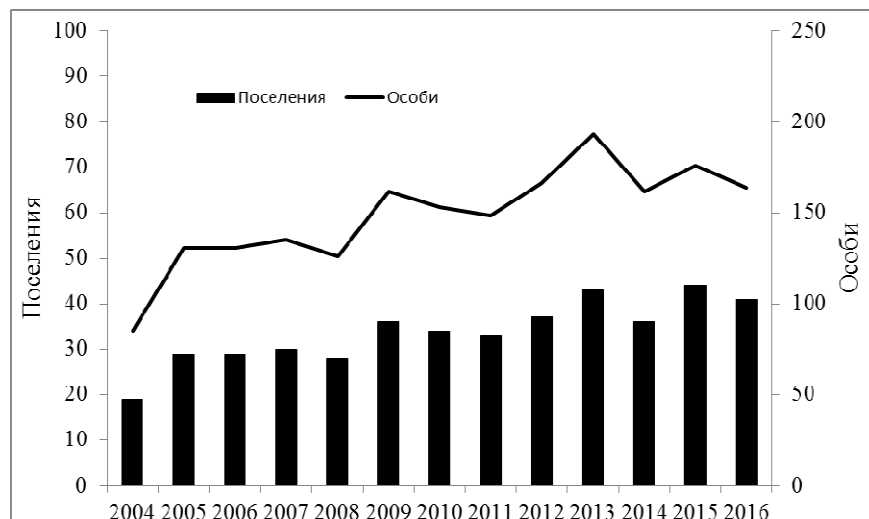


Рис. 3. Динамика численности бобров на территории Рдейского заповедника в 2004–2016 гг.

Fig. 3. The beaver number dynamics in the Rdeysky Reserve in 2004–2016.

Средняя продолжительность обитания бобров в одном поселении составила 5.44 ± 0.42 года ($n=95$). В 21 поселении бобры обитали непрерывно 10 и более лет. Средняя продолжительность отсутствия – 3.70 ± 0.46 года ($n=46$).

Бобровое население относительно стабильно. Расстояние до ближайшего соседа (как показатель плотности населения) за все годы наблюдений оставалось относительно стабильным. Ежегодно около 30% поселений – крупные, состоящие из 6–8 бобров (см. таблицу 2).

Таблица 2. Доля поселений (%) разного размера и плотность населения (\pm SD, м) в 2007, 2011 и 2014 гг.

Table 2. The proportion of colonies (%) of different sizes and population density (\pm SD, m) in 2007, 2011 and 2014

Поселения Colony size	Год / Year		
	2007	2011	2014
Крупные (6–8 бобров) Big (6–8 beaver)	36	34	24
Средние (3–5 бобров) Medium (3–5 beaver)	54	55	55
Слабые (1–2 бобра) Small (1–2 beaver)	10	11	21
Расстояние до ближайшего соседа, м Distance to nearest neighbor, m	1483 ± 762 ($n=55$)	1511 ± 938 ($n=62$)	1335 ± 763 ($n=54$)

В 89% поселений бобры жили в хатках, в 11% – в норах. Хатки часто большие и в одном поселении может быть до 5–6 хаток разного размера. Дефицит мест пригодных для сооружения хаток вынуждает бобров в течение многих лет использовать одни и те же хатки, постоянно их ремонтировать, в результате образуются жилища более 20 м в длину.

Плотины зарегистрированы в 89% поселений, в среднем 4.3–6.7 плотин на 1 км русла. Средняя длина плотины 23.4 м ($n=257$). Самые большие плотины и самые большие пруды найдены на границе болота и минеральной почвы. Несмотря на то, что часть плотин ежегодно разрушается паводками, постоянно строятся новые плотины и в результате, общее количе-

ство плотин на малых реках увеличивается. Например, за 2005–2015 гг. на р. Копейнице (12 км) было отмечено 85 плотин, из которых 28 за это время полностью разрушились, 11 – значительно разрушены, 5 – затоплены водами бобровых прудов и 41 плотина успешно накап-

ливала воду. За это же время на р. Горелке (11 км) было найдено 96 плотин, из которых 31 – полностью разрушилась, 18 – значительно разрушены, 2 – затоплены и 45 успешно накап-

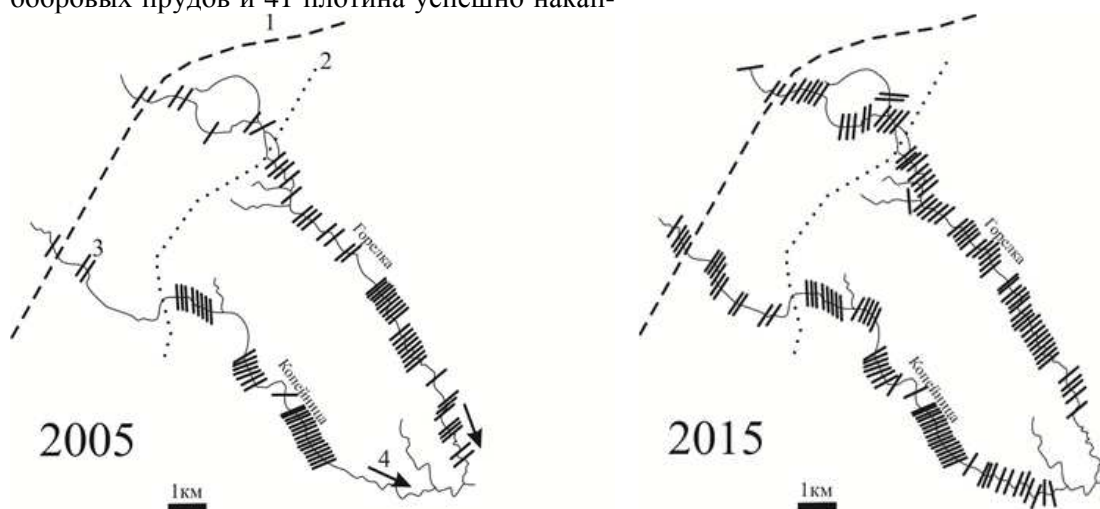


Рис. 4. Изменения количества и расположения бобровых плотин на реках Горелка и Копейница в 2005–2015 гг. 1 – граница заповедника, 2 – граница охранной зоны, 3 – бобровая плотина, 4 – направление течения.

Fig. 4. Changes of the number and location of beaver dams on the Gorelka and Kopeynica rivers in 2005–2015. 1 – boundary of the reserve, 2 – boundary of the buffer zone, 3 – beaver dam, 4 – flow direction.

Таблица 3. Результаты работы фотоловушек в 2016 г.

Table 3. Results of the camera trapwork in 2016

Поселение Colony	B14	B14/B16	B354	B120	B416	B413	B154	Всего Total
Марка фотоловушки / Camera Trap Mark	BNVC	BNVC	KG760	KG760	SG560	KG760	BNVC	
Режим / Mode	фото photo	фото photo	фото photo	фото+видео photo+video	фото photo	фото photo	фото photo	
Установлена / Installed	07.06.16	11.08.16	30.04.16	14.06.16	11.04.16	06.06.16	03.11.16	
Снята / Removed	29.11.16	11.11.16	06.05.16	09.08.16	06.06.16	09.06.16	26.01.17	
Отработано л/с Worked days	174	95	6	56	25	34	84	474
Всего снимков (роликов) / Total numbers of photo and video	1537	473	34	11/6	55	17	144	2271
Информативных / Informative	89	261	5	4/4	8	0	19	386
Бобр / Beaver	38	147	–	–	–	–	–	185
Лось / Moose	–	–	–	1	–	–	–	1
Кабан / Wildboar	–	–	–	3/4	–	–	–	3
Волк / Wolf	1	4	–	–	–	–	16	21
Рысь / Lynx	–	–	–	–	–	–	3	3
Медведь / Bear	38	–	–	–	–	–	–	38
Енотовидная собака / Raccoon dog	–	77	–	–	–	–	–	77
Норка американская / American mink	–	30	–	–	–	–	–	30
Утки / Ducks	12	–	5	–	8	–	–	25
Воробьиные птицы / Passeriformes	–	3	–	–	–	–	–	3

Примечание. BNVC – Bushnell Nature View Cam HD; KG760 – KeepGuard 760; SG560 – ScoutGuard 560.

Результаты использования фотоловушек для определения численности бобров в некоторых поселениях приведены в таблице 3.

B14 – фотоловушка была установлена на расстоянии 10–12 м от жилой бобровой хатки. Отработала дольше всех – 174 суток. Получены интересные снимки обследования волком бобровой хатки и 38 снимков охоты медведя на бобров. Необходимо отметить, что медведь не только раскапывал хатку, но и активно преследовал бобров в воде, пытался «глушить» их хлопая передними лапам по воде. Не добившись успеха вечером, медведь снова пришел к этой же хатке утром следующего дня и снова пытался добыть бобров, но не преуспел в этом. Бобры этого поселения проявляли большую осторожность и даже через несколько месяцев после нападения медведя выходили из хатки только в полной темноте, вследствие чего получены некачественные ночные снимки, по которым невозможно определить количество обитающих в хатке бобров.

B14/B16 – фотоловушка была установлена на маркировочной площадке, на границе

двух поселений. В результате получено много качественных фотографий бобров (см. таблицу 3). Но, учитывая, что маркировочные площадки на границах посещают бобры разных поселений [Завьялов, 2015 (Zavyalov, 2015)], полученные данные говорят скорее об интенсивности контактов бобров соседних поселений, нежели об их количестве.

B154 – фотоловушка была установлена напротив зимнего запаса корма в поселении на внутриводном водотоке. Несмотря на то, что она отработала 84 суток (с начала ноября по январь), ни одного снимка бобров не было сделано. Однако установлено, что в это время поселение регулярно обследовали крупные хищники – рысь и волк (см. таблицу 3).

Во всех остальных случаях (поселения B354, B120, B416, B413), продолжительность работы фотоловушек варьировала от 6 до 56 суток, при этом ни одного снимка с бобрами сделано не было. В это же время другие животные фиксировались регулярно, в том числе и такие небольшие и быстро перемещающиеся, как воробьиные птицы (см. таблицу 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Количество проверенных за год поселений заметно различалось по годам. Наименьшее количество проверенных поселений (50) было в 2004 г., наибольшее – 110 в 2001 г. Количество непроверенных поселений увеличивалось по мере увеличения изученности территории и увеличения общего числа поселений. Наибольшее число непроверенных поселений было в 2016 г. – 80 поселений. В процессе мониторинга бобрового населения района исследований больше внимания уделялось собственно территории Рдейского заповедника. Но и для заповедника доля ежегодно непроверенных поселений постепенно возрастала с 9% в 2005 г. до 35% в 2016. Для обширных заболоченных территорий, с их заметно изменяющейся погодой и сезонам года степенью обводнённости и доступности, ограниченным количеством времени, когда можно проводить учёт бобров, неустойчивостью снежного и ледового покровов, часто невозможно ежегодно обследовать все поселения. Первым на неприменимость существующих методов учёта бобров в поселениях с малым количеством древесно-кустарниковых кормов, большой долей макрофитов в питании и заболоченными берегами водоёмов обратил внимание В.А. Соловьев [1971 (Solov'yev, 1971)]. Он же отмечал, что оптимальные условия для учёта бобров в Тверской (Калининской) области образуются за неделю до ледостава и прекращаются после него [Соловьев, 1971 (Solov'yev, 1971)]. Таким обра-

зом, период, когда возможно проведение качественных учётов бобра составляет всего 1.5–2 недели. Отсюда, по мере увеличения общего количества поселений в районе исследований, неизбежно увеличивалась и доля ежегодно непроверенных.

Полученные данные показывают, что в районе исследований существует устойчивая популяция бобров. Плотность населения, выраженная через расстояние до ближайшего соседнего обитаемого жилища, оказалась относительно высокой по сравнению с имеющимися литературными данными (см. таблицу 4). Примечательно, что со временем она продолжала увеличиваться, а расстояние до ближайшего соседа сократилось (см. таблицу 2).

Доля крупных поселений, несмотря на то, что она снизилась с 36% в 2007 г. до 24% в 2014 г., но все же остается довольно высокой. Например, на северном пределе ареала бобра в Лапландском заповеднике крупных поселений не было вообще [Данилов и др., 2007 (Danilov et al., 2007)]; в Коми и на юге Карелии они составили 2.8–1.3% в Коми [Соловьев, 1991 (Solov'yev, 1991); Данилов и др., 2007 (Danilov et al., 2007)]; в Ленинградской и Вологодской областях – 13.5 и 21% в [Данилов и др., 2007 (Danilov et al., 2007); Гревцев, 1990 (Grevtsev, 1990)]; в Литве – 51% [Ulevicius, 1997]. Наличие крупных поселений характерно для бобровых популяций, численность в которых достигла или приближается к максималь-

ной ёмкости среды [Гревцев, 1990 (Grevtsev, 1990); Ulevicius, 1997; Müller-Schwarze, Schulte, 1999]. В районе исследований местная популяция соответствует максимальной емкости среды, что подтверждается не только стабильно

высокой долей крупных поселений, но и относительно стабильной динамикой численности бобров на территории заповедника с 2009 по 2016 гг. (рис. 3).

Таблица 4. Расстояние до ближайшего соседа в некоторых популяциях канадского и речного бобров

Table 4. Distance to the nearest neighbor in some populations of Canadian and Eurasian beavers

Регион, период наблюдений Region, period of observations	Расстояние, км (объём выборки) Distance, km (sample size)	Источник References
<i>Канадский бобр / Canadian beaver</i>		
Калифорния, США California, USA	1.2 (n=4)	Busher et al., 1983
Невада, США Nevada, USA	0.85 (n=4)	Busher et al., 1983
Массачусетс, США Massachusetts, USA	0.93 (n=31)	Busher et al., 1983
Ньюфаундленд, Канада Newfoundland, Canada	0.62 (n=13)	Bergerud, Miller, 1977
Аляска, США Alaska USA	1.59	Müller-Schwarze, Schulte, 1999
Аллегейни, Нью-Йорк, США Allegheny National Forest, New York, USA	2.62 (n=20)	Müller-Schwarze, Schulte, 1999
Фултон Кантри, Нью-Йорк, США Fulton County, New York, USA	1.93 (n=95)	Müller-Schwarze, Schulte, 1999
<i>Речной бобр / Eurasian beaver</i>		
р. Свекестаан, Швеция Sverkesta River, Sweden	2.10 (n=10)	Hartman, 1996
р. Тюдьма, Центрально-Лесной заповедник Tyud'ma River, Central Forest Reserve	1.20 (n=21)	Завьялов, 2015 (Zavyalov, 2015)
р. Таденка, Приокско-Террасный заповедник Tadenka River, Prioksko Terrasny Reserve	0.96 (n=11)	Завьялов, 2015 (Zavyalov, 2015)
р. Пушта, Мордовский заповедник Pushta River, Mordovia Reserve	3.03 (n=10)	Zavyalov et al., 2015

Средняя продолжительность обитания бобров в одном поселении в районе исследований составила 5.44 ± 0.42 года ($n=95$). Сравнение с данными по другим территориям дало следующую картину. На северной границе ареала, в Лапландском заповеднике, продолжительность существования поселений в среднем составляет 1.5–3 года [Катаев, Брагин, 1986 (Kataev, Bragin, 1986)]; в Карелии 5–8 лет [Данилов, 1975 (Danilov, 1975)], в Дарвинском заповеднике 3.2–5.6 года [Завьялов, 2015 (Zavyalov, 2015)]. На стадии депрессии численности бобров в Ильменском заповеднике в 1975–1983 гг. из 65 жилых поселений 46 были заселены только 1–3 года [Дворникова, 1987 (Dvornikova, 1987)]. На полуострове Прескотт (Массачусетс, США) за 30 лет образовалось 55 поселений, из которых 29 были заселены 5 и более лет, 26 – менее 5 [Howard, Larson, 1985]. В растущей популяции в Северной Альберте (Канада) некоторые поселения не заселялись повторно в течение 50 лет [Martell et al., 2006], а в Адирондаке (США) среднее время обитания составило 4.8 ± 0.34 года [Wright et al., 2004]. Но, на р. Таденке в Приокско-Террасном заповеднике, в

условиях сильного истощения древесно-кустарниковых и скудности травянистых кормов, бобры переселялись на новое место не только каждый год, но и иногда и несколько раз за год [Zavyalov et al., 2016]. Таким образом, среднее время обитания в одном поселении в районе исследований более 5 лет демонстрирует хорошие условия обитания бобров.

В районе исследований бобры отсутствовали в среднем 3.7 года. Этот период оказался меньше, чем на других территориях. Например, в Карелии повторное заселение ранее оставленных участков происходило через 9–10 лет [Данилов и др., 2007 (Danilov et al., 2007)]; в Дарвинском заповеднике – через 2.7–4.6 [Завьялов, 2015 (Zavyalov, 2015)], в Адирондаке (США) – через 4.79 [Wright et al., 2004]. Частое повторное заселение бобров в районе исследований указывает на постоянный приток мигрантов в верховья малых рек и на водоразделы. В этой связи определенный интерес представляют 21 поселение, в которых бобры обитали непрерывно 10 и более лет. Именно они составляют популяционное ядро, являясь поставщиками мигрантов для других территорий.

Строительная деятельность бобров в ПЛБС довольно интенсивна. Сравнение с литературными данными [Завьялов, 2015 (Zavyalov, 2015)] показывает, что и средний размер плотины приближается к ее максимальным значениям, и количество плотин на километр течения – относительно большое (4.3–6.7). Более того, как показали наблюдения на реках Горелка и Копейница, количество плотин, несмотря на их ежегодное разрушение, все же увеличивается. Аналогичная закономерность отмечена и для реки Таденки в Приокско-Террасном заповеднике [Zavyalov et al., 2016]. Таким образом, активное преобразование среды обитания в бобровых местообитаниях происходит непрерывно, количество бобровых сооружений продолжает увеличиваться даже на территориях, заселенных в течение десятилетий [Завьялов, 2015 (Zavyalov, 2015); Zavyalov et al., 2016].

Для болотных поселений наиболее заметной формой воздействия бобров на окружающую среду является не строительство плотин, а создание сети каналов (Шилов, 1952 (Shilov, 1952); Toretti, 2002; Николаев, 2006 (Nikolaev, 2006); Westbrook et al., 2017). Каналы, также как и плотины, бобры ежегодно расширяют и удлиняют. Например, картирование и прямые измерения каналов в двух бобровых поселениях показали, что только за один год в одном поселении длина каналов увеличилась на 10%, ширина на 21%, глубина – на 27 %; в другом поселении, соответственно, на 2.5, 6.7 и 8.3% (Abbott et al., 2013). Однако, прямые измерения канальной сети в условиях болотных систем трудозатратны и непродуктивны. В таких случаях, перспективным направлением представляется использование фотографий полученных с помощью беспилотных летательных аппаратов, позволяющих проводить мониторинг в быстроменяющихся условиях среды, не беспокоя животных и не нарушая растительный покров [Puttock et al., 2015].

Анализ использования фотоловушек для определения численности бобров в некоторых поселениях ПЛБС показал невысокую их эффективность. Это противоречит результатам

европейских исследований, в которых продемонстрирована высокая эффективность использования фотоловушек. Например, в Северной Баварии, с помощью 12 фотоловушек (были установлены над тропами на суше) удалось по рисунку хвоста установить наличие 29 разных бобров. В среднем, за 30 дней удалось выявить всех обитающих на данной территории животных [Schwaiger et al., 2012]. В Бельгии, при использовании 12 фотоловушек в 9 поселениях за период между 20 июля и 8 октября 2012 г. было получено всего 1991 видеоролика, из них роликов с бобрами 1043, записей других животных 395, пустых записей – 553. Обработка полученных роликов оказалась довольно трудоемкой и затратной по времени, поэтому исследователи попытались создать компьютерную программу для автоматической обработки полученного материала [Swinnen et al., 2014]. Необходимо отметить, что в обоих выше процитированных случаях фотоловушки применялись к бобрам, обитающим в условиях отсутствия крупных хищников. Ранее показано, что наличие крупных хищников может заметно повлиять на особенности поведения бобров, в частности на дальность их перемещения на суше [Завьялов, 2015 (Zavyalov, 2015)]. Предыдущие наблюдения [Завьялов, 2015 (Zavyalov, 2015)] и полученные с фотоловушек данные показывают, что бобры в ПЛБС находятся под непрерывным круглогодичным прессингом хищников, что могло оказать влияние на эффективность работы фотоловушек.

Использование дистанционных методов для анализа влияния деятельности бобров давно доказало свою эффективность [Дгебуадзе и др., 2012 (Dgebuadze et al., 2012)], однако использование только этих методов по-прежнему требует их верификации наземными исследованиями, и что более важно, совершенно не даёт никаких популяционных характеристик самих бобров [Henn et al., 2016]. Отсюда, дальнейшие перспективы исследования бобров, населяющих болота, потребуют синтеза как дистанционных, так и традиционных методов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Трудности, с которыми сталкивается исследователь бобрового населения на болотных массивах, состоят из особенностей самой территории и недостатков существующих методик. Всем известны трудности передвижения по естественным болотам, но вот трудностей преодоления болот, преобразованных деятельностью бобров, во много раз больше. Торфяные берега водных объектов не всегда выдерживают вес человека, а болотные водоёмы слишком

глубоки, чтобы преодолеть их в сапогах, и/или слишком малы, чтобы можно было проплыть по ним на лодке. К трудностям передвижения добавляется и необходимость охватывать учётами большую территорию, включающую и прилегающие к болотам биотопы.

Приведённые выше литературные данные показывают, что бобры могут обитать на болотах, но до сих пор не известно насколько стабильно это население. Например, в Воронеж-

ской области, на начальных звеньях гидрологической сети, плотность населения бобров может быть высокой, но может и смениться глубокой депрессией численности вследствие истощения кормов [Николаев, 1984 (Nikolaev, 1984)]. Отсюда сопредельные с болотами территории могут быть как поставщиками бобров – мигрантов, так и местами, куда «сбрасывается излишек» молодняка, расселяющего с болот. Поэтому, мониторинг бобрового населения и его средообразующей деятельности целесообразно проводить и в полосе шириной 3–4 км вокруг болотных массивов. Как показывают данные по Полистово-Ловатской болотной системе, именно в этой зоне находятся все крупные поселения, создающие ядро современной популяции.

Существующие методики учёта бобров также требуют их адаптации к работе на болотах. Учёт бобров подразумевает обход водоёмов по берегам или проплывание на лодке и регистрацию различных следов обитания [Лавров, 1952 (Lavrov, 1952); Борисов, 1986 (Borisov, 1986)]. В болотных массивах это зачастую невозможно. Оптимальным временем учётов считаются октябрь–ноябрь [Лавров, 1952 (Lavrov, 1952); Борисов, 1986 (Borisov, 1986)]. Но именно в это время, после осенних дождей, берега внутриболотных водоёмов становятся недоступными для учётника. Ситуацию осложняют как плохое промерзание болотных водоёмов, так и длительная задержка в переходе бобров с питания травянистыми кормами на древесно-кустарниковые. Поэтому приходится проводить учёты не в оптимальные сроки, а когда болото доступно. Отсюда – заведомая

неполноценность полученных сведений, поскольку некоторые поселения невозможно проверять ежегодно, ограниченность сведений о размерах поселений и наличии животных разных возрастных групп.

Поскольку основное жилище бобров в болотных массивах – хатка, то для долгосрочного мониторинга можно ограничиться простым их учётом и картированием (как жилых, так и нежилых). Ежегодный расчёт расстояния до ближайшего соседа будет удобным и объективным показателем плотности населения.

Тем не менее, все вышеперечисленные трудности вполне преодолимы. Опыт работы в Полистово-Ловатской болотной системе в 2003–2016 гг. позволил сформулировать следующие выводы.

1. В Полистово-Ловатской болотной системе и вокруг неё сформирована устойчивая бобровая популяция с относительно высокой плотностью населения. Бобры заселили все водоёмы района исследований, включая внутриболотные водотоки с торфяными берегами.

2. Строительная деятельность бобров интенсивна и выражается не только в сооружении плотин, но и многочисленных каналов. Изменения среды обитания происходят непрерывно.

3. Первый опыт использования фотоловушек для определения численности бобров в некоторых поселениях района исследований показал их относительно невысокую эффективность. Перспективным направлением в дальнейших исследованиях бобров, заселяющих болота, представляется синтез традиционных и дистанционных методов исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 15-04-06423).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев Ю.Н., Антонова З.Е., Лисицин К.С. и др. География и геология Новгородской области: Учебное пособие. Великий Новгород: Изд-во НовГУ им. Ярослава Мудрого, 2002. 308 с.
- Борисов Б.П. Методические указания по учёту речного бобра на больших территориях. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1986. 19 с.
- Бородин М.Н. Результаты и перспективы расселения речного бобра в бассейне реки Оки // Сборник материалов по результатам изучения млекопитающих в государственных заповедниках. М.: Изд-во Мин-ва сельского хоз-ва СССР, 1956. С. 95–136.
- Гревцев В.И. Итоги реакклиматизации и перспективы воспроизводства бобра в Вологодской области // Интенсификация воспроизводства ресурсов охотничьих животных. Киров, 1990. С. 206–219.
- Данилов П.И. Состояние резервата канадского бобра в Карельской АССР и его перспективы // Труды Воронежского гос. заповедника. Вып. 21. Т. 1. Воронеж: Центр.-Черноземн. кн. изд-во, 1975. С. 105–113.
- Данилов П.И., Каньшиев В.Я., Федоров Ф.В. Речные бобры Европейского севера России. М.: Наука, 2007. 199 с.
- Дворникова Н.П. Динамика популяций и биоценотическая роль речного бобра на Южном Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1987. 24 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Завьялов Н.А., Петросян В.Г. (ред.) Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. 150 с.
- Завьялов Н.А. Средообразующая деятельность бобра (*Castor fiber* L.) в европейской части России // Труды Государственного природного заповедника «Рдейский». Вып. 3. Великий Новгород, 2015. 320 с.

- Катаев Г.Д., Брагин А.Б. Речные бобры на северном пределе обитания // Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР. Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1986. С. 148–159.
- Лавров Л.С. Количественный учёт речного бобра методом выявления мощности поселения // Методы учёта численности и географического распространения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 148–155.
- Николаев А.Г. Формы сосуществования бобров и рациональное использование вида // Научные основы боброводства. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1984. С. 46–49.
- Николаев В.И. Закономерности динамики сообществ наземных позвоночных торфяных болот Центральной России и стратегия их сохранения: Дис. ... докт. биол. наук. М., 2006. 324 с.
- Соловьев В.А. Количественный учёт бобра методом измерений ширины следа резца на древесных погрызах // Учёные записки Рязанского гос. пед. ин-та. Зоология. Т. 105. Рязань, 1971. С. 110–125.
- Соловьев В.А. Речной бобр Европейского Северо-Востока. Л.: Изд-во ЛГУ, 1991. 208 с.
- Ставровский Д.Д. Классификация бобровых угодий Березинского заповедника // Заповедники Белоруссии. Вып. 2. Минск: Ураджай, 1978. С. 125–130.
- Толкачев В.И., Саутин В.И. Бобры в Белорусском Полесье. Минск: Университетское, 1988. 87 с.
- Шилов И.А. Влияние гидрологических и кормовых условий на различные типы поселений речного бобра // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. 1952. Т. 57, вып. 5. С. 12–20.
- Abbott M.J., Fultz B., Wilson J., Nicholson J., Black M., Thomas A., Kot A., Burrows M., Schafer B., Benson D.P. Beaver-dredged canals and their spatial relationship to beaver-cut stumps // Proceedings of the Indiana Academy of Sciences. 2013. Vol. 121, № 2. P. 91–96.
- Bergerud A.T., Miller D.R. Population dynamics of Newfoundland beaver // Canadian Journal of Zoology. 1977. Vol. 55, № 9. P. 1480–1492. DOI: 10.1139/z77-192
- Busher P.E., Warber R.J., Jenkins S.H. Population density, colony composition, and local movement in two Sierra Nevada beaver populations // J. Mamm. 1983. Vol. 64, № 2. P. 314–318.
- Hartman G. Habitat selection by European beaver (*Castor fiber*) colonizing a boreal landscape // J. Zool. Lond. 1996. Vol. 240, № 2. P. 317–325. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1996.tb05288.x
- Henn J.J., Anderson C.B., Martinez Pastur G. Landscape-level impact and habitat factors associated with invasive beaver distribution in Terra del Fuego // Biol. Invasions. 2016. Vol. 18, № 6. P. 1679–1688. DOI: 10.1007/s10530-016-1110-9
- Howard R., Larson J.S. A stream habitat classification system for beaver // J. Wildl. Managem. 1985. Vol. 49, № 1. P. 19–25.
- Martell K.A., Foot A.L., Cumming S.G. Riparian disturbance due to beaver (*Castor canadensis*) in Alberta's boreal mixedwood forests: implications for management // Ecoscience. 2006. Vol. 13, № 2. P. 164–171. DOI: 10.2980/11195-6860-13-2-164.1
- Morrison A., Westbrook C.J., Bedard-Haughn A. Distribution of Canadian Rocky Mountain wetland impacted by beaver // Wetlands. 2014. Vol. 35, is. 1. P. 95–104. DOI: 10.1007/s13157-014-0595-1
- Müller-Schwarze D., Schulte B.A. Behavioral and ecological characteristics of a “climax” population of beaver (*Castor canadensis*) // Beaver Protection, Management and Utilization in Europe and North America. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 1999. P. 161–177.
- Puttock A.K., Cunliffe A.M., Anderson K., Brazier R.E. Aerial photography collected with a multirotor drone reveals impact of Eurasian beaver reintroduction on ecosystem structure // J. Unnamed Veh. Syst. 2015. № 3. P. 123–130. DOI: 10.1139/juvs-2015-0005
- Rebertus A.J. Bogs as beaver habitat in North-Central Minnesota // The American Midland Naturalist. 1986. Vol. 116, № 2. P. 240–245.
- Schwaiger M., Schwemmer H., Schwab G. Using camera trapsto investigate beaver territory and family size // Book of Abstracts 6th Int. Beaver Symp. 17–20 September 2012, Ivanić-Grad, Croatia. Faculty of Forestry, University of Zagreb. 2012. P. 129.
- Swinnen K.R.R., Reijnders J., Breno M., Leirs H. A novel method to reduce time investment when processing videos from camera trap studies// PLoS ONE. 2014. Vol. 9, № 6. e98881. DOI: 10.1371/journal.pone.0098881
- Toretti L. Beaver engineering and zoogeomorphologicalalterations to large fen landscapes in northern Michigan and Minnesota. M.S. Thesis. Northern Michigan University, Marquette, MI, USA. 2002. 98 p.
- Ulevicius A. Beaver (*Castor fiber*) in Lithuania: formation and some ecological characteristics of the present population // Proceeding of the First European beaver symposium, Bratislava, Slovakia, September 15–19, 1997. Bratislava, 1997. P. 113–127.
- Westbrook C.J., Cooper D.J., Anderson C.B. Alteration of hydrogeomorphic processes by invasive beavers in southern South America // Science of the Total environment. 2017. Vol. 574. P. 183–190. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2016.09.045
- Wright J.P., Gurney W.S., Jones C.G. Patch dynamics in a landscape modified byecosystem engineers // Oikos. 2004. Vol. 105, № 2. P. 336–348.
- Zavyalov N.A., Albov S.A., Khlyap L.A. Mobility of settlements and elements of the biological signaling field of beavers (*Castor fiber*) in the basin of the Tadenka River (Prioksko-Terrasny Nature Reserve) // Biology Bulletin. 2016. Vol. 43, № 9. P. 1099–1109. DOI: 10.1134/S1062359016090107

Zavyalov N.A., Artaev O.N., Potapov S.K., Petrosyan V.G. Beavers (*Castor fiber*) of the Mordovskii Nature Reserve: population development history, current state, and prospects // Russian Journal of Biological Invasions. 2015. Vol. 6, № 3. P. 148–164. DOI: 10.1134/S2075111715030091

REFERENCES

- Abbott M.J., Fultz B., Wilson J., Nicholson J., Black M., Thomas A., Kot A., Burrows M., Schafer B., Benson D.P. 2013. Beaver-dredged canals and their spatial relationship to beaver-cut stumps // Proceedings of the Indiana Academy of Sciences. Vol. 121, № 2. P. 91–96.
- Andreev Yu.N., Antonova Z.E., Lisitsyn K.S. et al. 2002. Geografiya i geologiya Novgorodskoj oblasti: Uchebnoe posobie [Geography and geology of Novgorod Region: a tutorial]. Velikij Novgorod: Izd-vo NovGU im. Yaroslava Mudrogo. 308 s. [In Russian]
- Bergerud A.T., Miller D.R. 1977. Population dynamics of Newfoundland beaver // Canadian Journal of Zoology. Vol. 55, № 9. P. 1480–1492. DOI: 10.1139/z77-192
- Borisov B.P. 1986. Metodicheskie ukazaniya po uchyotu rechnogo bobra na bol'shikh territoriyakh [Methodical instructions for the accounting of the river beaver in large areas]. Moskva: TsNIL Glavokhoty RSFSR. 19 s. [In Russian]
- Borodina M.N. 1956. Rezul'taty i perspektivy rasseleniya rechnogo bobra v bassejne reki Oki [Results and prospects of the river beaver moving in the Oka river basin] // Sbornik materialov po rezul'tatam izucheniya mlekopitayuschikh v gosudarstvennykh zapovednikakh. Moskva: Izd-vo Min-va sel'skogo khozyastva SSSR. S. 95–136. [In Russian]
- Busher P.E., Warber R.J., Jenkins S.H. 1983. Population density, colony composition, and local movement in two Sierra Nevada beaver populations // J. Mamm. Vol. 64, № 2. P. 314–318.
- Danilov P.I. 1975. Sostoyaniye rezervata kanadskogo bobra v Karel'skoj ASSR i ego perspektivy [Status of the reserve of the Canadian beaver in the Karelian ASSR and its prospects] // Trudy Voronezhskogo gos. zapovednika Vyp. 21. T. 1. Voronezh: Tsentr.-Chernozemnoe izd-vo. S. 105–113. [In Russian]
- Danilov P.I., Kan'shiev V.Ya., Fedorov F.V. 2007. Rechnye bobry Evropejskogo severa Rossii [River beavers of the European North of Russia]. Moskva: Nauka. 199 s. [In Russian]
- Dgebuadze Yu.Yu., Zavyalov N.A., Petrosyan V.G. (eds.) 2012. Rechnoj bобр (*Castor fiber* L.) kak klyuchevoj vid ekosistemy maloj reki (na primere Prioksko-Terrasnogo gosudarstvennogo biosfernogo prirodnogo zapovednika) [River beaver (*Castor fiber* L.) as a key species of the small river ecosystem (on the example of the Prioksko-Terrasny state biosphere nature reserve)]. Moskva: Tov-vo nauchnykh izdanij KMK. 150 s. [In Russian]
- Dvornikova N.P. 1987. Dinamika populyatsij i biotsenoticheskaya rol' rechnogo bobra na Yuzhnom Urale [The dynamics of populations and the biocenotic role of the river beaver in the Southern Urals]. Avtoreferat dissertatsii na soiskanie uchyonoj stepeni kandidata biol. nauk. Sverdlovsk. 24 s. [In Russian]
- Grevtsev V.I. 1990. Itogi reakklimatizatsii i perspektivy vosproizvodstva bobra v Vologodskoj oblasti [Results of the re-acclimatization and prospects for the reproduction of the beaver in the Vologda Region] // Intensifikatsiya vosproizvodstva resursov okhotnich'ikh zhivotnykh. Kirov. S. 206–219. [In Russian]
- Hartman G. 1996. Habitat selection by European beaver (*Castor fiber*) colonizing a boreal landscape // J. Zool. Lond. Vol. 240, № 2. P. 317–325. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1996.tb05288.x
- Henn J.J., Anderson C.B., Martinez Pastur G. 2016. Landscape-level impact and habitat factors associated with invasive beaver distribution in Terra del Fuego // Biol. Invasions. Vol. 18, № 6. P. 1679–1688. DOI: 10.1007/s10530-016-1110-9
- Howard R., Larson J.S. 1985. A stream habitat classification system for beaver // J. Wildl. Managem. Vol. 49, № 1. P. 19–25.
- Kataev G.D., Bragin A.B. 1986. Rechnyye bobry na severnom predele obitaniya [River beavers on the northern limit of habitat] // Ekosistemy ekstremal'nykh uslovij sredy v zapovednikakh RSFSR. Sbornik nauch. trudov TsNIL Glavokhoty RSFSR. Moskva. S. 148–159. [In Russian]
- Lavrov L.S. 1952. Kolichestvennyj uchyot rechnogo bobra metodom vyavleniya moschnosti poseleniya [Quantitative accounting of the river beaver by revealing the capacity of the settlement] // Metody ucheta chislennosti i geograficheskogo rasprostraneniya nazemnykh pozvonochnykh. Moskva: Izd-vo AN SSSR. S. 148–155. [In Russian]
- Martell K.A., Foot A.L., Cumming S.G. 2006. Riparian disturbance due to beaver (*Castor canadensis*) in Alberta's boreal mixedwood forests: implications for management // Ecoscience. Vol. 13, № 2. P. 164–171. DOI: 10.2980/i1195-6860-13-2-164.1
- Morrison A., Westbrook C.J., Bedard-Haughn A. 2014. Distribution of Canadian Rocky Mountain wetland impacted by beaver // Wetlands. Vol. 35, is. 1. P. 95–104. DOI: 10.1007/s13157-014-0595-1
- Müller-Schwarze D., Schulte B.A. 1999. Behavioral and ecological characteristics of a “climax” population of beaver (*Castor canadensis*) // Beaver Protection, Management and Utilization in Europe and North America. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers. P. 161–177.
- Nikolaev A.G. 1984. Formy сосуществования бобров и рационального использования вида [Forms of coexistence of beavers and rational use of the species] // Научные основы боброводства. Воронеж: Изд-во ВГУ. S. 46–49. [In Russian]
- Nikolaev V.I. 2006. Zakonomernosti dinamiki soobshchestv nazemnykh pozvonochnykh torfyanykh bolot Tsentral'noj Rossii i strategiya ikh sokhraneniya [Regularities in the dynamics of terrestrial vertebrate peat bogs communities in Central Russia and the strategy for their conservation]. Dissertatsiya na soiskanie uchyonoj stepeni doktora biol. nauk. Moskva. 324 s. [In Russian]

- Puttock A.K., Cunliffe A.M., Anderson K., Brazier R.E. 2015. Aerial photography collected with a multicopter drone reveals impact of Eurasian beaver reintroduction on ecosystem structure // J. Unnamed Veh. Syst. № 3. P. 123–130. DOI: 10.1139/juvs-2015-0005
- Rebertus A.J. 1986. Bogs as beaver habitat in North-Central Minnesota // The American Midland Naturalist. Vol. 116, № 2. P. 240–245.
- Schwaiger M., Schwemmer H., Schwab G. 2012. Using camera trapsto investigate beaver territory and family size // Book of Abstracts 6th Int. Beaver Symp. 17–20 September 2012, Ivanić-Grad, Croatia. Faculty of Forestry, University of Zagreb. P. 129.
- Shilov I.A. 1952. Vliyanie gidrologicheskikh i kormovykh uslovij na razlichnye tipy poselenij rechnogo bobra [Influence of hydrological and fodder conditions on different types of settlements of the river beaver] // Bulletin' Moskovskogo obshchestva ispytatelej prirody. Otdel biologicheskij. Vol. 57, is. 5. S. 12–20. [In Russian]
- Solov'ev V.A. 1971. Kolichestvennyj uchyot bobra metodom izmereniy shiriny sleda reztsa na drevesnykh pogryzakh [Quantitative accounting of the beaver by the method of measuring the width of the incisal trace on wood pogots] // Uchyonye zapiski Ryazanskogo gos. ped. instituta. Zoologiya. Vol. 105. Ryazan. S. 110–125. [In Russian]
- Solov'ev V.A. 1991. Rechnoj bobra Yevropejskogo Severo-Vostoka [River beaver of the European North-East]. Leningrad: Izd-vo Leningradskogo universiteta. 208 s. [In Russian]
- Stavrovskiy D.D. 1978. Klassifikatsiya bobrovnykh ugodij Berezinskogo zapovednika [Classification of beaver lands of the Berezinsky Reserve] // Zapovedniki Belorussii. Vyp. 2. Minsk: Uradzhaj. S. 125–130. [In Russian]
- Swinnen K.R.R., Reijniers J., Breno M., Leirs H. 2014. A novel method to reduce time investment when processing videos from camera trap studies// PLoS ONE. Vol. 9, № 6. e98881. DOI: 10.1371/journal.pone.0098881
- Tolkachev V.I., Sautin V.I. 1987. Bobry v Belorusskom Poles'ye [Beavers in the Belarusian Polesie]. Minsk: Universitetskoe. 87 s. [In Russian]
- Toretti L. 2002. Beaver engineering and zoogeomorphologicalalterations to large fen landscapes in northern Michigan and Minnesota. M.S. Thesis. Northern Michigan University, Marquette, MI, USA. 98 p.
- Ulevicius A. 1997. Beaver (*Castor fiber*) in Lithuania: formation and some ecological characteristics of the present population // Proceeding of the First European beaver symposium, Bratislava, Slovakia, September 15–19, 1997. Bratislava. P. 113–127.
- Westbrook C.J., Cooper D.J., Anderson C.B. 2017. Alteration of hydrogeomorphic processes by invasive beavers in southern South America // Science of the Total environment. Vol. 574. P. 183–190. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2016.09.045
- Wright J.P., Gurney W.S., Jones C.G. 2004. Patch dynamics in a landscape modified byecosystem engineers // Oikos. Vol. 105, № 2. P. 336–348.
- Zavyalov N.A. 2015. Sredoobrazuyuschaya deyatel'nost' bobra (*Castor fiber* L.) v evropeyskoj chasti Rossii [The mediating activity of the beaver (*Castor fiber* L.) in the European part of Russia] // Trudy Gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Rdejskij". Vol. 3. Velikij Novgorod. 320 s. [In Russian]
- Zavyalov N.A., Albov S.A., Khlyap L.A. 2016. Mobility of settlements and elements of the biological signaling field of beavers (*Castor fiber*) in the basin of the Tadenka River (Prioksko-Terrasny Nature Reserve) // Biology Bulletin. Vol. 43, № 9. P. 1099–1109. DOI: 10.1134/S1062359016090107
- Zavyalov N.A., Artaev O.N., Potapov S.K., Petrosyan V.G. 2015. Beavers (*Castor fiber*) of the Mordovskii Nature Reserve: population development history, current state, and prospects // Russian Journal of Biological Invasions. Vol. 6, № 3. P. 148–164. DOI: 10.1134/S2075111715030091

PECULIARITIES OF ECOLOGY AND DIFFICULTIES IN STUDY OF BEAVERS IN MIRES

N. A. Zavyalov

State Nature Reserve "Rdeysky"

Kholm, 175271, Russia, e-mail: zavyalov_n@mail.ru

In recent years, the beavers successfully colonize mire massifs in the Old and New World. The aim of this report is to analyze the new data on the beaver population in the eastern part of the Polistovo-Lovatskaya mire system (Novgorod Region, NW Russia) and to discuss the tendencies in the beaver bionomics in specific habitats of watersheds and initial links of hydrographic networks, as well as the methodical difficulties of studying beavers in such habitats. A stable beaver population with a high population density has been formed in the Polistovo-Lovatskaya mire system and around it. The beavers inhabited all water bodies of the study area, including in-bog watercourses with peat banks. The construction activity of beavers is intense; they build not only dams, but also numerous canals. The habitat alteration occurs continuously. The first experience of using the photocamera traps to assess the number of beavers in some colonies of the study area showed their relatively low efficiency. This can be explained by a permanent press of large predators such as wolf and bear. A promising line in further research of beavers inhabiting mires is the synthesis of traditional and remote methods.

Keywords: Eurasian beaver, mire massif, monitoring, photocamera trap, ecosystem engineering

О ЗООПЛАНКТОНЕ НЕКОТОРЫХ БОЛОТНЫХ ВОДОЁМОВ ПИНЕЖСКОГО РАЙОНА АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

В. Л. Зайцева¹, О. В. Галанина^{2,3}, Д. А. Филиппов⁴

¹Государственный научно-исследовательский институт
озерного и речного рыбного хозяйства им. Л.С. Берга, Вологодское Отделение – филиал
160012 г. Вологда, ул. Левичева, д. 5, e-mail: zayseva_v@inbox.ru

²Санкт-Петербургский государственный университет
199034 г. Санкт-Петербург, Университетская набережная, д. 7-9

³Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН,
197376 г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2, e-mail: OGalanina@binran.ru

⁴Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: philippov_d@mail.ru

Исследования зоопланктона разнотипных водоёмов ряда болот Пинежского района Архангельской области в 2015 г. позволили обнаружить 42 вида (Rotifera – 22, Cladocera – 15, Copepoda – 8), из которых 28 приводятся впервые для района (Rotifera – 15, Cladocera – 8, Copepoda – 5). Количество видов в биотопах колебалось от 12 до 23. Исследуемые водоёмы характеризовались высоким таксономическим сходством зоопланктона ($I_{CS}=0.68$), за исключением межкочий ($I_{CS}=0.30$). Для сообществ топей, межкочий, озёрков характерно высокое видовое разнообразие и низкое доминирование видов ($H_N=3.4$, $C_N=0.13$), в отличие от мочажин ($H_N=2.7$, $C_N=0.21$). В болотных водоёмах наблюдались значительные колебания численности 451–1184 тыс.экз./м³ и биомассы 1.5–8.2 г/м³. Сообщества зоопланктона олиготрофных сфагновых мочажин и топей, обитающих в наиболее экстремальных условиях (уровень pH, количество свободной воды) сходны по низким показателям развития и таксономической структуре. Для гидробионтов евтрофных межкочий, отмечено низкое видовое сходство, а также высокие количественные значения. В каждом типе болотных водоёмов выявлены особые комплексы доминирующих видов, экологическая и трофическо-топическая структуры.

Ключевые слова: зоопланктон, болотные водоёмы, болота, Архангельская область.

ВВЕДЕНИЕ

Изучением зоопланктона болот Архангельской области, насколько нам известно, специально не занимались. Непосредственно на территории Пинежского района исследования зоопланктона велись в основном на карстовых озёрах Пинежского заповедника [Баянов, 1997, 2000 (Bayanov, 1997, 2000); Кузнецова, Баянов,

1999 (Kuznetsova, Bayanov, 1999) и др.]. Учитывая, что зоопланктон болот Пинежского района ранее не изучался, то мы поставили целью выявить состав, количественные показатели и экологическую структуру сообществ планктонных беспозвоночных нескольких типов болотных водоёмов.

Таблица 1. Характеристика пунктов сбора проб зоопланктона

Table 1. Sampling sites characteristic

Болото Mire	№	Болотный водоём, фитоценоз Mire water bodies, phytocoenosis	Координаты Coordinates	pH	t°C	ЕС (мкСм/см)
Первое	1.	пушицево-сфагновая мочажина	64°33'49.5" с.ш., 43°20'21.1" в.д.	3.8	17	67.7
	2.	хамедафно-шейхцерицево-сфагновая сильно обводнённая мочажина	64°33'45.0" с.ш., 43°20'41.0" в.д.	4.1	25	38.8
Низинное	3.	болотнотравяные межкочья	64°33'21.5" с.ш., 43°19'14.9" в.д.	5.8	14	52.2
Пятое	4.	дернистопухоносново-сфагновая мочажина	64°33'08.5" с.ш., 43°19'42.9" в.д.	4.3	19	37.1
Удебное	5.	шейхцерицево-сфагновая обводнённая мочажина	64°32'42.4" с.ш., 43°21'20.3" в.д.	4.2	18	35.6
	6.	болотное озерко	64°32'47.8" с.ш., 43°21'37.0" в.д.	3.9	16	20.7
Велболото	7.	носиковоосоково-шейхцерицево- сфагновая мочажина	64°36'38.0" с.ш., 43°15'09.8" в.д.	4.1	19	37.7
	8.	осоково-сфагновая проточная топь	64°36'29.1" с.ш., 43°14'16.0" в.д.	4.4	19	33.2
	9.	вахтово-шейхцерицево-сфагновая проточная топь	64°36'27.3" с.ш., 43°13'42.0" в.д.	4.0	15	46.1
Голубинское	10.	болотное озерко	64°34'50.5" с.ш., 43°18'24.5" в.д.	4.2	17	38.7

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые исследования выполнялись в августе 2015 г. О.В. Галаниной и Д.А. Филипповым на болотах Пинежского района Архангельской области по разработанной методике [Филиппов и др., 2017 (Philippov et al., 2017)]. На каждой пробной площади выполнялось геоботаническое описание, фотофиксация объекта, измерялся ряд физико-химических параметров болотных вод. Прежде всего, в каждом биотопе измеряли температуру, pH и электропроводность воды (см. таблицу 1) с использованием pH-метра/кондуктометра SG 23-SevenGo Duo.

Пробы отбирались в основных типах болотных водоёмов (озерки, мочажины, топи, межкочья) путём процеживания фиксированного объёма воды (5 л) через планктонную сеть Апштейна (размер ячеи 74 мкм) и фиксировались 4%-ным формалином.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ниже приведён список видов болотных водоёмов Пинежского района. Семейства и виды внутри семейств указаны в алфавитном порядке. Названия биотопов приведены в соответствии с таблицей 1 (№ 1–10), а те биотопы, где вид доминировал, обведены в рамку. Звёздочкой (*) обозначены виды, ранее приводившиеся для Пинежского района.

ROTIFERA

Bdelloiidae: *Bdelloida* sp. – [2], [4], 7, [8], 9, 10.

Brachionidae: **Keratella cochlearis* (Gosse, 1851) – 3; *K. paludosa* (Lucks, 1912) – 2; *K. serrulata curvicornis* Rylov, 1926 – 4.

Colurellidae: *Lepadella ovalis* (Muller, 1786) – 3.

Conochilidae: **Conochilus unicornis* Rousselet, 1892 – 1, 5, 7, 9.

Euchlanidae: *Euchlanis meneta* Myers, 1930 – 3.

Lecanidae: *Lecane scutata* (Harring and Myers, 1926) – [1], [2], 4, 5, 6, [7], [8], 9, 10; *L. stichaea* Harring, 1913 – 6, [8], 9; *L. unguolata* (Gosse, 1887) – 6.

Notommatidae: *Cephalodella gibba* (Ehrenberg, 1832) – [1], [2], 4, [7], [8], 10; *Monommata longiseta* (Muller, 1786) – [1], [2], 4, 5, [7]; *Notommata* sp. – [1], 2, [4], [8], 9, 10.

Synchaetidae: *Ploesoma* sp. – 8.

Testudinellidae: *Testudinella emarginula* (Stenroos, 1898) – 1, 6; *T. patina* (Hermann, 1783) – 3, 4.

Trichocercidae: *Trichocerca brachyura* (Gosse, 1851) – 10; *T. longiseta* (Schränk, 1802) – 5, [6], 9; *T. tenuior* (Gosse, 1886) – 5.

Trichotriidae: *Trichotria truncata* (Whitelegge, 1889) – 1, 2, 5, [9].

CLADOCERA

Acantholeberidae: **Acantholeberis curvirostris* (O.F. Muller, 1776) – [5], 6, 8, 9.

Chydoridae: *Alona guttata* Sars, 1862 – [1], 2, 4, [8]; *A. rectangula* Sars, 1862 – [5], [6], [9], [10]; *A. rustica* Scott, 1895 – 9; *Alonella excisa* (Fischer, 1854) –

Камеральная обработка проб выполнена В.Л. Зайцевой. Всего собрано и обработано 20 проб. Зоопланктон характеризовали по количественным показателям, по видовому составу, структуре доминирующего комплекса [к доминантам относили виды с относительной численностью более 5% (Rotifera), численностью и биомассой более 5% (Crustacea)]. При анализе полученных результатов рассчитывали стандартное отклонение, стандартную ошибку, коэффициент вариации показателей. Достоверность различий средних значений анализируемых характеристик оценивали по критерию Стьюдента ($\alpha=0.05$). При распределении видов по способу передвижения и способу питания использовали классификацию [Чуйков, 1981, 1995 (Chuykov, 1981, 1995)].

4; *A. exigua* (Lilljeborg, 1901) – 1, 9; *A. nana* (Baird, 1850) – [1], 4, 5, 6, 9; *Alonella* sp. – [6], 7; **Chydorus sphaericus* (O.F. Muller, 1785) – 1, 2, [3], 4, [5], [6], 7, [8], 9; *Scapholeberis microcephala* Sars, 1890 – 1, 3, 4, 5, 9, 10.

Eurycercidae: **Eurycercus lamellatus* (O.F. Muller, 1776) – 3.

Daphniidae: *Ceriodaphnia* cf. *dubia* Richard, 1894 – [3].

Macrothricidae: **Streblocerus serricaudatus* (Fischer, 1849) – 5, 6, [8], [10].

Polyphemidae: **Polyphemus pediculus* (Linnaeus, 1761) – 6, 9, [10].

COPEPODA

Cyclopidae: **Cyclops strenuus* Fischer, 1851 – 7, 9; *Cyclops* sp. – 3, 10; *Diacyclops bicuspidatus* (Claus, 1857) – 1, 2, 5, 6; *D. nanus* (Sars, 1863) – 3, 4, 6; *Ectocyclops phaleratus* (Koch, 1838) – 2, [7], 8, [9]; **Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851) – 1; *Paracyclops affinis* (Sars, 1863) – [1], 2, [3], [4], [5], 6, [7], 8, [9], [10]; *P. fimbriatus* s.l. – [3], [4], 5, 6, [7], [9], 10.

В исследуемых болотных водоёмах было зарегистрировано 42 вида и таксона надвидового ранга из 27 родов и 18 семейств (Rotifera – 20 видов и Crustacea – 22 (Cladocera – 14, Copepoda – 8)). Учитывая, что ранее гидробиологические работы проводились в основном на озёрах, то неудивительно, что значительная часть нашего списка (28 видов) приводится для фауны Пинежского района впервые. Из интересных находок стоит отметить довольно редкий ацидофильный вид *Alona rustica*, обнаруженный ранее также в болотных биотопах Калевальского района Карелии [Филимонова, Козлова, 1974 (Philimonova, Kozlova, 1974)].

Высокими показателями встречаемости (70% и более проб от их общего числа) отмече-

ны три вида зоопланктёров – *Lecane scutata*, *Chydorus sphaericus*, *Paracyclops affinis*.

Видовая структура исследуемых биотопов схожа с таковой в болотных водоёмах Вологодской области. Показатель видового сходства для сфагновых мочажин Шиченгского болотного массива составил 0.76 [Зайцева и др., 2016 (Zaytseva et al., 2016)], для проточных топей – 0.99, озёрков – 0.60. Индекс Чекановско-Съёренсена, рассчитанный для сфагновых мочажин Столупинского болота составил 0.61, для межкочий низинных болот – 0.26 [Зайцева, Филиппов, 2016 (Zaytseva, Philippov, 2016)], для средних по размеру вторичных озёрков олиготрофного болота Алексеевское-1 – 0.38 [Lobunicheva, Philippov, 2011].

Видовое богатство планктона на разных исследуемых болотных массивах варьирует. По 12 видов было найдено на болотах Голубинское и Низинное, а для болот Пятое, Первое, Удебное, Велболото – 15, 18, 21, 25 соответственно. Количество зафиксированных видов по биотопам варьирует от 11 до 19 (см. таблицу 2). Наибольшее богатство регистрировалось в сфагновых мочажинах (29 видов), наименьшее – в межкочьях (12). По 21 виду было обнаружено в болотных озёрках и травяно-сфагновых топях. При этом среднее число видов в единичной пробе было постоянно для всех биотопов (11 ± 1 , $CV=22\%$). Исследуемые водоёмы характеризовались высоким таксономическим сходством зоопланктона, за исключением межкочий. Так, величина индекса Чекановско-Съёренсена, рассчитанная для мочажин–топей, топей–озёрков, мочажин–озёрков составляла 0.72, 0.67, 0.64 соответственно, тогда как для межкочий этот показатель не превышал 0.30.

Сообщества зоопланктона топей, межкочий, озёрков характеризовались высоким видовым разнообразием и низким доминированием видов, что выражают рассчитанные по численности средние величины индекса Шеннона (3.4 ± 0.07) и Симпсона (0.13 ± 0.01). Для сообществ гидробионтов мочажин эти показатели были статистически достоверно ниже ($H_N=2.7 \pm 0.1$, $C_N=0.21 \pm 0.01$).

Величины численности и биомассы зоопланктёров исследуемых болот достоверно не различались, составляя в среднем 593 ± 0.1 тыс.экз./м³ и 2.58 ± 0.001 г/м³.

Для болотных озёрков средние величины численности и биомассы составляли 582 ± 272 тыс.экз./м³ и 4.5 ± 2.51 г/м³, а сообщества формируют характерные озёрные виды кладоцер, такие как *Chydorus sphaericus*, *Streblocerus serricaudatus*, *Polyphemus pediculus*. Численность и биомасса зоопланктона озёрков болот

Шиченгское и Алексеевское-1 были меньше (85.1 тыс.экз./м³ и 1.46 г/м³; 442 тыс.экз./м³ и 2.2 г/м³ соответственно), однако структура доминирующего комплекса всё же была схожа.

Средние значения численности и биомассы зоопланктона в сфагновых мочажинах составляли 561 ± 103 тыс.экз./м³, 1.6 ± 0.34 г/м³. В широкий комплекс доминантных видов входили в основном болотные ацидофильные, зарослевые виды (*Cephalodella gibba*, *Monommata longiseta*, *Acantholeberis curvirostris*, *Alona guttata*, *A. rectangula*, *Alonella nana*, *Chydorus sphaericus*, *Ectocyclops phaleratus*, *Paracyclops affinis*, *P. fimbriatus*). Зоопланктон сфагновых мочажин Шиченгского болота был схож по численности (540 тыс.экз./м³), биомассе (1.27 г/м³) и структурообразующему комплексу.

В травяно-сфагновых топях величины численности и биомассы составляли 451 ± 210 тыс.экз./м³, 1.5 ± 0.70 г/м³. Структуру сообщества составляли циклопы (*Ectocyclops phaleratus*, р. *Paracyclops*). Для проточных топей Шиченгского болота, количественные показатели были близки (381 тыс.экз./м³, 1.05 г/м³), комплекс доминант включал в себя, помимо копепод, также несколько болотных видов коловраток.

Достоверно высокие средние значения численности и биомассы были отмечены в межкочьях (1184 ± 5 тыс.экз./м³, 8.2 ± 0.46 г/м³ соответственно). К видам-доминантам относились виды с широкой экологической амплитудой (*Chydorus sphaericus*, *Ceriodaphnia* cf. *dubia*, *Paracyclops affinis*, *P. fimbriatus*). Количественные значения биомассы для сообществ зоопланктона межкочий Столупинского болота составляли 349 тыс.экз./м³ и 10.45 г/м³. Комплекс доминантных видов в обоих сравниваемых биотопах был типичным для озёр северных широт. Высокие показатели биомассы объясняет присутствие крупного рачка *Eurycercus lamellatus*.

Сообщества зоопланктона исследуемых биотопов имеют схожую экологическую структуру (см. таблицу 2). Большая часть встречаемых видов является фитофильными, прибрежными, ацидофильными, а наименьшую роль в гидробиоценозах играют эвритопные и типично планктонные организмы. Явных отличительных особенностей у отдельных типов болотных водоёмов не выявлено.

Общей чертой трофическо-топической структуры зоопланктоценозов (см. таблицу 2) является отсутствие в доминирующем комплексе облигатных хищников среди всех трёх групп зоопланктона (исключая озёрко болота Голубинского, где доминантным является *Poly-*

phemus pediculus). Основная роль в переносе энергии по трофической цепи принадлежит ползающе-плавающим ракообразным.

Для зоопланктона озерков характерно присутствие как эвритопных [ползающе-плавающих, вторичных фильтраторов (*Chydorus sphaericus*)], так и прибрежно-бентических форм [ползающих эврифагов (*Streblocerus sericaudatus*) и факультативных хищников (сем. Cyclopidae)].

Основу планктона мочажин составляли фитофильные (кладоцеры), прибрежно-бентические (копеподы) организмы, среди которых большинство ползают по субстрату, но

способны к плаванию и всасыванию (сем. Notommatidae), вторичной фильтрации (сем. Chydoridae), собирательству (сем. Cyclopidae).

В проточных топях большая часть организмов свободно плавает (в толще или часто у дна), передвигаясь по растительному субстрату и собирая различную пищу (*Alona rectangula*, сем. Cyclopidae).

Основу сообществ межкочий составляли эврибионт *Chydorus sphaericus* (вторичный фильтратор) и планктонный вид *Ceriodaphnia* cf. *dubia* (первичный фильтратор), а также прибрежно-бентические (плавающе-ползающие собиратели-эврифаги) виды рода *Paracyclops*.

Таблица 2. Распределение различных групп зоопланктона по болотным водоёмам болот Пинежского района

Table 2. Distribution of different zooplankton groups over mire water bodies of Pinega district

Группа Group	Болотные водоёмы / Mire water bodies									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>По таксономическому признаку</i>										
Rotifera	7	7	4	8	6	5	5	6	7	5
Cladocera	5	2	4	5	6	7	2	4	8	4
Copepoda	3	3	4	3	3	3	4	2	4	3
Общее число видов	15	12	16	16	15	15	11	12	19	12
<i>По местообитанию (число видов)</i>										
Эвритопные	2	2	2	2	1	1	2	2	3	–
Пелагические	1	–	2	–	2	1	1	1	2	–
Фитофильные	6	6	3	7	8	7	3	7	8	6
Прибрежные	4	4	4	3	5	4	5	3	6	5
Бентические	2	2	4	3	4	4	3	2	3	3
Болотные	4	3	2	4	5	6	1	4	6	3
<i>По способы передвижения и захвата пищи (все виды / доминанты+облигатные хищники)</i>										
Плавание/первичная фильтрация и вертикация	1/–	1/–	2/1	1/–	1/–	–/–	1/–	–/–	1/–	–/–
Плавание/фильтрация+захват	–/–	–/–	–/–	–/–	–/–	–/–	–/–	–/–	–/–	–/–
Плавание/захват	–/–	1/–	1/–	–/–	–/–	1/1	2/–	1/–	3/1	2/1
Плавание+ползание/фильтрация+всасывание	3/1	3/2	3/–	3/1	2/–	4/–	2/1	4/3	4/1	2/–
Ползание+плавание/всасывание+вторичная фильтрация	7/5	5/1	2/1	7/1	7/3	6/3	4/2	5/4	8/1	4/1
Ползание+плавание/собираение	3/1	2/1	3/2	3/2	4/1	4/–	3/3	2/1	3/3	3/2
Ползание+плавание/захват	–/–	–/–	–/–	–/–	–/–	–/–	–/–	–/–	–/–	–/–
Плавание+прикрепление к субстрату/первичная фильтрация	1/–	–/–	1/–	1/–	1/–	–/–	–/–	–/–	1/–	1/–

В целом, в олиготрофных мочажинах и топях, уровень значений pH и объём свободной воды способствуют формированию особых болотных ценозов гидробионтов. Количественные значения и видовая структура в них достаточно близки. Однако, для сообществ мочажин индексы видового разнообразия и доминирования статистически отличались (это свидетельствует о более «тяжёлых» условиях), а зоопланктоце-

нозы составляли ацидофильные зарослевые виды, способные усваивать мелкий детрит. В проточных топях структуру сообществ формировали в основном копеподы (способны потреблять как детрит, так и нападать на более мелкие организмы, а также на свою молодь). Сообщества гидробионтов вторичных озерков и евтрофных межкочий, за счёт наличия открытых участков воды, составляли лимнофильные ор-

ганизмы. В связи с низким уровнем минерального питания и кислой реакцией вод озёрков, в планктоценозы вошли лишь виды с широкой экологической амплитудой. Стоит заметить, что нами не встречены *Bosmina* spp., описываемые как доминантные для болотных озёр других регионов Северо-Запада России. В межкочьях, где реакция среды была ближе к нейтральной, формировались сообщества с высокими количественными показателями и типичными для озёр таёжной зоны видами.

Структура малых вторичных болотных водоёмов сильно отличается от описанных ра-

нее лимнофильных сообществ зоопланктона карстовых озёр Пинежского заповедника. Среди анализируемых объектов, наибольшим видовым сходством характеризовались сообщества мочажин, топей, озёрков (имеют самые специфические и «экстремальные» условия обитания), также высокое видовое сходство отмечено с биотопами болот Вологодской области. В целом, на сообщества зоопланктона наиболее сильно влияет кислотность среды и объём свободной (открытой от зарослей) воды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Гидробиологические исследования болот Архангельской области позволяют значительно расширить наши представления о видовом богатстве северных регионов. Благодаря исследованиям болот Пинежского района нам удалось впервые для области зафиксировать 50 видов гетеротрофных жгутиконосцев [Прокина и др., 2017 (Prokina et al., 2017)] и 28 видов планктон-

ных беспозвоночных. Разумеется, во многом данные новинки связаны лишь с недостаточной изученностью биоты в данной области, однако, нельзя не согласиться с тем, что в сильнозаболоченных северных областях болотные экосистемы обладают значительным потенциалом в плане биоразнообразия.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 13-05-00837а). Авторы благодарят Д.О. Садокова (ДГЗ, СПбГУ) за помощь в полевых исследованиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баянов Н.Г. Зоопланктон и бентос озёр заповедника // Структура и динамика природных компонентов Пинежского заповедника (северная тайга ЕТР, Архангельская область). Биоразнообразие и георазнообразие в карстовых областях. Архангельск, 2000. С. 113–127, 255–258.
- Баянов Н.Г. Зоопланктоценозы разнотипных карстовых озёр Пинежского заповедника и их использование в целях мониторинга: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1997. 18 с.
- Зайцева В.Л., Филиппов Д.А. О зоопланктоне Столупинского болота (Белозерский район, Вологодская область) // Вузовская наука – региону: Материалы XIV Всероссийской науч. конф. 25 февраля 2016 г. Вологда, 2016. С. 247–250.
- Зайцева В.Л., Филиппов Д.А., Лобуничева Е.В. Зоопланктон мочажин верховых болот центральной части Вологодской области // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биология. 2016. Вып. 2. С. 4–17. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.201
- Кузнецова М.А., Баянов Н.Г. Зоопланктоценозы высокоминерализованных карстовых озёр Пинежского заповедника (Архангельская область) // Вестник Нижегородского ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 1999. Вып. 1. С. 29–38.
- Прокина К.И., Мыльников А.П., Галанина О.В., Филиппов Д.А. Первые сведения о гетеротрофных жгутиконосцах болот Архангельской области // Зоол. журн. 2017. Т. 96, № 5. С. 499–510. DOI: 10.7868/S0044513417050099
- Филимонова З.И., Козлова Р.П. Биоценозы различных элементов гидрографической сети болот в Калевальском районе // Пути изучения и освоения болот Северо-Запада. Л.: Наука, 1974. С. 25–31.
- Филиппов Д.А., Прокин А.А., Пржиборо А.А. Методы и методики гидробиологического исследования болот: учебное пособие. Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та, 2017. 207 с.
- Чуйков Ю.С. Зоопланктон Северного Прикаспия и Северного Каспия в условиях изменения уровня моря и антропогенных воздействий: Дис. ... докт. биол. наук в форме науч. докл. СПб., 1995. 73 с.
- Чуйков Ю.С. Методы экологического анализа состава и структуры сообществ водных животных: Экологическая классификация беспозвоночных, встречающихся в планктоне пресных вод // Экология. 1981. № 3. С. 71–77.
- Lobunicheva E.V., Philippov D.A. Zooplankton in Hollow-Pools (Using Raised Bogs in Vologda Oblast, Russia, As an Example) // Inland Water Biology. 2011. Vol. 4, № 2. P. 173–178. DOI: 10.1134/S1995082911020313

REFERENCES

- Bayanov N.G. 1997. Zooplanktotsenozы raznotipnykh karstovykh ozyor Pinezhskogo zapovednika i ikh ispol'zovaniye v tsel'yakh monitoringa [Zooplanktocenoses of heterogeneous karst lakes of the Pinezhskiy Reserve and their use for

- monitoring purposes]. Avtoreferat dissertatsii na soiskanie uchenoj stepeni kandidata biol. nauk. Moskva. 18 s. [In Russian]
- Bayanov N.G. 2000. Zooplankton i bentos ozyor zapovednika [Zooplankton and benthos of Reserve lakes] // *Struktura i dinamika prirodnih komponentov Pinezhskogo zapovednika (severnaya tajga YETR, Arkhangel'skaya oblast')*. Bioraznoobraziye i georaznoobraziye v karstovykh oblastyakh. Arkhangel'sk. S. 113–127, 255–258. [In Russian]
- Chuykov Yu.S. 1981. Metody ekologicheskogo analiza sostava i struktury soobshchestv vodnykh zhivotnykh: Ekologicheskaya klassifikatsiya bespozvonochnykh, vstrechayushchikhsya v planktone presnykh vod [Methods for the ecological analysis of the composition and structure of aquatic animal communities: ecological classification of invertebrates occurring in freshwater plankton] // *Ekologiya*. 1981. № 3. S. 71–77. [In Russian]
- Chuykov Yu.S. 1995. Zooplankton Severnogo Prikaspiya i Severnogo Kaspiya v usloviyakh izmeneniya urovnya moray i antropogennykh vozdeystviy [Zooplankton of the Northern Pre-Caspian and the Northern Caspian in conditions of sea level changes and anthropogenic impacts]. Dissertatsiya na soiskanie uchenoj stepeni doktora biol. nauk v forme nauchnogo doklada. Sankt-Peterburg. 73 s. [In Russian]
- Kuznetsova M.A., Bayanov N.G. 1999. Zooplanktotsenozy vysokomineralizovannykh karstovykh ozyor Pinezhskogo zapovednika (Arkhangel'skaya oblast') [Zooplanktonocenoses of highly mineralized karst lakes of the Pinezhskiy Reserve (Arkhangel'sk Region)] // *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N.I. Lobachevskogo. Ser. Biologiya*. Vyp. 1. S. 29–38. [In Russian]
- Lobunicheva E.V., Philippov D.A. 2011. Zooplankton in Hollow-Pools (Using Raised Bogs in Vologda Oblast, Russia, As an Example) // *Inland Water Biology*. Vol. 4, № 2. P. 173–178. DOI: 10.1134/S1995082911020313
- Philimonova Z.I., Kozlova R.P. 1974. Biotsenozy razlichnykh elementov gidrograficheskoy seti bolot v Kaleval'skom rajone [Biocenoses of different elements of the hydrographic network of swamps in the Kalevala district] // *Puti izucheniya i osvoeniya bolot Severo-Zapada*. Leningrad: Nauka. S. 25–31. (In Russian)
- Philippov D.A., Prokin A.A., Przhiboro A.A. 2017. Metody i metodiki gidrobiologicheskogo issledovaniya bolot: uchebnoe posobie. [Methods and methodology of hydrobiological study of mires: tutorial]. Tyumen': Izd-vo Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. 207 s. [In Russian]
- Prokina K.I., Mylnikov A.P., Galanina O.V., Philippov D.A. 2017. Pervye svedeniya o geterotrofnykh zhgutikonostsakh bolot Arkhangel'skoi oblasti [First data on heterotrophic flagellates in the mires of Arkhangel'sk Oblast', Russia] // *Zoologicheskii Zhurnal*. Vol. 96, № 5. S. 499–510. DOI: 10.7868/S0044513417050099 [In Russian]
- Zaytseva V.L., Philippov D.A. 2016. O zooplanktone Stolupinskogo bolota (Belozerskij rajon, Vologodskaya oblast') [On zooplankton of Stolupinskoe mire (Belozersk District, Vologda Region)] // *Vuzovskaya nauka – regionu: Materialy XIV Vserossiyskoj nauch. konf. 25 fevralya 2016 g.* Vologda. S. 247–250. [In Russian]
- Zaytseva V.L., Philippov D.A., Lobunicheva E.V. 2016. Zooplankton mochazhin verkhovykh bolot tsentral'noj chasti Vologodskoj oblasti [Zooplankton of raised bogs hollows in the central part of the Vologda Region] // *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Ser. 3. Biologiya*. Is. 2. S. 4–17. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.201 [In Russian]

ON THE ZOOPLANKTON OF SOME MIRE WATER BODIES OF PINEGA DISTRICT, ARKHANGELSK REGION, RUSSIA

V. L. Zaytseva¹, O. V. Galanina^{2,3}, D. A. Philippov⁴

¹*Vologda Department, L.S. Berg State Research Institute on Lake and River Fisheries
Vologda, 160012, Russia, e-mail: zayceva_v@inbox.ru*

²*Saint-Petersburg State University
Saint Petersburg, 199034, Russia*

³*Komarov Botanical Institute Russian Academy of Sciences
Saint Petersburg, 197376, Russia, e-mail: OGalanina@binran.ru*

⁴*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences
Borok, 152742, Russia, e-mail: philippov_d@mail.ru*

Studies of zooplankton in different-type mire water bodies of Pinega district, Arkhangel'sk Region, conducted in 2015, have revealed 42 species (Rotifera – 22, Cladocera – 15, Copepoda – 8), 28 of which are listed for the district for the first time (Rotifera – 15, Cladocera – 8, Copepoda – 5). The number of species in the study habitats varied from 12 to 23. The water bodies under study are characterized by high taxonomic similarity of zooplankton ($I_{CS}=0.68$), except for the sites between the hummocks ($I_{CS}=0.30$). The communities in lags or mire margins, in sites between the hummocks, and in hollow pools had high species diversity and low species dominance ($H_N=3.4$, $C_N=0.13$), in contrast to the hollows ($H_N=2.7$, $C_N=0.21$). Significant fluctuations in the abundance (451–1184 thousand ind./m³) and biomass (1.5–8.2 g/m³) were observed in the mire water bodies. The zooplankton communities in oligotrophic *Sphagnum* hollows and lags are similar to each other in the taxonomic structure and low abundance and biomass values, due to extreme conditions (low pH values, lack of open water). The zooplankton communities in eutrophic sites between the hummocks are characterized by low taxonomic similarity and high abundance values. Each type of mire water bodies was characterized by a certain dominant species, ecological and trophic-topic structures.

Keywords: zooplankton, mire water bodies, mire, Arkhangel'sk Region

ВЛИЯНИЕ ПОЖАРОВ НА СОСТАВ НАСЕЛЕНИЯ ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ СФАГНОВОГО БОЛОТА В ЛЕСОСТЕПИ

В. Б. Колесников

*Воронежский государственный педагогический университет
394043 г. Воронеж, ул. Ленина, д. 86, e-mail: jukoman@yandex.ru*

Работа посвящена исследованию изменений таксономического состава комплекса панцирных клещей переходного сфагнового болота, вызванных влиянием пожаров. Изучено болото Клюквенное-1, расположенное на территории Новоусманского района Воронежской области. Исследовано население орибатид до пожаров 2010 г. и степень его восстановления спустя 5–6 лет после них. Приводится список из 43 собранных видов, включающий 17 – новых для фауны Воронежской области. Отмечается кардинальная смена таксономического состава орибатид, вызванная пожарами и последовавшими за ними преобразованиями изучаемой территории. Отмечено заметное сокращение видового богатства орибатид, исчезновение специализированных видов и замена их эвритопными представителями. Обращает на себя внимание длительность протекания восстановительных процессов нарушенной фауны сфагнового болота.

Ключевые слова: панцирные клещи, фауна болот, пожары, сукцессии, Усманский бор.

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что видовой состав, обилие и популяционная структура панцирных клещей тесно коррелирует с изменениями сукцессионного и антропогенного порядка, что делает эту группу беспозвоночных – важный компонент любой почвенной системы, удобным объектом для биоиндикации среды, в том числе для отслеживания сукцессионных процессов, вызванных пожарами. Влиянию пожаров на комплекс панцирных клещей посвящено несколько работ

[Смелянский, Любечанский, 2008 (Smelansky, Lubechansky, 2008); Зайцев, 2011 (Zaytsev, 2011)], однако, подобное влияние на весьма уязвимые к подобным экологическим факторам болотные комплексы орибатид ещё изучено весьма слабо.

Цель настоящей работы состояла в анализе состава и структуры орибатиδοфауны сфагновых болот под влиянием пожаров.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве модельного объекта нами было выбрано сфагновое болото «Клюквенное-1», расположенное на территории биологического учебно-научного центра ВГУ «Веневитиново» в Усманском бору (Новоусманский район Воронежской области), которое является памятником природы областного значения. Территория Усманского бора с комплексом разнотипных водных объектов, является уникальной для лесостепи [Хлызова и др., 2007 (Khlyzova et al., 2007)]. Это объясняет наблюдаемое здесь высокое разнообразие беспозвоночных животных [Силина, Прокин, 2002 (Silina, Prokin, 2002); Прокин, 2005, 2013 (Prokin, 2005, 2013); Прокин, Силина, 2008 (Prokin, Silina, 2008); Простаков, Прокин, 2016 (Prostakov, Prokin, 2016)].

Видовой состав панцирных клещей данной территории до сих пор детально не описан, опубликованы лишь некоторые отрывочные сведения [Колычева, 1992 (Kolycheva, 1992); Прокин, Силина, 2007 (Prokin, Silina, 2007)]. В 2008–2009 гг. В.Ю. Юдиным была предпринята попытка изучения орибатиδοфауны территории биологического учебно-научного центра ВГУ «Веневитиново» [Юдин, Голуб, 2011 (Yudin, Golub, 2011)]. В результате было собрано и определено 75 видов панцирных клещей, относя-

щихся к 34 семействам. Стоит отметить, что большая часть приведённых видов – лесные или собранные по берегам водных объектов. В указанной работе установлен неоднородный характер фаунистического комплекса панцирных клещей территории биологического учебно-научного центра ВГУ «Веневитиново», и его уникальность по отношению к другим почвенным экосистемам Воронежской области. Более того, В.Ю. Юдиным в мае–июле 2010 г. был продолжен сбор материала, который с тех пор оставался неопубликованным. Эти сборы были переданы нам для определения и дальнейшего исследования, за что мы выражаем благодарность В.Ю. Юдину.

В августе 2010 г. территория биологического учебно-научного центра ВГУ «Веневитиново» оказалась в зоне сильных лесных пожаров и последовавших за этим лесных рубок, что привело к значительному изменению уровня грунтовых вод и, соответственно, изменению режима водных объектов данной территории. В тоже время уровень воды в наиболее глубокой котловине болота «Клюквенное-1» значительно увеличился, что привело к подтоплению и заболачиванию примыкающих к нему небольших западин, формированию на самом болоте раз-

витой гидросети, увеличению обилия тростника (*Phragmites australis* [Простаков, Прокин, 2016 (Prostakov, Prokin, 2016); Филиппов, Прокин, 2017 (Philippov, Prokin, 2017)]).

Исследован материал, собранный В.Ю. Юдиным в мае–июле 2010 г. совместно с авторскими сборами, проводившимися в 2015–2016 гг. в мае–июне в тех же пунктах: 51°48'43.0" с.ш., 39°23'31.8" в.д.; 51°48'44.8" с.ш., 39°23'32.5" в.д.; 51°48'44.5" с.ш., 39°23'30.5" в.д.; 51°48'44.0" с.ш., 39°23'27.2" в.д.; 51°48'42.7" с.ш., 39°23'25.3" в.д.; 51°48'45.4" с.ш., 39°23'26.7" в.д.; 51°48'42.4" с.ш., 39°23'30.4" в.д.

Для отбора использовалась методика, описанная в работе [Юдин, Голуб, 2011 (Yudin, Golub, 2011)]. Это сделано с целью обеспечения сравнимости полученных нами результатов с предшествующими. В качестве субстрата для

электриворота оибатид использовался сфагнум (*Sphagnum* spp.) и верхний слой оёса из болотных кочек. В 2015–2016 гг. также отбирался верхний слой почвы с тех же участков, которые не были покрыты водой. Для отбора проб использовалась металлическая рамка объемом 125 см³. Выгонка клещей осуществлялась в термоэлектрорах Берлезе-Тулльгрена. Всего собрано 418 особей оибатид.

Собранные материалы просветлялись в концентрированном растворе молочной кислоты. Идентификация видов проводилась в основном по «Определитель обитающих в почве клещей» [Гиляров, 1975 (Gilyarov, 1975)], «Die Tierwelt Deutschlands. Hornmilben» [Weigmann, 2006] и отдельным описаниям и ревизиям разных систематических таксонов. Систематика оибатид приведена по системам [Balogh J., Balogh P., 1992a, 1992b; Subias, 2014].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В сборах 2010 г. с болота «Клюквенное-1» оказалось 41 видов панцирных клещей из 22 семейств, а в 2015–2016 гг. выявлено лишь 11 видов оибатид из 9 семейств (см. таблицу).

После пожара 2010 г. наблюдается резкое снижение видового разнообразия населения панцирных клещей сфагнового болота, даже несмотря на некоторые этапы сукцессионных изменений в растительном покрове за 5–6 лет.

Прежде всего, стоит отметить, что видовой комплекс оибатид приобрел достаточно типичную структуру для возрождающейся экосистемы. Это хорошо заметно по доминированию таких видов, как *Oppiella nova*, *Schelorbates laevigatus* и *Pergalumna nervosa*, являющиеся крайне не специфичными космополитными видами, населяющими практически любые почвенные комплексы. Их нахождение в сборах до пожаров не вызывает удивления, однако явное доминирование как правило отмечается в нарушенных экосистемах, таких как пахотные участки и пожарища [Колесников, 2010 (Kolesnikov, 2010)].

Доминирование типичного влаголюбивого вида *Zetomimus furcatus*, способного передвигаться по поверхности воды, характерно, прежде всего, для открытых водоёмов с густыми зарослями или заливных участков. До пожара 2010 г. этот вид не отмечался на болоте. Исчезновение других влаголюбивых видов, таких как *Heterozetes palustris*, *Hydrozetes lacustris*, *H. lemnae* и *Limnozetes lustrum* и активное расселение *Zetomimus furcatus* свидетельствует о серьёзных изменениях в экосистеме.

В материалах 2010 г. отмечается обилие клещей из подотрядов Holosomata, Enarthronota, Mixonomata (инфотряд Euptictima), в то время,

как в сборах после пожара регистрируются исключительно сильно хитинизированные высшие оибатиды подотряда Brachypylina. Но и среди них заметно снизилось разнообразие.

Во многом пожары оказались катастрофическое влияние не только на само болото, но и на прилегающий лесной комплекс, который несомненно, оказывал серьёзное влияние на формирование комплекса оибатид примыкающих к болоту территорий. Так, в поздних сборах исчезли семейства Damaeidae, Carabodidae, Phenopelopidae, Oribatellidae, Metrioppiidae, Hermanniellidae. В это же время значительно снизилось разнообразие семейств Galumnidae, Oppiidae, Achipteridae, Ceratozetidae, Oribatulidae. Семейство Galumnidae в сборах 2015–2016 гг. представлено одним видом – *Pergalumna nervosa*, в то время как в сборах 2010 г. было отмечено 6 видов, относящихся к 4 родам. В частности после пожара не обнаружены виды *Pergalumna willmany* и *P. obvia*.

Особо стоит отметить тот факт, что в сборах до пожара обнаружено 17 видов панцирных клещей, ранее не указывавшихся для территории Воронежской области и Центрального Черноземья России в целом. Эти виды имеют голарктическое или палеарктическое распространение, и обычны в болотах бореальных лесов. Их находки свидетельствуют об очень слабой изученности болотной фауны оибатид региона. С другой стороны, в сборах 2015–2016 гг. ни одного нового для области вида не зарегистрировано [Колесников, 2013 (Kolesnikov, 2013)], что говорит об отсутствии специфических видов-пирофитов среди оибатид исследуемой территории.

Наши результаты свидетельствует о том, что сукцессионные процессы, протекающие в населении орибатид сфагновых сообществ по-

Видовой состав фауны орибатид болота «Клюквенное-1»

Species composition of the fauna of the oribatid mites of mire “Klyukvennoe-1”

сле пожара, до сих пор находятся на начальных этапах, когда доминируют неспецифические 2–3 вида, при крайне низком видовом богатстве.

Виды Species	Годы сбора материала Years of collecting		
	2010	2015	2016
<i>Hypochthonius rufulus</i> Koch, 1835	+	–	–
<i>Hoplophthiracarus illinoisensis</i> (Ewing, 1909)	+	–	–
* <i>Phthiracarus lentulus</i> (Koch, 1841)	+	–	–
<i>Heminothrus (Platynothrus) peltifer</i> (Koch, 1839)	+	–	–
* <i>Tyrphonothrus angulatus grandis</i> (Hammen, 1952)	+	–	–
* <i>Nanhermannia dorsalis</i> (Banks, 1896)	+	–	–
<i>Hermanniella septentrionalis</i> Berlese, 1910	+	+	+
<i>Damaeus (Spatiodamaeus) boreus</i> Bulanova-Zachvatkina, 1957	+	–	–
* <i>Limnozetes lustrum</i> Behan-Pelletier, 1989	+	–	–
<i>Hydrozetes lacustris</i> (Michael, 1882)	+	–	–
<i>Hydrozetes lemnae</i> (Coggi, 1897)	+	–	–
<i>Carabodes coriaceus</i> Koch, 1835	+	–	–
<i>Carabodes subarcticus</i> Trägårdh, 1902	+	–	–
* <i>Rhinoppia hygrophila</i> (Mahunka, 1987)	+	–	–
<i>Oppiella nova</i> (Oudemans, 1902)	+	+	+
* <i>Moritzoppia (Moritzoppiella) neerlandica</i> (Oudemans, 1900)	+	–	–
<i>Moritzoppia unicarinata</i> (Paoli, 1908)	+	–	–
* <i>Gustavia microcephala</i> (Nicolet, 1855)	+	–	–
* <i>Liacarus coracinus</i> (Koch, 1841)	+	+	–
<i>Scheloribates laevigatus</i> (Koch, 1835)	+	+	+
<i>Eupelops tardus</i> (Koch, 1835)	+	–	–
* <i>Anachipteria deficiens</i> Grandjean, 1932	+	–	–
<i>Achipteria nitens</i> (Nicolet, 1855)	+	–	+
* <i>Achipteria quadridentata</i> (Willmann, 1951)	+	–	–
* <i>Campachipteria fanzagoi</i> (Jacot, 1929)	+	–	–
<i>Acrogalumna longipluma</i> (Berlese, 1904)	+	–	–
* <i>Galumna dimorpha</i> Krivolutskaja, 1952	+	–	–
* <i>Pergalumna obvia</i> (Berlese, 1914)	+	–	–
<i>Pergalumna nervosa</i> (Berlese, 1914)	+	+	+
* <i>Pergalumna myrmophila</i> (Berlese, 1914)	+	–	–
* <i>Pilogalumna tenuiclava</i> (Berlese, 1908)	+	–	–
<i>Pergalumna willmanni</i> (Zachvatkin, 1953)	+	–	–
<i>Ceratozetes macromediocris</i> Shaldybina, 1970	+	+	+
<i>Ceratozetes mediocris</i> Berlese, 1908	+	–	–
<i>Ceratozetella sellnicki</i> (Rajski, 1958)	+	+	+
* <i>Diapterobates rostralis</i> Shaldybina, 1971	+	–	–
* <i>Heterozetes palustris</i> (Willmann, 1917)	+	–	–
<i>Zetomimus furcatus</i> (Warburton y Pearce, 1905)	–	+	+
<i>Punctoribates (Semipunctoribates) zachvatkini</i> Shaldybina, 1969	+	+	–
<i>Oribatella reticulata</i> Berlese, 1916	+	–	–
<i>Ophidiotrichus tectus</i> (Michael, 1884)	+	–	–
<i>Phauloppia rauschenensis</i> (Sellnick, 1908)	+	–	–
<i>Atropacarus striculus</i> (Koch, 1835)	–	+	+

Примечание. Звёздочкой (*) отмечены новые для фауны Воронежской области виды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, можно с уверенностью говорить о значительных изменениях в фаунистическом комплексе панцирных клещей сфагнового болота под влиянием пожаров. За прошедшее время население орибатид не восста-

новило исходный уровень своего таксономического богатства. На современном этапе в сообществах доминируют эвритопные виды, видовое богатство низкое, с высокой степенью доминирования отдалённых видов, что наблюдает-

ся в таксоценозах других групп живых организмов макро- и микрофауны [Gongalsky, Persson, 2013; Курьина, Климова, 2016 (Kurina, Klimova, 2016)].

В Воронежской области сфагновые болота являются экстразональными реликтовыми

экосистемами. Их повреждение пожарами, с одной стороны, может привести к потере уникальных фаунистических комплексов, а, с другой, возникают возможности для внедрения в биоценозы новых видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гиляров М.С. (ред.) Определитель обитающих в почве клещей. Sarcotiformes. М.: Наука, 1975. 488 с.
- Зайцев А.С. Пути восстановления сообществ панцирных клещей после лесных пожаров // Проблемы почвенной зоологии. Материалы XVI всерос. совещ. по почвенной зоологии. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2011. С. 34–36.
- Колесников В.Б. Обзор фауны панцирных клещей Воронежской области // Известия ВГПУ. 2013. Т. 260, № 1. С. 251–257.
- Колесников В.Б. Панцирные клещи (Oribatida) как биоиндикаторы состояния пахотных земель // Вестник защиты растений. 2010. Вып. 4. С. 56–60.
- Колычева Р.В. К фауне панцирных клещей Усманского бора // Состояние и проблемы экосистем Усманского бора. Воронеж, 1992. С. 58–62.
- Курьина И.В., Климова Н.В. Сообщества раковинных амёб (Rhizopoda, Testaceafilosea, Testacealobosea) в болотных местообитаниях после воздействия пожаров (юг Западной Сибири) // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2016. № 3(35). С. 161–181. DOI: 10.17223/19988591/35/10
- Прокин А.А. Редкие и нуждающиеся в охране водные макробеспозвоночные юго-западной части Усманского бора // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи: Тр. биол. учеб.-науч. центра «Веневитиново» Воронеж. гос. ун-та. Вып. 27. Воронеж, 2013. С. 91–106.
- Прокин А.А. Состав и структура сообществ водных макробеспозвоночных террасных и водораздельных болот среднерусской лесостепи: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2005. 24 с.
- Прокин А.А., Силина А.Е. К изучению макрозоофитоса болот среднерусской лесостепи // Актуальные вопросы изучения микро-, мейзообентоса и фауны зарослей пресноводных водоёмов: Тематические лекции и материалы I Междунар. шк.-конф., Россия, Борок, 2–7 октября. Н. Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 244–249.
- Простаков Н.И., Прокин А.А. Редчайшие гидробионты и околотовные позвоночные животные водоёмов биологического учебно-научного центра «Веневитиново» и его окрестностей // Вестник ВГУ. Сер.: Химия. Биология. Фармация. 2016. № 1. С. 112–118.
- Силина А.Е., Прокин А.А. Донная макрофауна болота Клюквенное-1 в Усманском бору // Гидробиологические исследования водоёмов Среднерусской лесостепи. Воронеж, 2002. С. 151–220.
- Силина А.Е., Прокин А.А. Трофическая структура макрозообентоса болотных водоёмов лесостепной зоны Среднерусской возвышенности // Биология внутренних вод. 2008. № 3. С. 35–44.
- Смелянский И.Э., Любечанский И.И. Обусловленная пожарами гетерогенность населения орибатид степного сосняка (Болгазынский Бор, Тува) // Проблемы почвенной зоологии. Материалы XV всероссийского совещ. по почвенной зоологии. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. С. 85–87.
- Филиппов Д.А., Прокин А.А. Заметки о флоре охраняемого болота Клюквенное-1 (Воронежская область) // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи: Тр. биол. учеб.-науч. центра «Веневитиново» Воронеж. гос. ун-та. Вып. 29. Воронеж: Изд. дом ВГУ, 2017. С. 179–186.
- Хлызова Н.Ю., Прокин А.А., Стародубцева Е.А., Говоров В.В., Ткаченко А.В. Материалы к изучению террасных водоёмов Усманского и Хреновского боров (I): распространение, происхождение, антропогенная трансформация, типология, цикличность гидрологического режима // Тр. Воронеж. гос. заповедника. Вып. 24. Воронеж: ВГПУ, 2007. С. 234–289.
- Юдин В.Ю., Голуб В.Б. Закономерности распределения комплексов почвенных клещей-орибатид (Oribatei) по катене в условиях среднерусской лесостепи // Вестник ВГУ. Сер.: Химия. Биология. Фармация. 2011. № 2. С. 159–167.
- Balogh J. Balogh P. The Oribatid Mites Genera of the World. Vol. 1. Budapest: The Hungarian National Museum Press, 1992a. 263 p.
- Balogh J. Balogh P. The Oribatid Mites Genera of the World. Vol. 2. Budapest: The Hungarian National Museum Press, 1992b. 375 p.
- Gongalsky K.B., Persson T. Recovery of soil macrofauna after wildfires in boreal forests // Soil Biology and Biochemistry. 2013. Vol. 57. P. 182–191. DOI: 10.1016/j.soilbio.2012.07.005
- Subias L.S. Listado sistematico, sinonimico y biogeografico de los acaros oribatidos (Acariformes: Oribatida) del mundo (excepto fosiles) // Graellsia. 2014. Vol. 60. 577 p.
- Weigmann G. Hornmilben (Oribatida) // Dahl F. (ed.) Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. Bd. 76. Keltern: Goecke and Evers, 2006. 520 S.

REFERENCES

- Balogh J. Balogh P. 1992b. The Oribatid Mites Genera of the World. Vol. 2. Budapest: The Hungarian National Museum Press. 375 p.

- Balogh J. Balogh P. 1992a. The Oribatid Mites Genera of the World. Vol. 1. Budapest: The Hungarian National Museum Press. 263 p.
- Gilyarov M.S. (ed.) 1975. Opredelitel' obitayuschikh v pochve kleshej. Sarcopitiformes [The determinant of mites that live in the soil. Sarcopitiformes]. Moskva: Nauka. 488 s. [In Russian]
- Gongalsky K.B., Persson T. 2013. Recovery of soil macrofauna after wildfires in boreal forests // Soil Biology and Biochemistry. Vol. 57. P. 182–191. DOI: 10.1016/j.soilbio.2012.07.005
- Khlyzova N.Yu., Prokin A.A., Starodubtseva E.A., Govorov V.V., Tkachenko A.V. 2007. Materialy k uzucheniyu terrasnykh vodoyomov Usmanskogo i Khrenovskogo borov (I): rasprostranenie, proiskhozhdenie, antropogennaya transformatsiya, tipologiya, tsiklichnost' gidrologicheskogo rezhima [Materials for the study of terraced water bodies of the Usman and Khrenov pine-forests (I): distribution, origin, anthropogenic transformation, typology, cyclicity of the hydrological regime] // Trudy Voronezhskogo gos. zapovednika. Vyp. 24. Voronezh: VGPU. S. 234–289. [In Russian]
- Kolesnikov V.B. 2010. Pansirnye kleschi (Oribatida) kak bioindikatory sostoyaniya pakhotnykh zemel' [Oribatid mites as bioindicators of arable land state] // Vestnik zaschity rastenij. Vyp. 4. S. 56–60 [In Russian]
- Kolesnikov V.B. 2013. Obzor fauny pansirnykh kleshej Voronezhskoj oblasti [A review of oribatid mites in the Voronezh region] // Izvestiya VGPU. Vol. 260, № 1. S. 251–257. [In Russian]
- Kolycheva R.V. 1992. K faune pansirnykh kleshej Usmanskogo bora [To the fauna of the oribatid mites of the Usman pine-forest] // Sostoyanie i problemy ekosistem Usmanskogo bora. Voronezh, 1992. S. 58–62. [In Russian]
- Kurina I.V., Klimova N.V. 2016. Soobschestva rakovinykh amyob (Rhizopoda, Testaceafilosea, Testacealobosea) v bolotnykh mestoobitaniyakh posle vozdystviya pozharov (yug Zapadnoj Sibiri) [Testate amoebae assemblages (Rhizopoda, Testaceafilosea, Testacealobosea) in bog habitats after effects of wild fires (south of Western Siberia)] // Vestnik Tomsogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. № 3(35). S. 161–181. DOI: 10.17223/19988591/35/10 [In Russian]
- Philippov D.A., Prokin A.A. 2017. Zametki o flore okhranyaemogo bolota Klyukvennoe-1 (Voronezhskaya oblast') [Notes on the flora of protected mire Klyukvennoe-1 (Voronezh Oblast')] // Sostoyanie i problem ekosistem srednerusskoj lesostepi: Trudy biol. ucheb.-nauch. tsentra "Venevitinovo" Voronezhskogo gos. universiteta. Vyp. 29. Voronezh: Izd. dom VGU. S. 179–186. [In Russian]
- Prokin A.A. 2005. Sostav i struktura soobschestv vodnykh makrobespozvonochnykh terrasnykh i vodorazdel'nykh bolot srednerusskoj lesostepi [Composition and structure of macroinvertebrates of terraced and watershed mires of Central Russian forest-steppe]. Avtoreferat dissertatsii na soiskanie uchenoj stepeni kandidata biol. nauk. Borok. 24 s. [In Russian]
- Prokin A.A. 2013. Redkie i nuzhdayushiesya v okhrane vodnye makrobespozvonochnye yugo-zapadnoj chaste Usmanskogo bora [Rare and in need of protection water macroinvertebrates of the southwestern part of the Usman pine-forest] // Sostoyanie i problem ekosistem srednerusskoj lesostepi: Trudy biol. ucheb.-nauch. tsentra "Venevitinovo" Voronezhskogo gos. universiteta. Vyp. 27. Voronezh, S. 91–106. [In Russian]
- Prokin A.A., Silina A.E. 2007. K uzucheniyu makrozoofitosa bolot srednerusskoj lesostepi [To the study of macrozoophytosis of mires of the Central Russian forest-steppe] // Aktual'nye voprosy izucheniya mikro-, mejozoobentosa i fauny zaroslej presnovodnykh vodoyomov: Tematicheskie lektzii i materialy I Mezhdunarodnoj shkoly-konf., Rossiya, Borok, 2–7 oktyabrya. Nizhnij Novgorod: Vektor TiS. S. 244–249. [In Russian]
- Prostakov N.I., Prokin A.A. 2016. Redchajshye gidrobionty i okolovodnye pozvonochnye zhivotnye vodoyomov biologicheskogo uchebno-nauchnogo tsentra "Venevitinovo" i ego okrestnostej [Rare hydrobionts and waterbird vertebrate animals of reservoirs of the Biological Educational and Scientific Center "Venevitinovo" and its environs] // Vestnik VGU. Ser.: Khimiya. Biologiya. Farmatsiya. № 1. S. 112–118. [In Russian]
- Silina A.E., Prokin A.A. 2002. Donnaya makrofauna bolota Klyukvennoe-1 v Usmanskom boru [Bottom macrofauna of the Klyukvennoe-1 mire in the Usman pine-forest] // Gidrobiologicheskie issledovaniya vodoyomov Srednerusskoj lesostepi. Voronezh. S. 151–220. [In Russian]
- Silina A.E., Prokin A.A. 2008. Troficheskaya struktura makrozoobentosa bolotnykh vodoyomov lesostepnoj zony Srednerusskoj vozvysheynosti [The trophic structure of macrozoobenthos communities in marsh waterbodies of Forest-Steppe zone in the Middle Russian Hills] // Biologiya vnutrennikh vod. № 3. S. 35–44.
- Smelansky I.E., Lubechansky I.I. 2008. Obuslovlennaya pozharami geterogennost' naseleniya oribatid stepnogo sosnyaka (Bolgazynskiy bor, Tuva) [Fire-induced heterogeneity of oribatid assemblages in a steppe pine forest (Bolgazynsky Bor, Tuva)] // Problemy pochvennoj zoologii. Materialy XV vserossijskogo soveschaniya po pochvennoj zoologii. Moskva: T-vo nashnykh izdaniy KMK. S. 85–87. [In Russian]
- Subias L.S. 2014. Listado sistematico, sinonimico y biogeografico de los acaros oribatidos (Acariformes: Oribatida) del mundo (excepto fosiles) // Graellsia. Vol. 60. 577 p. [In Spanish]
- Weigmann G. 2006. Hornmilben (Oribatida) // Dahl F. (ed.) Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresgebiete. Bd. 76. Keltern: Goecke and Evers. 520 S. [In German]
- Yudin V.Yu., Golub V.B. 2011. Zakonomernosti raspredeleniya kompleksov pochvennykh kleshej-oribatei (Oribatei) po katene v usloviyakh srednerusskoj lesostepi [Regularities of distribution of soil-mite-Oribatei (Oribatei) complexes by the catena in the conditions of the Central Russian forest-steppe] // Vestnik VGU. Ser.: Khimiya. Biologiya. Farmatsiya. № 2. S. 159–167. [In Russian]

Zaytsev A.S. 2011. Puti vosstanovleniya soobshchestv pantsirnykh kleshej posle lesnykh pozharov [Recovery traits of oribatid mite communities after forest fires] // Problemy pochvennoj zoologii. Materialy XVI vsерossijskogo soveshaniya po pochvennoj zoologii. Moskva: T-vo naychnykh izdanij KMK. S. 34–36. [In Russian]

EFFECT OF FIRE ON THE FAUNA OF ORIBATID MITES OF A *SPHAGNUM* MIRE IN FOREST-STEPPE

V. B. Kolesnikov

*Voronezh State Pedagogical University
Voronezh, 394043, Russia, e-mail: Jukoman@yandex.ru*

The study is devoted to the faunal changes in the assemblage of oribatid mites of a transitory *Sphagnum* mire affected by fire in 2010. The *Sphagnum* mire “Klyukvennoe-1” situated in the Usman pine-forest (Voronezh Region, Russia) was chosen as a model object. The mite community before the fires of 2010, and the degree of recruitment of this community 5–6 years after the fires, were investigated. A list of collected taxa includes 43 species, with 17 new ones for Voronezh Region. There was a strong change in the faunal composition of oribatids caused by the fires and subsequent transformations of the territory under study. The species diversity of mites decreased noticeably, highly specialized species disappeared and were replaced by non-specialized eurytropic ones. It is remarkable that the restoration of the disturbed fauna of the *Sphagnum* mire takes a long time.

Keywords: oribatid mites, fauna of mires, fires, succession, the Usman pine-forest

ГИДРОЛОГИЧЕСКИЕ И ГИДРОХИМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ УЧАСТКОВ БОЛОТНЫХ ЛЕСОВ У ОЗ. НИЖНЕЕ ПАДОЗЕРО (КАРЕЛИЯ)

С. А. Кутенков

*Институт биологии Карельского научного центра РАН
185610 г. Петрозаводск, Пушкинская, д. 11, e-mail: effort@krc.karelia.ru*

При помощи градиентного анализа исследована связь напочвенного растительного покрова болотных лесов с рядом гидрохимических показателей, сомкнутостью древостоя и глубиной торфа. Показано, что ведущий растительный градиент связан с трофностью и в наибольшей степени коррелирует с показателями pH, Eh, концентрацией растворённого кислорода, активностью ионов кальция (pCa) и сомкнутостью древостоев. Второй градиент связан с различными типами водно-минерального питания, с ним средне коррелирует глубина торфа, температура и pH. При помощи самописцев получен ход уровня болотно-грунтовых вод на трёх участках с различной растительностью. Проведено построение простой имитационной модели уровня вод, оценены основные составляющие гидрологического бюджета участков. Наибольшие значения реакции уровня на выпадающие осадки, расчётного испарения и стока получены для ельника таволгового, занимающего крайковое положение на болотном массиве.

Ключевые слова: болотные экосистемы, растительность, экологические факторы, водно-минеральное питание, градиентный анализ, уровень грунтовых вод, имитационное моделирование.

ВВЕДЕНИЕ

Озеро Нижнее Падозеро (61°53'22" с.ш., 33°54'07" в.д.) расположено в среднетаёжной подзоне Карелии, в условиях озёрно-ледниковой равнины. Коренные породы датируются здесь ранним протерозоем и представлены в основном доломитами [Шаров, 2004 (Sharov, 2004)]. Они перекрываются четвертичными отложениями озёрно-ледникового генезиса, в составе которых преобладают глины и суглинки, иногда с примесью песка и алеврита. Относительно небольшая глубина озера, близость карбонатных пород, разгрузка подземных вод, влияние паводков обусловили формирование широкого спектра болотных экосистем [Кутенков, Миронов, 2012 (Kutenkov, Mironov, 2012); Миронов, 2012 (Mironov, 2012)]. Прилегающая местность довольно заболочена, оз. Н. Падозеро контактирует с болотами на протяжении 45% береговой линии. Общая площадь болот составляет 2.86 км², из них 0.43 км² приходится на открытые участки, 2.43 км² занимают болотные леса.

Облесённые участки отличаются высоким разнообразием растительности. На самом нижнем уровне, окаймляя приозерные открытые участки, развиваются березняки осоково-вахтовые. На большем удалении от берега распространены сосняки болотно-травяные, несущие признаки влияния грунтовых карбонатных вод. Участки, где отсутствует выраженное влияние паводковых и грунтовых вод, заняты сосняками мезоолиготрофными травяно-сфагновыми и олиготрофными кустарничково-сфагновыми. Вблизи суходолов, на глинистых отложениях, перекрытых неглубоким торфом, развиваются ельники таволговые. Подробнее состав растительных сообществ и стратиграфия торфяной залежи приводились ранее [Кутенков, Миронов, 2012 (Kutenkov, Mironov, 2012)].

Цель настоящей работы состояла в выявлении связи растительности болотных лесов с гидрологическим режимом и гидрохимическими показателями.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые исследования выполнялись автором в 2009–2015 гг. маршрутным методом. Геоботанические описания велись в пределах однородных участков растительности на пробных площадях размером 400 м². Основные показатели древостоя определялись глазомерным способом. Для нижних ярусов растительности фиксировался видовой состав и проективное покрытие видов (%). Мощность торфяной залежи на участках измерялась с помощью торфяного бура Гиллера. Всего выполнено 79 геоботанических описаний растительности.

Измерения гидрохимических показателей проводились на всех пробных площадях с помощью портативного прибора-анализатора воды «Анион – 7051» в июне–июле 2015 г. Измерялись следующие параметры: температура (t°C), общая минерализация (в пересчёте на NaCl), pH, редокс-потенциал (Eh), концентрация растворённого кислорода (O₂), а также активность ионов Ca²⁺ (pCa). Измерения проводились в приповерхностных водах корнеобитаемого слоя растений, а также обитаемого слоя мохообразных.

Градиентный анализ выполнен методом неметрического шкалирования (NMS) [Kruskal, Wish, 1978]. Использованы данные по проективным покрытиям видов нижних ярусов растительности. Для расчёта нагрузки на оси, использовалось сопоставление значений расстояний в ординационном пространстве с коэффициентом Сьёренсена, полученным для первичной матрицы. Для инструментально измеренных значений факторов среды рассчитан коэффициент корреляции Пирсона с осями ординации. В анализ также включены данные по глубине торфа (Depth) и сомкнутости древостоя (Canopy). Обработка материала проводилась в пакете PC-ORD v. 6.0 [McCune, Mefford, 2011].

Изучение хода уровня болотно-грунтовых вод (далее – УБГВ) проводилось при помощи регистраторов Solinst 3001 Levellogger Junior LT M5 в трёх биотопах на болотном массиве к югу от оз. Н. Падозеро: 1) L1 – сосново-кустарничково-сфагновое верховое болото (*Pinus sylvestris*–*Chamaedaphne calyculata*+*Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum angustifolium*); 2) L2 – сосняк болотно-травяной (*Pinus sylvestris*–*Phragmites australis*–*Menyanthes trifoliata*–*Sphagnum warnstorffii*); 3) L3 – ельник таволговый (*Picea × fennica*–*Filipendula ulmaria*).

Близкое положение логгеров (менее 1 км) в пределах единого массива позволило пронаблюдать УБГВ для различных биотопов в идентичных климатических условиях. Использован суточный шаг измерений в периоды с мая по октябрь 2014–2015 гг. Влияние изменений атмосферного давления компенсировано по данным ближайшей, расположенной в 20 км вос-

точнее, метеостанции (г. Петрозаводск, здесь и далее данные Росгидромета, предоставленные ООО «Расписание Погоды» на сайте gr5.ru).

Для оценки составляющих гидрологического бюджета на участках с различной растительностью разработаны упрощенные имитационные модели хода УБГВ. Общая формула расчёта суточного УБГВ имеет следующий вид:

$$\text{УБГВ}_i = \text{УБГВ}_{i-1} + P_i \cdot A - B - \text{РЕТ}_i \cdot C$$

где УБГВ_{i-1} – уровень предыдущего дня; P – выпавшие за сутки осадки (мм); РЕТ – расчётная суточная эвапотранспирация (мм), рассчитанная по уравнению [Thorntwaite, 1948] с суточной адаптацией [Pereira, Pruitt, 2004], с использованием данных по температуре и суточному фотопериоду; A – множитель для значения осадков; B – постоянный сток с участка (мм); C – множитель для значения РЕТ. В периоды ливней иногда наблюдалось значительное расхождение динамики УБГВ и данных по осадкам с метеостанции, что связано с их локальным воздействием. В этом случае данные корректировались с учётом хода УБГВ и показаний других ближайших метеостанций. Для L3 выявлено, что часть выпавших осадков интенсивно сбрасывается поверхностным стоком в последующие сутки, что также учтено в общем уравнении модели при помощи соответствующей переменной.

Расчёт моделей проводился в MS Excel, посуточное моделирование УБГВ получалось на основе данных P и РЕТ, путём подбора значений A, B и C, до достижения наименьшей суммы квадратов разности расчётных и реальных показателей.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В таблице 1 приведены значения гидрохимических показателей, глубины торфа и

сомкнутости древостоя для различных растительных ассоциаций болотных лесов.

Таблица 1. Значения факторов среды (среднее ± стандартное отклонение) для ассоциаций болотных лесов

Table 1. Environmental factors values (mean ± standard deviation) for forested mires associations

№	t, °C	NaCl, mg/l	O ₂ , mg/l	pH	Eh, mV	pCa*	Depth, cm	Canopy
1	12.1±0.55	29.2±8.06	0.34±0.299	4.9±0.12	137.4±30.47	3.4±0.09	83±41.9	0.7±0.09
2	11.2±1.2	39.2±13.81	0.39±0.127	5.5±0.31	105.4±56.55	3.0±0.38	125±91.3	0.6±0.17
3	11.6	65.7	0.02	5.57	–	3.2	100	0.8
4	11±1.62	30.9±12.99	0.49±0.468	5.3±0.39	132.3±63.54	2.9±0.413	240±71	0.5±0.16
5	10.7±1.24	26.2±7.4	1.07±0.593	4.6±0.51	199.5±75.06	3.3±0.422	181±72.6	0.4±0.12
6	10.7	28.5	0.59	4.38	–	3.6	30	0.6
7	10.5±1.33	43.2±16.26	1.23±0.603	3.9±0.1	231.8±54.67	4.3±0.819	142±64.8	0.3±0.13

Примечание. № – номер растительной ассоциации (№ of association): 1 – *Betula pubescens*–*Carex* spp.–*Calla palustris*, 2 – *Picea × fennica*–*Filipendula ulmaria*, 3 – *Alnus glutinosa*–*Athyrium filix-femina*, 4 – *P. sylvestris*–*Menyanthes trifoliata*–*Sphagnum warnstorffii*, 5 – *P. sylvestris*–*M. trifoliata*–*S. angustifolium*, 6 – *P. sylvestris*–*Equisetum sylvaticum*–*S. girgensohnii*, 7 – *P. sylvestris*–*Ledum palustre*–*S. angustifolium*. 3 и 6 ассоциация представлены только одним участком (3 and 6 association presented only by one plot), * – большие значения соответствуют меньшему содержанию активных ионов (* – higher values correspond to lower content of active ions).

Нагрузка по Сьёренсену на первую ось ординации составляет 52.1%, на второй – 24.2%. Выраженную положительную корреляцию с первой осью имеют *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Carex disperma* Dewey, евтрофные мхи *Sphagnum warnstorffii* Russow, *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske, *Campylium pratense* (Brid.) Kindb., *Climacium dendroides* (Hedw.) Web. et Mohr., *Plagiomnium ellipticum* (Brid.) T.J. Кор., а также лесное мелкотравье [*Trientalis europaea* L., *Orthilia secunda* (L.) House, *Linnaea borealis* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt], *Rubus saxatilis* L. и *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al., характерные для приствольных кочек. Отрицательную корреляцию имеют виды олиготрофных болот: кустарнички [*Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Ledum palustre* L. и др.], сфагны [*Sphagnum angustifolium* (C.E.O. Jensen ex Russow) C.E.O. Jensen, *S. magellanicum* Brid., *S. russowii* Warnst. и др.],

Rubus chamaemorus L., *Eriophorum vaginatum* L. Со второй осью выраженную положительную корреляцию имеют болотные и прибрежно-водные виды, устойчивые к пойменно-аллювиальному режиму: *Carex aquatilis* Wahlenb., *C. vesicaria* L., *Comarum palustre* L., *Scutellaria galericulata* L., *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Rchb., *Iris pseudacorus* L., *Ranunculus lingua* L., *Juncus filiformis* L., *Cicuta virosa* L., а также *Menyanthes trifoliata* L., *Calla palustris* L., среди мхов – *Climacium dendroides*, *Calliergonella lindbergii* (Mitt.) Hedenäs, *Sphagnum riparium* Ångstr., *S. girgensohnii* Russow, *S. squarrosum* Crome. Отрицательную – виды, предпочитающие богатое грунтовое питание *Galium uliginosum* L., *Carex dioica* L., *Bistorta major* Gray, *Crepis paludosa* (L.) Moench, *Sphagnum warnstorffii*, *Calliergon richardsonii* (Mitt.) Kindb., а также *Solidago virgaurea* L. и *Angelica sylvestris* L.

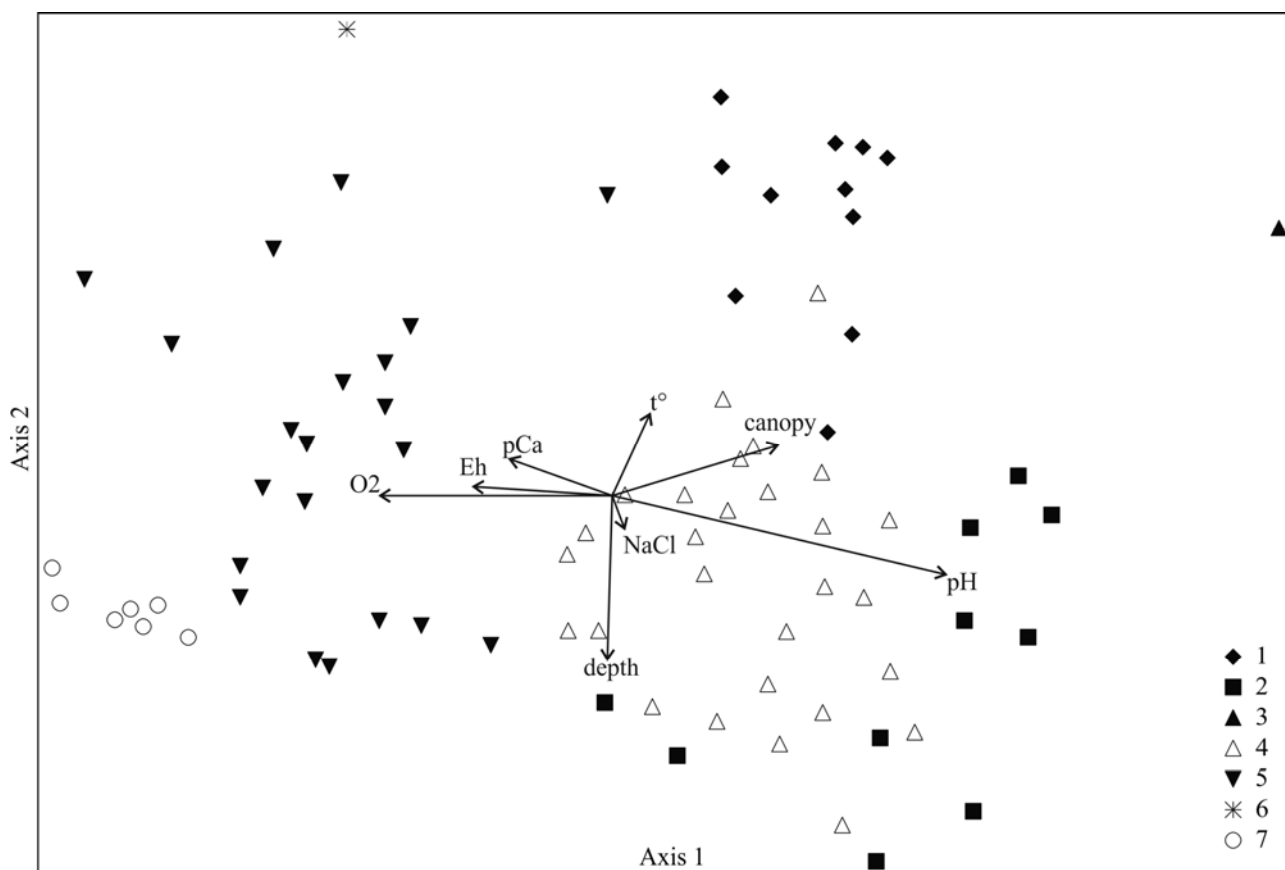


Рис. 1. Ординационная диаграмма NMS описаний болотных лесов. 1–7 растительные ассоциации (см. таблицу 1). Векторы экологических факторов приведены в соответствии с корреляцией (r) измеренных для каждого участка показателей и осей ординации (см. таблицу 2).

Fig. 1. NMS-ordination of forested mires. 1–7 association (see Table 1). Vectors of environmental factors are given in accordance with the correlation (r) of the measured factors with axes (see Table 2).

Описания участков, принадлежащие к одним растительным ассоциациям, распределились в градиентных осях относительно компактными, слабо перекрывающимися группами (рис. 1). Среди оцениваемых факторов среды

наибольшую положительную корреляцию с первой осью имеет pH и сомкнутость древостоев, отрицательную – O_2 , pCa и Eh. Со второй осью наибольшую обратную корреляцию имеет глубина торфа, меньше коррелирует pH, слабая

прямая корреляция у температуры (рис. 1, таблица 2). Статистическая обработка данных регистраторов уровня воды показала, что средний УБГВ на L2 достоверно ($\alpha < 0.05$) ниже, нежели на L1 и L3, а разница среднего уровня между L1 и L3 не достоверна. Различие дисперсий су-

точных колебаний уровня между L1 и L2 – не достоверно, тогда как на L3 достоверно выше, чем у двух других. Таким образом, наименьший средний УБГВ наблюдается в сосняке болотно-травяном, а наибольшие колебания уровня – в ельнике таволговом (рис. 2).

Таблица 2. Коэффициенты корреляции факторов среды (r) и осей NMS ординации (n=79)

Table 2. Environmental factors correlations (r) with NMS ordination axes (n=79)

Axes	pH	O ₂	Canopy	Eh	pCa	t°C	Depth	NaCl
1	0.739	-0.620	0.521	-0.525	-0.412	0.250	-0.079	0.145
2	-0.358	0.003	0.288	0.124	0.247	0.368	-0.520	-0.236

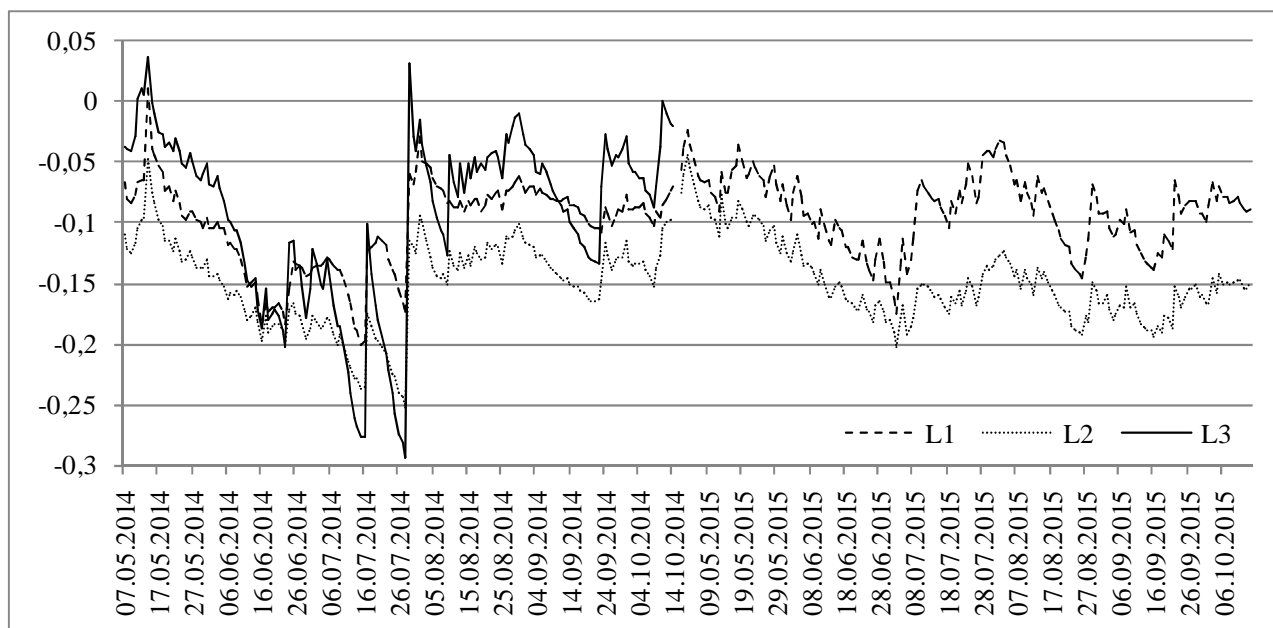


Рис. 2. Ход уровня болотно-грунтовых вод (мм) в 2014 г. (L1, L2, L3 – участки болотных лесов).

Fig.2. Water table variability (mm) in 2014 (L1, L2, L3 – sites).

Колебания УБГВ показали высокую корреляцию с количеством выпадающих осадков. Особенно сильно данная связь проявляется после весеннего схода вод, связанных с зимними осадками и отмерзанием верхнего слоя почвы, для 2014 г. – начиная с 15–17 мая, для 2015 г. – с 7 мая. На основе показателей логгеров и метеоданных разработаны упрощённые имитационные модели хода УБГВ. Полученные на основе моделирования данные имеют высокую корреляцию

($r=0.92-0.98$) с реальным ходом УБГВ. Сравнение дисперсий модельных и остаточных значений с использованием критерия Фишера показало достоверное превышение модельной дисперсии над остаточной [Коросов, Ивантер, 2011 (Korosov, Ivanter, 2011)], что позволяет считать модель адекватной наблюдаемому ходу УБГВ. Полученные модельные значения составляющих гидрологического бюджета приведены в таблице 3.

Таблица 3. Составляющие гидрологического бюджета (* – на 1 мм осадков, ** – в случае дождей в предыдущий день)

Table 3. Hydrological budget variables (* – per 1 mm of precipitation, ** – in case of rains on previous day)

Участок Site	Реакция УБГВ*, мм Level response, mm	Быстрый сброс, мм *** Surface discharge, mm	PET (среднее), мм/день PET (mean), mm/day	Сток, мм/день Runoff, mm/day
L1	1.95	0	-1.5	-2.4
L2	1.9	0	-2.3	-1.6
L3	4.7	~ -1.4	-4.2	-2.5

ОБСУЖДЕНИЕ

Первая ось NMS ординации, имеющая высокую факторную нагрузку, отражает градиент трофности, в её левой части расположены описания с олиготрофными видами – в правой – с евтрофными. Данный градиент является ведущим в формировании разнообразия болотных растительных сообществ. Высокая корреляция с первой осью значений рН ожидаема, данный фактор в случае болотных местообитаний традиционно связывается с трофностью [Елина и др., 1984 (Elina et al., 1984); Jeglum, 1991; Eurola, Huttunen, 2006]. Несколько неожиданной оказалась слабая корреляция общей минерализации с основными осями. В ходе данной работы было выявлено, что данный фактор возрастает в ряду от бедных сосняков вахтово-сфагновых к ельникам таволговым и максимален в черноольшанике. Однако в сфагновом ковре самых бедных по растительности сосняках багульниково-сфагновых он имеет значения даже выше, чем в ельниках таволговых (см. таблицу 1). Можно предположить, что это связано как с недоступностью минеральных веществ для растений в условиях повышенной кислотности, так и влиянием последней на показания ионометра. Вектор рСа (обратного логарифму активности ионов Са) направлен в противоположную от рН сторону, в более кислых болотных водах кальция меньше. Возрастание содержания кислорода в водах на более бедных участках можно объяснить меньшей метаболической активностью микроорганизмов, а также обогащением им вод за счет фотосинтеза сфагновых мхов, образующих здесь сплошной, насыщенный влагой ковер. Это же характеризуют значения редокс-потенциала. Более сомкнутые (и более высокие) древостои отражают улучшение лесорастительных условий на градиенте вдоль первой оси ординации.

Вторая ось ординации в большей мере отражает градиент от сообществ грунтового питания к испытывающим влияние паводковых вод. Ниже всех по ней расположен ельник с выраженным ключевым питанием, в верхней

части – заливаемые березняки. В условиях приречных и приозерных болотных местообитаний данный градиент имеет существенное влияние на разнообразие растительности и, при включении в анализ открытых заливных болот, начинает играть ведущую роль [Кутенков, Мионов, 2012 (Kutenkov, Mironov, 2012)].

Заливаемые сообщества имеют, в сравнении с ключевыми, меньшую глубину торфяной залежи, что вызывает высокую корреляцию оси и данного фактора. Значение температуры в данном исследовании не является надежным показателем, поскольку замеры проводились в течение достаточно длительного периода времени. Тем не менее, средняя корреляция температуры со второй осью может отражать её возрастание на градиенте от родниковых сообществ к питаемым более тёплыми поверхностными водами [Ivchenko, Znamenskiy, 2016]. Обратную зависимость имеет рН, более высокая у родниковых вод.

Реакция УБГВ на осадки, согласно полученным моделям, среди исследованных участков, максимальна в ельнике таволговом. При выпадении 1 мм осадков УБГВ в течение суток поднимается здесь на 4.7 мм, на двух других участках – на 1.9–2.0 мм. Это несколько компенсируется тем, что на следующие сутки треть поступившей в ельник влаги сбрасывается поверхностным стоком, что практически отсутствует на других участках.

РЕТ в ельнике значительно превышает расчётное испарение сосняком и сосновым сфагновым болотом (см. таблицу 3). Постоянный сток также выше в ельнике, чуть ниже – на сосновом болоте и минимальный – в сосняке. Полученные значения РЕТ близки приводимым другими исследователями для различных болотных сообществ [Lafleur et al., 2005].

Участок ельника расположен на окраине болотного массива и перехватывает воды, поступающие с суходола, условия питания здесь можно охарактеризовать как более проточные, способствующие лучшему развитию древостоя.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ведущим градиентом растительности болотных лесов у оз. Н. Падозеро является трофность, из инструментально замеренных гидрохимических параметров с ним в наибольшей степени связаны рН, содержание растворённого кислорода, активность ионов кальция, редокс-потенциал. Вторым по величине является градиент водно-минерального питания: на одной его стороне находятся участки с грунтовым питанием, на другой – преимущественно с пойменно-аллювиальным. Среди полученных в

ходе настоящей работы гидрохимических показателей ни один не имел сильной корреляции с данным градиентом, средняя корреляция наблюдается у рН и температуры воды.

Изучение хода УБГВ, а также его моделирование показало различия составляющих гидрологического бюджета на участках с разной растительностью. Наибольшие колебания характерны для ельника болотно-травяного (связано с его краевым положением на болотном массиве). Неполное соответствие модель-

ных и реальных данных объясняется ошибками метеоданных, удалённым положением метеостанции, суточным варьированием времени выпадения осадков, влиянием напорных вод.

Более точные исследования требуют наличия большего числа измерительных приборов и использование более сложного математического аппарата [Proulx-McInnis et al., 2013].

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность своим коллегам: В.Л. Мионову за помощь в полевых работах и С.Р. Знаменскому за ценные замечания по тексту статьи.

Работа выполнена в рамках темы госзадания ИБ КарНЦ РАН № 0221-2014-0035.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Елина Г.А., Кузнецов О.Л., Максимов А.И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л.: Наука, 1984. 128 с.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию: учебное пособие. 2-е изд. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2011. 302 с.
- Кутенков С.А., Мионов В.Л. Особенности динамики приозёрных болот у оз. Нижнее Падозеро (южная Карелия) в голоцене // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14, № 1(5). С. 1300–1303.
- Кутенков С.А., Мионов В.Л. Особенности растительности и торфяных отложений пойменного болота Равдукорби (Карелия) // Учёные записки Петрозаводского государственного университета. 2015. № 6(151). С. 40–47.
- Мионов В.Л. Специфика приозёрных болот у Верхнего и Нижнего Падозера (средняя тайга) // Труды Карельского научного центра РАН. 2012. № 1. С. 132–137.
- Шаров Н.В. (ред.) Глубинное строение и сейсмичность Карельского региона и его обрамления. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. 352 с.
- Eurola S., Huttunen A. Mire plant and their ecology in Finland // Finland – land of mires. The Finnish Environment. 2006. № 23. P. 127–144.
- Ivchenko T.G., Znamenskiy S.R. Ecological structure of plant communities on spring fens in the mountain taiga belt of the Southern Urals // Russian Journal of Ecology. 2016. Vol. 47, № 5. P. 453–459. DOI: 10.1134/S1067413616050040
- Jeglum J.K. Definition of trophic classes in wooded peatlands by means of vegetation types and plant indicators // Ann. Bot. Fennici. 1991. № 28. P. 175–192.
- Kruskal J.B., Wish M. Multidimensional Scaling // Sage University Paper series on Quantitative Applications in the Social Sciences, № 07–011. Newbury Park: Sage Publications. 1978. 93 p.
- Lafleur P.M., Hember R.A., Stuart W.A., Roulet N.T. Annual and seasonal variability in evapotranspiration and water table at a shrub-covered bog in southern Ontario, Canada // Hydrol. Process. 2005. Vol. 19, № 18. P. 3533–3550. DOI: 10.1002/hyp.5842
- McCune B., Mefford M.J. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6.0. Gleneden Beach, Oregon: MjM Software, 2011.
- Pereira A.R., Pruitt W.O. Adaptation of the Thornthwaite scheme for estimating daily reference evapotranspiration // Agricultural Water Management. 2004. Vol. 66, № 3. P. 251–257.
- Proulx-McInnis S., St-Hilaire A., Rousseau A.N., Jutras S., Carrer G., Levrel G. Seasonal and monthly hydrological budgets of a fen-dominated forested watershed, James Bay region, Quebec // Hydrol. Process. 2013. Vol. 27, № 10. P. 1365–1378. DOI: 10.1002/hyp.9241
- Thornthwaite C.W. An approach toward a rational classification of climate // Geographical Review. 1948. Vol. 38, № 1. P. 55–94.

REFERENCES

- Elina G.A., Kuznetsov O.L., Maksimov A.I. 1984. Strukturno-funktsional'naya organizatsiya i dinamika bolotnykh ekosistem Karelii [Structural-functional organization and mire ecosystem dynamics in Karelia]. Leningrad: Nauka. 128 s. [In Russian]
- Eurola S., Huttunen A. 2006. Mire plant and their ecology in Finland // Finland – land of mires. The Finnish Environment. № 23. P.127–144.
- Ivanter E.V., Korosov A.V. 2011. Vvedenie v kolichestvennyuyu biologiyu: uchebnoe posobie. 2-e izd. [Introduction to quantitative biology: tutorial. 2nd edit.]. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU. 302 s. [In Russian]
- Ivchenko T.G., Znamenskiy S.R. 2016. Ecological structure of plant communities on spring fens in the mountain taiga belt of the Southern Urals // Russian Journal of Ecology. Vol. 47, № 5. P. 453–459. DOI: 10.1134/S1067413616050040
- Jeglum J.K. 1991. Definition of trophic classes in wooded peatlands by means of vegetation types and plant indicators // Ann. Bot. Fennici. № 28. P. 175–192.
- Kruskal J.B., Wish M. 1978. Multidimensional Scaling // Sage University Paper series on Quantitative Applications in the Social Sciences, № 07–011. Newbury Park: Sage Publications. 93 p.

- Kutenkov S.A., Mironov V.L. 2012. Osobennosti dinamiki priozernykh bolot u oz. Nizhnee Padozero (yuzhnaya Kareliya) v golotsene [Features of the dynamics of limnogenous mire near Nizhnee Padozero lake (South Karelia) in Holocene] // *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*. Vol. 14. № 1(5). S. 1300–1303. [In Russian]
- Kutenkov S.A., Mironov V.L. 2015. Osobennosti rastitel'nosti i torfyanykh otlozhenii poimennogo bolota Ravdukorbi (Kareliya) [Plant communities and peat deposit peculiarities of Ravdukorbi floodplain mire (Karelia)] // *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta*. № 6(151). S. 40–47. [In Russian]
- Lafleur P.M., Hember R.A., Stuart W.A., Roulet N.T. 2005. Annual and seasonal variability in evapotranspiration and water table at a shrub-covered bog in southern Ontario, Canada // *Hydrol. Process*. Vol. 19. № 18. P. 3533–3550. DOI: 10.1002/hyp.5842
- McCune B., Mefford M.J. 2011. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6.0. Gleneden Beach, Oregon: MjM Software.
- Mironov V.L. 2012. Spetsifika priozernykh bolot u Verkhnego i Nizhnego Padozera (srednyaya taiga) [Peculiarities of limnogenous mires at lakes Verkhnee and Nizhnee Padozero (middle taiga)] // *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN*. № 1. S. 132–137. [In Russian]
- Pereira A.R., Pruitt W.O. 2004. Adaptation of the Thornthwaite scheme for estimating daily reference evapotranspiration // *Agricultural Water Management*. Vol. 66, № 3. P. 251–257.
- Proulx-McInnis S., St-Hilaire A., Rousseau A.N., Jutras S., Carrer G., Levrel G. 2013. Seasonal and monthly hydrological budgets of a fen-dominated forested watershed, James Bay region, Quebec // *Hydrol. Process*. Vol. 27, № 10. P. 1365–1378. DOI: 10.1002/hyp.9241
- Sharov N.V. (ed.) 2004. Glubinnoe stroenie i seismichnost' Karel'skogo regiona i ego obramleniya [Deep structure and seismicity of the Karelian Region and its surroundings]. Petrozavodsk: KarNTs RAN. 352 s. [In Russian]
- Thornthwaite C.W. 1948. An approach toward a rational classification of climate // *Geographical Review*. Vol. 38, № 1. P. 55–94.

HYDROLOGICAL AND HYDROCHEMICAL CHARACTERISTICS OF FORESTED MIRE SITES IN THE VICINITY OF LAKE PADOZERO (KARELIA, RUSSIA)

S. A. Kutenkov

*Institute of Biology of Karelian Research Centre Russian Academy of Sciences
Petrozavodsk, 185910, Russia, e-mail: effort@krc.karelia.ru*

The relationships between the groundcover vegetation and the site characteristics (hydrochemical parameters, density of tree stands canopy and peat depth) were examined by gradient analysis (NMS) based on the 79 sample plots of forested mires at Lake Padozero (Karelia, Russia). It is demonstrated that the leading gradient of vegetation is associated with the trophic status and is most correlated with pH, Eh, concentration of dissolved oxygen, activity of calcium ions (pCa) and density of stands canopy. The second gradient is associated with different types of water-mineral nutrition and has a medium correlation with the peat depth, temperature and pH. Levelloggers were used to record the dynamics of water level in three sites of forested mires with different vegetation. A simple simulation model of water table variability has been build up; the main compounds of the hydrological budget have been estimated. The highest values of the water level response to precipitation, potential evapotranspiration and runoff are obtained for the spruce site at the margin of mire massif.

Keywords: mire ecosystems, vegetation, ecological factors, mineral nutrition, gradient analysis, water level, simulation

ЗООПЛАНКТОН ВНУТРИБОЛОТНЫХ ПЕРВИЧНЫХ ОЗЁР ШИЧЕНГСКОГО БОЛОТА (ВОЛОГОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Е. В. Лобуничева¹, Д. А. Филиппов²

¹Государственный научно-исследовательский институт
озерного и речного рыбного хозяйства им. Л.С. Берга, Вологодское Отделение – филиал
160012 г. Вологда, ул. Левичева, д. 5, e-mail: lobunicheva_ekaterina@mail.ru

²Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: philipov_d@mail.ru

Представлены результаты исследования зоопланктона двух внутриводных первичных озёр, расположенных в центральной (оз. Шиченгское) и краевой (оз. Полянок) частях крупного болота Шиченгское (Вологодская область). Всего обнаружено 60 видов (20 – Rotifera, 26 – Cladocera, 14 – Copepoda). Таксономическая структура зоопланктон внутриводных озёр сходна с таковой других малых водоёмов Вологодской области. Зоопланктон озёр характеризуется высокими величинами численности и биомассы и низким уровнем доминирования. Доминантами являются эврибионтные и/или фитофильные кладоцеры. Состав доминирующего комплекса зоопланктона первичных водных озёр существенно отличается от характерного для большинства малых водоёмов региона. В зарослях доминируют *Polyphemus pediculus*, *Scapholeberis mucronata*, *Sida crystallina*. В глубоководных участках *Eudiaptomus gracilis* и *Kellicottia longispina* имели значительную численность. От других водных объектов болот зоопланктон первичных озёр отличается более высокой биомассой, но низкой численностью, увеличением доли пелагических и эвритопных организмов.

Ключевые слова: зоопланктон, водные водоёмы, состав, структура, озеро Шиченгское, озеро Полянок.

ВВЕДЕНИЕ

Водные озёра – одни из наиболее характерных внутриводных водных объектов. Они различаются по происхождению (первичные/вторичные), положению в ландшафте (центральное/краевое), морфометрии, гидрохимическому режиму и т.д. Несмотря на то, что озёра не являются структурными элементами водных фаций, они находятся в тесной взаимосвязи с окружающими их водными участками. В работе отражены результаты изучения гидробионтов первичных водных озёр, сфор-

мировавшихся при деградации средне- и послеледниковых водоёмов. Ранее зоопланктон водных озёр Вологодской области изучался лишь преимущественно на территории Дарвинского государственного заповедника (южная тайга) [Лазарева, 1991 (Lazareva, 1991) и др.].

Цель настоящей статьи – охарактеризовать состав, доминантные комплексы и количественные характеристики зоопланктона водных озёр верхового болота, расположенного в средней тайге в границах Вологодской области.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на двух озёрах относительно крупной (~ 160 км²) водной системы – болоте Шиченгское (Сямженский район). Ботаническая и гидрохимическая характеристика последнего приведена нами ранее [Филиппов, 2014, 2015 (Philippov, 2014, 2015)]. Зоопланктону Шиченгского болота посвящено несколько работ [Зайцева и др., 2014, 2016, 2017 (Zaytseva et al., 2014, 2016, 2017)].

Озеро Шиченгское – сравнительно крупный (10.2 км²) остаточный проточный водоём в центре водной системы. Имеет форму близкую к овалу, мелководно (средние глубины не более 1.2–2.3 м), берега низкие и заболоченные, дно ровное с небольшим поднятием в центре, донные отложения – силикатные сапропели. Зарастание прибрежное, реже фрагментарное; изредка встречаются травяно-сфагновые сплавины. Преобладают кубышковые, рдестовые (*Potamogeton natans* L.), рдестово-кубышковые

сообщества. Водоём окружён мезоолиго- и олиготрофными водными участками.

Озеро Полянок – малый (0.04 км²) остаточный непроточный водоём в восточной краевой части болота. Глубины нарастают постепенно от берегов к центру (до 6–7 м), дно покрыто илистыми и торфянистыми отложениями. Преобладают кубышковые и элодеево-моховые (*Calliergon megalophyllum* Mikut. + *Fontinalis antipyretica* Hedw.) ценозы, зарастание прибрежное, отчасти донное; сплавины крайне редки. Водоём окружён облесёнными евтрофными напорного грунтового питания водными участками. Оба озера имеют нейтральные или почти нейтральные, маломинерализованные, мезополи- или полигумозные воды. Озёра посещаются рыбаками-любителями, на их берегах нет поселений. Оз. Шиченгское расположено в границах регионального комплексного заказника «Шиченгский».

Полевые исследования проводились по описанной методике [Филиппов и др., 2017 (Philippov et al., 2017)] в юго-западной части оз. Шиченгского (59°56'59" с.ш., 41°19'15" в.д.) в июле 2012 и 2014 гг. и на оз. Полянок (59°56'58" с.ш., 41°31'40" в.д.) – в июле 2014 г. Пробы зоопланктона отбирались Д.А. Филипповым в типичных ценозах макрофитов и на

участках открытой воды. Воду (50 л) процеживали через сеть Джели (размер ячеек 74 мкм) и фиксировали 4%-ным формалином. Камеральная обработка 25 проб выполнена Н.В. Ивановой и Е.В. Лобуничей. Зоопланктон характеризовали по составу, структуре доминирующего комплекса (виды с относительной численностью более 5%), численности и биомассе.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ниже приведён список видов, отмеченных в озёрах Шиченгского болота. Семейства и виды внутри семейств приведены в алфавитном порядке. Условные обозначения для биотопов: 1 – оз. Шиченгское, заросли, 2012 г., 2 – оз. Шиченгское, открытая вода, 2012 г., 3 – оз. Полянок, заросли, 2014 г., 4 – оз. Полянок, открытая вода, 2014 г., 5 – оз. Шиченгское, заросли, 2014 г., 6 – оз. Шиченгское, открытая вода, 2014 г. Биотопы, в которых виды доминировали, обведены в рамку.

ROTIFERA

Asplanchnidae: *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850 – [3], [4], 5, 6.

Brachionidae: *Brachionus diversicornis* (Daday, 1883) – 1; *B. quadridentatus* Hermann, 1783 – 1, 2, 3, 4; *Kellicottia longispina* Kellicott, 1879 – 3, 4, 5, [6]; *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851) – 5, 6.

Conochilidae: *Conochilus unicornis* Rousselet, 1892 – 1, 3, 5.

Euchlanidae: *Euchlanis incisa* Carlin, 1939 – 1, 2, 3, 4, 5; *E. lyra* Hudson, 1883 – 1; *E. meneta* Myers, 1930 – 1, 2, 3, 4, 5, 6; *E. triquetra* Ehrenberg, 1838 – 1, 3.

Lecanidae: *Lecane* (s. str.) *luna* (Müller, 1776) – 1, 2, 3, 4, 6; *Lecane* sp. – 1, 3.

Mytilinidae: *Mytilina mucronata* (Müller, 1773) – 1, 3, 4, 5, 6; *M. ventralis* (Ehrenberg, 1832) – 3.

Notommatidae: *Notommata aurita* (Müller, 1786) – 6.

Synchaetidae: *Bipalpus hudsoni* (Imhof, 1891) – 6; *Polyarthra* sp. – 3, 5, 6.

Trichocercidae: *Trichocerca* (s. str.) *capucina* (Wierzejski et Zacharias, 1893) – 1, 3; *T.* (s. str.) *cylindrica* (Imhof, 1891) – 6; *Trichocerca* sp. – 3.

CLADOCERA

Bosminidae: *Bosmina* (B.) *longirostris* (O.F. Müller, 1785) – 1, [2], 3, 4, 5, 6; *B. (Eubosmina) longispina* Leydig, 1860 – 1, [2], 3, 4.

Chydoridae: *Acroperus harpae* (Baird, 1834) – 1, 2, 3, 4, 5; *Alona affinis* (Leydig, 1860) – 1, 2, 3, 4; *A. costata* Sars, 1862 – 1, 2, 4, 5, 6; *A. quadrangularis* (O.F. Müller, 1785) – 2, 3, 4, 5; *Alona* sp. – 1, 2, 3, 4; *Alonella excisa* (Fischer, 1854) – 4; *A. exigua* (Lilljeborg, 1901) – 3, 5; *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1785) – [1], [2], [3], [4], 5, 6; *Disparalona rostrata* (Koch, 1841) – 1, 2, 5; *Euryercus lamellatus* (O.F. Müller, 1776) – 1, 2, 3, 4, 5; *Graptoleberis testudinaria* (Fischer, 1851) – 1, 2, 3, 4, 5; *Pleuroxus trigonellus* (O.F. Müller, 1785) – 1, 3, 5; *P. truncatus* (O.F. Müller, 1785)

– 1, 2, 3, 4, 5; *Rhynchotalona falcata* (Sars, 1862) – 2.

Daphniidae: *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Müller, 1785) – [1], 2, 3, [4], 5, 6; *Daphnia* (D.) *cristata* Sars, 1862 – 1, 2, 3; *D. (D.) galeata* Sars, 1864 – 2, 3, 4; *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller, 1776) – 1, 2, 3, 4, [5], 6; *Simocephalus vetulus* (O.F. Müller, 1776) – 1, 2, 3, 4, 5.

Leptodoridae: *Leptodora kindtii* (Focke, 1844) – 1, 2, 3, 4.

Macrothricidae: *Ophryoxus gracilis* Sars, 1862 – 1, 2, 4.

Polyphemidae: *Polyphemus pediculus* (Linnaeus, 1761) – [1], 2, 3, 4, [5], [6].

Sididae: *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin, 1848) – 1, 2, 3, 6; *Sida crystallina* (O.F. Müller, 1776) – 1, 2, 3, 4, 5, 6.

COPEPODA

Cyclopidae: *Cyclops kolensis* Lilljeborg, 1901 – 4; *C. strenuus* Fischer, 1851 – 1, 2, 3, 4, 5, 6; *C. vicinus* Uljanin, 1875 – 5, 6; *Diacyclops bicuspidatus* (Claus, 1857) – 1, 2, 3, 4, 5; *Ectocyclops phaleratus* (Koch, 1838) – 1, 3, 4, 5; *Eucyclops macruroides* (Lilljeborg, 1901) – 1, 2, 4; *E. macrurus* (Sars, 1863) – 3, 4, 5, 6; *E. serrulatus* (Fischer, 1851) – 1, 2, 3, 4, 5, 6; *Eucyclops* sp. (Fischer, 1851) – 1, 2, 3, 4, 5, 6; *Macrocyclus albidus* (Jurine, 1820) – 3, 4, 5, 6; *Megacyclops viridis* (Jurine, 1820) – 3, 5; *Mesocyclus leuckarti* (Claus, 1857) – 1, 2, 3, 4, 5, 6; *Paracyclops affinis* (Sars, 1863) – 1, 2, 3, 4, 5.

Diaptomidae: *Eudiaptomus gracilis* (Sars, 1863) – 1, 2, 3, 4, 5, [6].

В составе зоопланктона внутриболотных озёр Шиченгского болота выявлено 60 видов, из 40 родов и 18 семейств, из них коловраток – 20 видов, ветвистоусых ракообразных – 26, веслоногих ракообразных – 14. В оз. Полянок зафиксирован 41 вид (Rotifera – 12, Cladocera – 17, Copepoda – 12), а в оз. Шиченгском – 55 (в 2012 г. обнаружено 44 вида (Rotifera – 11, Cladocera – 24, Copepoda – 9), в 2014 г. – 51 вид (Rotifera – 14, Cladocera – 24, Copepoda – 13)). Согласно величине индекса Чекановского-Съеренсена (0.75), для зоопланктона озёр характерно значительное видовое сходство, что связано с их единой историей формирования.

В водных фитоценозах зоопланктон характеризуется большим видовым богатством. В оз. Шиченгское в зарослях обнаружен 51 вид

(на открытых участках – 42). Состав ракообразных на всех изученных участках был схож, но лишь в зарослях макрофитов были обнаружены коловратки *Brachionus diversicornis*, *Conochilus unicornis*, *Euchlanis lyra*, *E. triquetra*, *Mytilina ventralis*, *Trichocerca capucina*. Для заросшей литорали оз. Полянок характерно большее видовое богатство кладоцер (преимущественно за счёт представителей сем. Chydoridae). Различия в составе зоопланктона разных биотопов в оз. Полянок выражены в большей степени, нежели в оз. Шиченгское (что, вероятно, связано с большим диапазоном глубин).

Число видов зоопланктеров в единичной пробе в разных биотопах достоверно различалось лишь в оз. Шиченгское (в пелагиали – 21 ± 2 , в зарослях – 27 ± 2). В оз. Полянок количество видов в пробе в сходных сообществах равно 21 ± 3 и 22 ± 2 соответственно. Зоопланктон озёр характеризуется значительной выравненностью. Индекс видового разнообразия Шеннона, рассчитанный по численности организмов в оз. Шиченгское равен 3.5 ± 0.24 , по биомассе – 3.9 ± 0.12 , в оз. Полянок – 4.3 ± 0.18 и 3.3 ± 0.20 соответственно.

Зоопланктон изученных внутриболотных озёр по таксономической структуре сходен с малыми водоёмами Вологодской области. Об этом свидетельствуют как величины видового богатства, так и представленность отдельных таксонов зоопланктеров. Несмотря на внутриболотное положение, в данных водоёмах отсутствуют ацидофильные виды, обнаруженные в тоже самое время в типичных болотных водных объектах (топь, мочажина). Это обусловлено нейтральной реакцией воды в озёрах. В составе планктона озёр наиболее часто встречаются фитофильные виды. Пелагические коловратки и ракообразные характеризуются меньшей

встречаемостью, даже в сравнительно глубоководном оз. Полянок. При этом (как и во многих малых водоёмах области) благодаря ветровому перемешиванию, приуроченность организмов разных экологических требований к заросшим/открытым биотопам озёр незначительна.

Зоопланктон озёр характеризовался высокими величинами численности и биомассы во все периоды наблюдений (см. таблицу 1). Средняя плотность в оз. Шиченгское составила 604 ± 150.9 тыс.экз./м³, при биомассе 10.5 ± 2.57 г/м³. Численность и биомасса зоопланктона в 2012 и 2014 гг. значительно отличались. Это связано с массовым развитием в 2014 г. кладоцер *Chydorus sphaericus* и коловраток *Asplanchna priodonta*. В период исследований хидорус составлял 89.0% численности планктона, тогда как коловратка, составляя всего 3.0% общей плотности, обеспечивала 79.0% биомассы планктона. Общая плотность зоопланктона в 2014 г. в среднем по водоёму была равна 1072 ± 187.7 тыс.экз./м³, а биомасса – 18.6 ± 3.09 г/м³. В 2012 г. аналогичные показатели были равны 85 ± 11.2 тыс.экз./м³ и 1.5 ± 0.28 г/м³ соответственно, что можно считать более объективными данными об уровне развития зоопланктона оз. Шиченгского.

Высокие плотность *Chydorus sphaericus* (до 1724 тыс.экз./м³) и биомасса *Asplanchna priodonta* (до 23.5 г/м³) в июле 2014 г. скорректировали и пространственные различия зоопланктона оз. Шиченгское. В этот период наибольшие количественные показатели зафиксированы на открытых участках водоёма (см. таблицу 1). Доминантами во всех биотопах являлись ветвистоусые ракообразные. В зарослях закономерно наблюдалось повышение обилия фитофильных видов (*Graptoleberis testudinaria*, *Polyphemus pediculus*, *Sida crystallina*).

Таблица 1. Средние численность (тыс.экз./м³) и биомасса (г/м³) зоопланктона болотных озёр

Table 1. Average number (тыс.экз./м³) and biomass (г/м³) of zooplankton of mire lakes

Группа Taxon	оз. Шиченгское Lake Shichenskoe				оз. Полянок Lake Polyanok	
	2012		2014		2014	
	заросли macrophytes	открытая вода open water	заросли macrophytes	открытая вода open water	заросли macrophytes	открытая вода open water
Rotifera	$\frac{6 \pm 1}{0.009 \pm 0.002}$	$\frac{2 \pm 1}{0.003 \pm 0.002}$	$\frac{27 \pm 9}{8.616 \pm 2.661}$	$\frac{35 \pm 6}{16.012 \pm 3.473}$	$\frac{2 \pm 1}{0.003 \pm 0.002}$	$\frac{24 \pm 18}{0.073 \pm 0.017}$
Cladocera	$\frac{71 \pm 6}{1.672 \pm 0.227}$	$\frac{72 \pm 25}{0.959 \pm 0.501}$	$\frac{794 \pm 275}{5.710 \pm 1.691}$	$\frac{1150 \pm 227}{5.894 \pm 2.038}$	$\frac{55 \pm 15}{6.546 \pm 2.163}$	$\frac{78 \pm 14}{2.800 \pm 1.048}$
Copepoda	$\frac{17 \pm 3}{0.191 \pm 0.044}$	$\frac{1 \pm 1}{0.005 \pm 0.002}$	$\frac{77 \pm 14}{0.496 \pm 0.121}$	$\frac{61 \pm 16}{0.404 \pm 0.168}$	$\frac{23 \pm 7}{0.261 \pm 0.143}$	$\frac{226 \pm 26}{0.344 \pm 0.044}$
Всего	$\frac{93 \pm 4}{1.873 \pm 0.217}$	$\frac{75 \pm 26}{0.967 \pm 0.502}$	$\frac{898 \pm 290}{14.822 \pm 4.382}$	$\frac{1246 \pm 243}{22.310 \pm 4.106}$	$\frac{80 \pm 21}{6.811 \pm 2.297}$	$\frac{328 \pm 58}{3.215 \pm 0.987}$

Примечание. Выше черты – численность, ниже – биомасса; приведены средние значения и стандартная ошибка.

В 2012 г. пространственная структура зоопланктона оз. Шиченгское было сходна с

таковой в большинстве малых мелководных водоёмов региона [Лобуничева, 2008 (Lobuni-

cheva, 2008)]. Наибольшие численность и биомасса отмечались в зарослевой зоне (см. таблицу 1). Доминантами на всех участках водоёма были кладоцеры. Помимо *Chydorus sphaericus* в их число входили *Ceriodaphnia quadrangula* и виды рода *Bosmina*. Вид *Asplanchna priodonta* в июле 2012 г. в озере не обнаружен. Вероятно, численность коловратки в озере была крайне низкой, что соответствует её циклу развития во многих водоёмах [Ривьер, 2012 (Rivyer, 2012)].

В оз. Полянок средняя плотность зоопланктонов в летний период была равна 163 ± 55.9 тыс.экз./м³, а биомасса 5.6 ± 1.66 г/м³. Наибольшей плотности в водоёме достигали копеподы. Более 90% биомассы зоопланктона составляли кладоцеры, в составе которых доминировали *Polyphemus pediculus* (78% биомассы группы). Высокая плотность науплиев циклопов обусловила более высокую общую численность планктона на открытых участках водоёма (см. таблицу 1). При этом биомасса зоопланктонов в глубоководной части озера была более чем в два раза ниже таковой в зарослях.

В составе зоопланктона оз. Полянок (как и в оз. Шиченгское) доминировало небольшое число видов. Так в зарослях доминантами являлись *Polyphemus pediculus* и *Scapholeberis mucronata*, в рдестовых ценозах высокой плотностью и биомассой характеризовалась также *Sida crystallina*. В глубоководных участках водоёма значительная численность отмечалась у *Eudiaptomus gracilis* и *Kellicottia longispina*.

Таблица 2. Некоторые характеристики зоопланктона разнотипных болотных водных объектов

Table 2. Some characteristics of zooplankton of polytypic mire water bodies

Параметр Parameter	Водный объект Mire water bodies				
	оз. Шиченгское Lake Shichenskoe	оз. Полянок Lake Polyanok	ручей stream	топь lagg	мочажина hollow
Число видов	55	41	52	52	36
Доля прибрежных/пелагических видов, %	53/19	51/18	61/11	70/6	73/3
Средняя численность, тыс.экз./м ³ (июль 2014 г.)	1072	163	229	1403	975
Средняя биомасса, г/м ³ (июль 2014 г.)	18.6	5.6	8.8	3.5	2.0
Средняя индивидуальная масса организма, мг	0.017 ± 0.0015	0.058 ± 0.0158	0.032	0.003	0.002

Водные объекты Шиченгского болота характеризуются сходным видовым богатством зоопланктона (см. таблицу 2). Это легко объясняется общностью территории, а также тем, что при развитии болота происходило расселение гидробионтов из озёр во вновь формирующиеся болотные водоёмы. При этом возможность существования отдельных видов беспозвоночных лимитировалась абиотическими условиями самих водоёмов (рН, трофность, степень и характер зарастания и т.д.). Стоит заметить, что таксономическая структура зоопланктона изучен-

Зоопланктон оз. Шиченгское характеризуется высокими величинами численности и биомассы, сходными с таковыми в малых мезотрофных водоёмах области с выраженной литоральной зоной и заросшей макрофитами [Лобуничева, 2008 (Lobunicheva, 2008)]. Численность и биомасса зоопланктона оз. Полянок несколько ниже и близки к показателям, характерным для очень малых озёр области с заболоченными водосборами [Лобуничева, 2010 (Lobunicheva, 2010)]. При этом для оз. Шиченгское характерны вспышки численности отдельных видов, что было зафиксировано в 2014 г. Численность и биомасса зоопланктона при этом увеличились более чем в 10 раз по сравнению с аналогичными периодами прошлых лет. Отметим, что для зоопланктона оз. Полянок подобные особенности динамики выявлены не были.

Особенностью зоопланктона первичных озёр болота Шиченгское является низкий уровень доминирования. Индекс Симпсона в оз. Шиченгское составлял 0.18 ± 0.025 по численности и 0.11 ± 0.009 по биомассе зоопланктонов. Для зоопланктона оз. Полянок этот показатель равен 0.08 ± 0.007 и 0.17 ± 0.019 соответственно. Независимо от характера биотопа доминирующей группой были эврибионтные и/или фитофильные кладоцеры. Состав доминирующего комплекса зоопланктона первичных болотных озёр существенно отличается от характерного для большинства малых водоёмов региона [Лобуничева, 2009 (Lobunicheva, 2009)].

ных типов водных объектов различается, что подтверждается величинами индекса видового сходства (не превышает 0.4 для всех водоёмов). Большинство обнаруженных в составе планктона оз. Шиченгское и Полянок организмов – кладоцеры. В ручье, мочажине и топи по числу видов преобладают коловратки. По характеру местообитаний в составе зоопланктона водных объектов преобладают прибрежные и зарослевые виды, что закономерно связано с интенсивным развитием макрофитов. В озёрах доля этих организмов снижается, а роль пелагических и

эвритопных организмов соответственно возрастает (см. таблицу 2). Характерной особенностью зоопланктона болотных водных объектов, в отличие от озёр, является присутствие узкоспециализированных болотных видов (например, *Keratella paludosa*, *Lecane lunaris*, *Chydorus ovalis*, *Kurzia latissima*, *Streblocerus serri-caudatus*, *Diacyclops nanus*, *Ectocyclops phaleratus*). В сравнении с другими водными объектами болота [Зайцева и др., 2014, 2016, 2017 (Zaytseva et al., 2014, 2016, 2017)] зоопланктон первичных озёр характеризуется более высокой биомассой, но низкой численностью (см. таблицу 2). Структура доминирующего комплекса зоопланктона в разнотипных болотных водоёмах различается. В ручье, топи и мочажине к числу доминантов принадлежат несколько ви-

дов коловраток (*Conochilus unicornis*, *Dissotrocha aculeata*, *Testudinella emarginula*, *Mytilina mucronata*, *Cephalodella* sp.), представители подсемейства Aloninae и циклопы *Ectocyclops phaleratus*, *Paracyclops affinis*. В озёрах высоких численности и биомассы достигают кладоцеры *Chydorus sphaericus*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Polyphemus pediculus* и виды рода *Bosmina*.

В целом, на современном этапе развития Шиченгское болото оказывает наименьшее влияние на структуру планктонных сообществ первичных озёр. В значительной степени это связано с исходным происхождением данных водоёмов и их морфологическими особенностями (значительные объёмы водных масс, наличие диапазона глубин и т.п.).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Первичные болотные озёра «наследуют» биоту послеледниковых водоёмов, которая трансформируется под влиянием формирующегося болота и служит своеобразным первичным «банком» для расселения различных групп организмов в образующиеся на болоте водные объекты. Внутриволотные озёра (имеющие исходно общее происхождение, схожий гидрохимический состав и гидрологический режим, но при этом различающиеся по площади, распределению глубин и разнообразию биотопов) отличаются между собой по составу, доминантным комплексам и количественным характеристикам биоты. В целом, по видовому составу

зоопланктон озёр Шиченгского болота отличается от такового вторичных болотных водных объектов, но при этом близок к планктону малых озёр неболотного происхождения таёжной зоны. Для внутриволотных озёр характерны высокие значения численности и биомассы зоопланктона. При этом наибольшие величины этих показателей (а также их сезонные всплески) отмечались для мелководного болотного озера. На современный состав, структуру и динамику гидробиоценозов болотных озёр, окружающее эти водоёмы Шиченгское болото, оказывает не прямое, но при этом, вероятно, наименьшее влияние.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект №14-04-32258 мол_а). Авторы признательны Н.В. Ивановой за определение части проб, В.А. Филиппову – за помощь в полевых исследованиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зайцева В.Л., Филиппов Д.А., Лобуничева Е.В. Зоопланктон мочажин верховых болот центральной части Вологодской области // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биология. 2016. Вып. 2. С. 4–17. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.201
- Зайцева В.Л., Филиппов Д.А., Лобуничева Е.В. Состав и сезонная динамика зоопланктона ручья верхового болота // Учёные записки Петрозаводского государственного университета. 2017. № 2(163). С. 69–76.
- Зайцева В.Л., Филиппов Д.А., Лобуничева Е.В., Михайлова А.А. Влияние *Utricularia intermedia* на структуру сообществ водных беспозвоночных болотных водоёмов // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16, № 5. С. 276–281.
- Лазарева В.И. Зоопланктон малых озёр Дарвинского заповедника в связи с индикацией антропогенного закисления: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 27 с.
- Лобуничева Е.В. Зарослевый зоопланктон некоторых малых озёр Вологодской области // Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы поддержания биоразнообразия: Материалы Всероссийской конф. с междунар. участием (Вологда, Россия, 24–28 ноября 2008 г.). Вологда, 2008. С. 188–192.
- Лобуничева Е.В. Зоопланктон малых водоёмов разных ландшафтов Вологодской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2009. 20 с.
- Лобуничева Е.В. Зоопланктон малых озёр с заболоченными водосборами (Вологодская область) // Биология внутренних вод: тез. докл. XIV Шк.-конф. молодых учёных (Борок, 26–30 октября 2010 г.). Борок, 2010. С. 29–30.
- Ривьер И.К. Холодноводный зоопланктон озёр бассейна Верхней Волги. Ижевск, 2012. 381 с. + 4 л. вкл.
- Филиппов Д.А. Гидрохимическая характеристика внутриволотных водоёмов (на примере Шиченгского верхового болота, Вологодская область) // Вода: химия и экология. 2014. № 7(73). С. 10–17.

- Филиппов Д.А. Флора Шиченгского водно-болотного угодья (Вологодская область) // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2015. Т. 9, № 4. С. 86–117.
- Филиппов Д.А., Прокин А.А., Пржиборо А.А. Методы и методики гидробиологического исследования болот: учебное пособие. Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та, 2017. 207 с.

REFERENCES

- Lazareva V.I. 1991. Zooplankton malykh ozyor Darvinskogo zapovednika v svyazi s indikatsiej antropogennogo zakisleniya [Zooplankton of small lakes of Darvinskiy Reserve in connection with the indication of anthropogenic acidification]. Avtoreferat dissertatsii na soiskanie uchenoj stepeni kandidata biol. nauk. Moskva. 27 s. [In Russian]
- Lobunicheva E.V. 2008. Zaroslevyj zooplankton nekotorykh malykh ozyor Vologodskoj oblasti [Zooplankton in dense macrophyte stands of some small lakes of the Vologda Region] // Vodnye ekosistemy: troficheskie urovni i problemy podderzhaniya bioraznoobraziya: Materialy Vserossijskoj konf. s mezhdunarodnym uchastiem (Vologda, Rossiya, 24–28 noyabrya 2008 g.). Vologda. S. 188–192. [In Russian]
- Lobunicheva E.V. 2009. Zooplankton malykh vodoyomov raznykh landshaftov Vologodskoj oblasti [Zooplankton of small water bodies of different landscapes of the Vologda Region]. Avtoreferat dissertatsii na soiskanie uchenoj stepeni kandidata biol. nauk. Borok. 20 s. [In Russian]
- Lobunicheva E.V. 2010. Zooplankton malykh ozyor s zabolochennymi vodosborami [Zooplankton of small lakes with paludified catchment area (Vologda Region)] // Biologiya vnutrennikh vod: tezisy dokladov XIV Shkoly-konf. molodykh uchyonykh (Borok, 26–30 oktyabrya 2010 g.). Borok. S. 29–30. [In Russian]
- Philippov D.A. 2014. Gidrokhimicheskaya kharakteristika vntribolotnykh vodoyomov (na primere Shichenskogo verkhovogo bolota, Vologodskaya oblast') [Hydrochemical characteristics of mire water tracks (by the example of Shichenskoe raised bog, Vologda Region)] // Voda: khimiya i ekologiya. № 7(73). S. 10–17. [In Russian]
- Philippov D.A. 2015. Flora Shichenskogo vodno-bolotnogo ugod'ya (Vologodskaya oblast') [Flora of wetland "Shichenskoe" (Vologda Region, Russia)] // Fitoraznoobrazie Vostochnoj Evropy. Vol. 9, № 4. S. 86–117. [In Russian]
- Philippov D.A., Prokin A.A., Przhiboro A.A. 2017. Metody i metodiki gidrobiologicheskogo issledovaniya bolot: uchebnoe posobie. [Methods and methodology of hydrobiological study of mires: tutorial]. Tyumen': Izd-vo Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. 207 s. [In Russian]
- Rivyer I.K. 2012. Kholodnovodnyj zooplankton ozyor bassejna Verkhnej Volgi [Cold-water zooplankton of lakes in Upper Volga basin]. Izhevsk. 381+4 s. [In Russian]
- Zaytseva V.L., Philippov D.A., Lobunicheva E.V. 2016. Zooplankton mochazhin verkhovykh bolot tsentral'noj chasti Vologodskoj oblasti [Zooplankton of raised bogs hollows in the central part of the Vologda Region] // Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Ser. 3. Biologiya. Is. 2. S. 4–17. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.201 [In Russian]
- Zaytseva V.L., Philippov D.A., Lobunicheva E.V. 2017. Sostav i sezonnaya dinamika zooplanktona ruch'ya verkhovogo bolota [Composition and seasonal dynamics of zooplankton in a raised bog stream] // Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta. № 2(163). S. 69–76. [In Russian]
- Zaytseva V.L., Philippov D.A., Lobunicheva E.V., Mikhaylova A.A. 2014. Vliyanie *Utricularia intermedia* na strukturu soobshchestv vodnykh bespozvonochnykh bolotnykh vodoyomov [Influence of *Utricularia intermedia* on the aquatic invertebrate community structure in mire water tracks] // Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossijskoj akademii nauk. Vol. 16, № 5. S. 276–281. [In Russian]

ZOOPLANKTON OF INTRAMIRE PRIMARY LAKES OF THE SHICHENSKOE MIRE (VOLOGDA REGION, RUSSIA)

E. V. Lobunicheva¹, D. A. Philippov²

¹Vologda Department, L.S. Berg State Research Institute on Lake and River Fisheries
Vologda, 160012, Russia, e-mail: lobunicheva_ekaterina@mail.ru

²Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences
Borok, 152742, Russia, e-mail: philippov_d@mail.ru

The zooplankton was studied in two intramire primary lakes, Shichenskoe and Polyanok, located in the central and marginal parts, respectively, of the large mire Shichenskoe (Vologda Region). A total of 60 species were found (20 in Rotifera, 26 in Cladocera, and 14 in Copepoda). The taxonomic structure of zooplankton in intramire lakes is similar to those in other small water bodies of Vologda Region. The zooplankton of the lakes is characterized by high abundance and biomass values and low dominance. The dominant taxa were eurybiontic and/or phytophilic Cladocera species. The study lakes considerably differ from most small water bodies in the Vologda Region in the composition of dominant taxa. In the stands of aquatic macrophytes, *Polyphemus pediculus*, *Scapholeberis mucronata* and *Sida crystallina* were dominant. In the deep-water sites, *Eudiaptomus gracilis* and *Kellicottia longispina* were abundant. The zooplankton of the primary lakes is characterized by the higher biomass and smaller abundance values, and an increased percentage of pelagic and eurytopic species, as compared with other mire water bodies.

Keywords: zooplankton, mire water bodies, composition, structure, Lake Shichenskoe, Lake Polyanok

ВОДНЫЕ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫЕ (НЕМПТЕРА: НЕТЕРОПТЕРА) ВОДОЁМОВ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ БЕРЕЗИНСКОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА

А. О. Лукашук

Березинский биосферный заповедник

21188 д. Домжеричи, Витебская обл., Лепельский р-н, Республика Беларусь, e-mail: lukashukao@tut.by

В водоёмах верховых болот Березинского биосферного заповедника (Беларусь) выявлено 33 вида водных настоящих полужесткокрылых насекомых из 10 семейств, наиболее богато представлено семейство Corixidae – 13 видов. Своеобразие рассматриваемой гетероптерофауне придают большей частью редкие ацидофильные виды: *Cymatia bondsdorffii* (C.R. Sahlberg, 1819), *Glaenocoris propinqua propinqua* (Fieber, 1860), *Notonecta reuteri reuteri* Hungerford, 1928, *Hebrus ruficeps* Thomson, 1871 и *Gerris sphagnetorum* Gaunitz, 1947; последний занесен в Красную книгу Республики Беларусь.

Ключевые слова: Heteroptera, болотные водоёмы, верховые болота, Беларусь.

ВВЕДЕНИЕ

Обеспечение водного питания рек и озёр, длительной консервации углерода, поддержания регионального микроклимата, существования ряда стенотопных видов живых организмов определяет значение болот для функционирования биосферы [Schouten, 2002; Козулин и др., 2017 (Kozulin et al., 2017)].

В Беларуси болота занимают 17186 км², из них 18.3% (3145 км²) приходится на верховые болота. 58.9% последних располагается в той же подзоне дубово-тёмнохвойных лесов, что и Березинский заповедник [Зеленкевич и др., 2016 (Zeliankevich et al., 2016)].

В Березинском биосферном заповеднике (Витебская область, Лепельский район) на болота приходится 520 км², то есть более половины (60.8%) его территории. Болотные системы и отдельные болотные массивы заповедника взаимосвязаны между собой, а также с озёрами, лесными ручьями и речками и составляют единую комплексную водно-болотную систему. Преобладающим типом болот в заповеднике являются низинные (54.4%), за ними следуют переходные (35.3%) и верховые (10.3%) [Ивкович, Ивкович, 2000 (Ivkovich, Ivkovich, 2000)]. В заповеднике выделено две категории верховых болот. Лесные верховые болота представлены различными ассоциациями с участием болотных форм *Pinus sylvestris* L. (сосново-пушицево-сфагновые, сосново-пушицево-

кустарничково-сфагновые, сосново-багульниково-сфагновые и сосново-багульниковые, сосново-голубично-багульниковые, сосново-багульниково-долгомошные). На безлесных/открытых верховых болотах выделены кустарничково-пушицево-сфагновые, осоково-сфагновые и шейхцериево-сфагновые ассоциации. Для открытых верховых болот характерны грядово-мочажинные комплексы, где имеется чёткая дифференциация растительности в соответствии с микрорельефом: в мочажинах – *Scheuchzeria palustris* L., *Carex limosa* L., топяные виды сфагновых мхов, на грядах – кустарнички семейства Ericaceae, единичные деревья *Pinus sylvestris*, мхи *Polytrichum strictum* Brid., *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr., *S. magellanicum* Brid., *S. angustifolium* (C.E.O. Jensen. ex Russow) C.E.O. Jensen [Ивкович, Ивкович, 2000 (Ivkovich, Ivkovich, 2000); Степанович и др., 2005 (Stepanovich et al., 2005)].

Водные клопы играют важную роль в регуляции численности большинства других видов водных беспозвоночных и некоторых позвоночных животных (либо как хищники, либо как жертвы), водорослей; могут наносить значительный ущерб рыбному хозяйству [Канюкова, 2006 (Kanyukova, 2006)]. В связи с этим, изучение водных настоящих полужесткокрылых насекомых водоёмов верховых болот представляется актуальным.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом к настоящему сообщению послужили как собственные сборы автора, выполненные в полевые сезоны 1987–2016 гг. на верховых болотах Березинского биосферного заповедника (Беларусь), так и материалы, любезно предоставленные для изучения коллегами: А.Д. Писаненко, к.б.н. С.К. Рындевичем, С.В. Салуком, к.б.н. Л.С. Чумаковым, к.б.н.

Е.В. Шавердо, за что я им искренне признателен.

Изучение водных полужесткокрылых насекомых проводилось по стандартным методам, изложенным в соответствующих руководствах [Jansson, 1986; Денисова, 1999 (Denisova, 1999); Канюкова, 2006 (Kanyukova, 2006); Голуб и др., 2012 (Golub et al., 2012)].

Сборы выполнены на литорали, в зарослях макрофитов, наносах, в толще, у уреза и на поверхности воды 5 озёр заповедника, водосбор которых находится на верховых болотах, трёх небольших искусственных водоёмах (по краю Рожнянского и Домжерицкого болот), а также периодически заливаемых из лагов окрестных верховых болот, мочажинах, небольших понижениях различного происхождения (пространство между кочек, древесные вывороты, и т.п.) на поверхности верхового болота и в толще сфагновых мхов. Последние четыре из шести местообитаний периодически высыхают, иногда несколько раз в течение сезона.

Оз. Пострежское – бессточное, расположенное в центре одноименного верхового болота (30.86 км²). Из оз. Московца [находится в центре верхового болота Жары (48.19 км²)] вытекает р. Московца. Озёра

Домжерицкое, Ольшица, Плавно проточные, соединены р. Сергуч, также как и р. Московца, впадающей в р. Березина, и по берегам в значительной степени ограничены Домжерицким (109.06 км²) и Слободским (22.02 км²) верховыми болотами.

Для учёта видов в полевых условиях применялся ручной сбор, промывание различных субстратов в ванночке с водой, просеивание почвенным ситом озёрных наносов, лов в воде и на её поверхности стандартным водным сачком. Насекомые, обитающие в растительном субстрате, детрите, мхах, собирались методом ручного разбора проб в пластиковом поддоне, просеиванием с использованием стандартных почвенных сит и ловушками Барбера (в месте учёта – линия из 15 полистироловых стаканов с диаметром отверстия 72 мм через 10 м, фиксировали насыщенным раствором NaCl).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

К настоящему времени в Березинском биосферном заповеднике на верховых болотах выявлено 33 вида водных полужесткокрылых (Hemiptera: Heteroptera), относящихся к 10 семействам двух инфраотрядов: Nepomorpha и Gerromorpha, что составляет 67.3% рецентной фауны водных клопов Беларуси [Лукашук, Мороз, 2007 (Lukashuk, Moroz, 2007)].

Наибольшим числом видов на верховых болотах заповедника характеризуется семейство Corixidae – 13 видов (39.4% учтённой гемиптерофауны), за ним следует семейство Gerridae с 7 видами (21.2%). Остальные 8 семейств представлены на верховых болотах 1–3 видами (доля каждого из них составляет менее 10%). Таким образом, около двух третей видов водных клопов на верховых болотах заповедника составляют водомерки в узком смысле и гребляки.

Из родов максимально представлены *Sigara* Fabricius, 1775 и *Gerris* Fabricius, 1794 – по 5 видов, за ними следует *Notonecta* Linnaeus, 1758 – 3 вида, 5 родов насчитывают по 2 вида и оставшиеся 10 родов одновидовые.

По местообитаниям водные полужесткокрылые распределились (в порядке убывания числа отмеченных видов в пределах каждого экотона) следующим образом:

1) болотные озёра – 30 видов: *Nepa cinerea* Linnaeus, 1758, *Ranatra linearis* (Linnaeus, 1758), *Cymatia bondsdorffii* (C.R. Sahlberg, 1819), *Cymatia coleoptrata* (Fabricius, 1777), *Glaenocoris propinqua propinqua* (Fieber, 1860), *Callicorixa praeusta praeusta* (Fieber, 1848), *Corixa dentipes* Thomson, 1869, *Corixa punctata* (Illiger, 1807), *Hesperocorixa linnaei* (Fieber, 1848), *Sigara semistriata* (Fieber, 1848), *Sigara striata* (Lin-

naeus, 1758), *Sigara distincta* (Fieber, 1848), *Sigara falleni* (Fieber, 1848), *Sigara fossarum* (Leach, 1817), *Ilyocoris cimicoides cimicoides* (Linnaeus, 1758), *Notonecta glauca glauca* Linnaeus, 1758, *Notonecta reuteri reuteri* Hungerford, 1928, *Plea minutissima minutissima* Leach, 1817, *Mesovelis furcata* Mulsant et Rey, 1852, *Hebrus pusillus pusillus* (Fallén, 1807), *Hebrus ruficeps* Thomson, 1871, *Hydrometra gracilentata* Horváth, 1899, *Microvelia buenoi* Drake, 1920, *Microvelia reticulata* (Burmeister, 1835), *Aquarius paludum paludum* (Fabricius, 1794), *Gerris argentatus* Schummel, 1832, *Gerris lacustris* (Linnaeus, 1758), *Gerris odontogaster* (Zetterstedt, 1828), *Gerris lateralis* Schummel, 1832, *Limnoporus rufoscutellatus* (Latreille, 1807);

2) искусственные небольшие водоёмы (бывшие водопой для домашних животных) – 8 видов: *Nepa cinerea*, *Ranatra linearis*, *Hesperocorixa sahlbergi* (Fieber, 1848), *Notonecta glauca glauca*, *Notonecta lutea* Müller, 1776, *Plea minutissima minutissima*, *Microvelia reticulata*, *Gerris odontogaster*;

3) заливаемые из краевых топей (узкая полоса переходного болота (мезотрофного) по границе верхового (олиготрофного), отделяющая его от суходола [Schouten, 2002; Joosten et al., 2017]) края верховых болот – 7 видов: *Hesperocorixa sahlbergi*, *Ilyocoris cimicoides cimicoides*, *Notonecta glauca glauca*, *Microvelia reticulata*, *Gerris lacustris*, *Gerris sphagnetorum* Gaunitz, 1947, *Limnoporus rufoscutellatus*;

4) мочажины – 5 видов: *Hebrus ruficeps*, *Hydrometra gracilentata*, *Microvelia buenoi*, *Microvelia reticulata*, *Gerris sphagnetorum*;

5) небольшие понижения различного происхождения на поверхности верхового

болота – 2 вида: *Gerris lacustris*, *Limnopus rufoscutellatus*;

б) толща сфагновых мхов – единственный вид *Hebrus ruficeps*.

Наиболее богата водная гемиптерофауна в болотных озёрах – 90.9% отмеченных видов. Она, вероятно, и формирует видовой состав водных клопов остальных болотных водоёмов верховых болот. С верховыми болотами в условиях заповедника и Белоруссии, в целом, тесно связаны следующие виды: *Cymatia bondsdorffii*, *Glaenocoris propinqua propinqua*, *Notonecta reuteri reuteri*, *Hebrus ruficeps*, *Gerris sphagnetorum*, достаточно редко встречающиеся в других местообитаниях и придающие своеобразие рассматриваемой гетероптерофауне [Лукашук, Мороз, 2007 (Lukashuk, Moroz, 2007)]. Три вида (*Hesperocoris linnaei*, *Sigara fossarum* и *Notonecta lutea*) часто встречаются на верховых болотах, но при этом отмечены и в других местообитаниях. Остальные виды не демонстрируют особой привязанности в условиях Беларуси к верховым болотам.

Ряд видов включён в Красные книги и красные списки различного ранга в Европей-

ском союзе (например, *Notonecta lutea*), России (*Nepa cinerea*, *Ranatra linearis* и др.) и Беларуси (*Corixa punctata*, *Cymatia bondsdorffii*, *Glaenocoris propinqua propinqua*, *Gerris sphagnetorum*), что ещё раз демонстрирует важность особо охраняемых природных территорий в сохранении редких и находящихся под угрозой исчезновения видов.

По вертикальному распределению в водных объектах можно выделить две экологические группы полужесткокрылых нектонную – 60.6% (Nepomorpha, 20 видов), доминируют, и эпинеustonную – 39.4% (Gerromorpha, 13 видов).

Все без исключения водные полужесткокрылые, отмеченные на верховых болотах Березинского заповедника, являются потребителями животной пищи, к хищникам отнесены 20 видов, к зоофитофагам – 13 видов семейства Corixidae. На стадии имаго зимует 31 вид отмеченных водных клопов, по одному виду зимует на стадиях имаго и нимфы (*Notonecta glauca glauca*), и яйца (*Mesovelgia furcata*).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в болотных водоёмах верховых болот Березинского биосферного заповедника (Беларусь) выявлено 33 вида водных настоящих полужесткокрылых насекомых из 10 семейств, где по числу видов доминирует семейство Corixidae. Своеобразие водной гетероптерофауны верховых болот придают большей частью редкие ацидофильные виды: *Сута-*

tia bondsdorffii, *Glaenocoris propinqua propinqua*, *Notonecta reuteri reuteri*, *Hebrus ruficeps* Thomson, 1871, *Gerris sphagnetorum*; последний занесён в Красную книгу Республики Беларусь. В экологической структуре рассматриваемой гетероптерофауны доминируют хищные нектонные обитатели болотных озёр, зимующие во взрослой стадии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голуб В.Б., Цуриков М.Н., Прокин А.А. Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2012. 339 с.
- Денисова С.И. Полевая практика по экологии. Минск: Універсітэцкае, 1999. 120 с.
- Зеленкевич Н.А., Груммо Д.Г., Созинов О.В., Галанина О.В. Флора и растительность верховых болот Беларуси. Минск: СтройМедиаПроект, 2016. 243 с.
- Ивкович В.С., Ивкович Е.Н. Болота // Ландшафтное и биологическое разнообразие Березинского биосферного заповедника на рубеже 75-летия. Минск: СП “Топ ПРИНТ, Лтд”, 2000. С. 92–102.
- Канюкова Е.В. Водные полужесткокрылые насекомые (Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha) фауны России и сопредельных стран. Владивосток: Дальнаука, 2006. 297 с.
- Козулин А.В., Тановицкая Н.И., Бамбалов Н.Н. Болота Беларуси. Минск, 2017. 105 с.
- Лукашук А.О., Мороз М.Д. Водные полужесткокрылые (Heteroptera) Беларуси // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран: Материалы III Всероссийского симп. по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж: Изд.-полиграф. центр Воронежского гос. ун-та, 2007. С. 171–177.
- Степанович И.М., Ивкович Е.Н., Степанович Е.Ф., Автушко С.А. Травяные сообщества Березинского биосферного заповедника: структура, продуктивность, состояние. Минск: ГПУ “Березинский биосферный заповедник”, 2005. 200 с.
- Jansson A. The Corixidae (Heteroptera) of Europe and some adjacent regions // Acta Entomologica Fennica. 1986. Vol. 47. P. 1–94.
- Joosten H., Tanneberger F., Moen A. (eds.) Mires and peatlands of Europe. Stuttgart: Schweizerbart Science Publ., 2017. 780 p.
- Schouten M.G.S. (ed.) Conservation and restoration of raised bogs. Staatsbosbeheer: Department of the Environment and Local Government, 2002. 220 p.

REFERENCES

- Denisova S.I. 1999. Polevaya praktika po ekologii [Field improvement on ecology]. Minsk: Universitetskoe. 120 s. [In Russian]
- Golub V.B., Tsurikov M.N., Prokin A.A. 2012. Kollektzii nasekomykh: sbor, obrabotka i khranenie materiala [Collections of insects: collecting, processing and storage]. M.: Tov-tvo nauchnykh izdanij KMK. 339 s. [In Russian]
- Ivkovich V.S., Ivkovich E.N. 2000. Bolota [Mires] // Landshaftnoe i biologicheskoe raznoobrazie Berezinskogo biosfernogo zapovednika na rubezhe 75-letiya. Minsk: SP "Top PRINT, Ltd". S. 92–102. [In Russian]
- Jansson A. 1986. The Corixidae (Heteroptera) of Europe and some adjacent regions // Acta Entomologica Fennica. Vol. 47. P. 1–94.
- Joosten H., Tanneberger F., Moen A. (eds.) 2017. Mires and peatlands of Europe. Stuttgart: Schweizerbart Science Publ., 2017. 780 p.
- Kanyukova E.V. 2006. Vodnye poluzhestkokrylye nasekomye (Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha) fauny Rossii i sopredel'nykh stran [Aquatic and semiaquatic bugs (Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha) of the fauna of Russia and neighbouring countries]. Vladivostok: Dalnauka. 297 s. [In Russian]
- Kozulin A.V., Tanovitskaya N.I., Bambalov N.N. 2017. Bolota Belarusi [Mires of Belarus]. Minsk. 105 s. [In Russian]
- Lukashuk A.O., Moroz M.D. 2007. Vodnye poluzhestkokrylye (Heteroptera) Belarusi [Aquatic and semiaquatic true bugs (Heteroptera) of Belarus] // Problemy vodnoj entomologii Rossii i sopredel'nykh stran: Materialy III Vserossijskogo simpoziuma po amfibioticheskim i vodnym nasekomym. Voronezh: Izdatel'sko-poligraficheskij tsentr Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. S. 171–177. [In Russian]
- Schouten M.G.S. (ed.) 2002. Conservation and restoration of raised bogs. Staatsbosbeheer: Department of the Environment and Local Government. 220 p.
- Stepanovich I.M., Ivkovich E.N., Stepanovich E.F., Avtushko S.A. 2005. Travyanye soobschestva Berezinskogo biosfernogo zapovednika: struktura, produktivnost', sostoyanie [Herbaceous communities of Berezinsky Biosphere Reserve: structure, productivity, condition]. Minsk: GPU "Berezinskiy biosfernyy zapovednik". 200 s. [In Russian]
- Zeliankevich N.A., Grummo D.G., Sozinov O.V., Galanina O.V. 2016. Flora i rastitel'nost' verkhovykh bolot Belarusi [Flora and vegetation of the raised bogs in Belarus]. Minsk: StrojMediaProekt. 243 s. [In Russian]

AQUATIC AND SEMIAQUATIC TRUE BUGS (HEMIPTERA: HETEROPTERA) OF WATER BODIES IN RAISED BOGS OF BEREZINSKY BIOSPHERE RESERVE

A. O. Lukashuk

Berezinsky Biosphere Reserve

Domzheritsy, 21188, Belarus, e-mail: lukashukao@tut.by

Thirty three species of aquatic and semiaquatic true bugs (Heteroptera) in 10 families were recorded in water bodies of raised bogs of the Berezinsky Biosphere Reserve (Belarus). The family Corixidae is represented by the highest number of species (13). The true bug fauna of the study water bodies is peculiar mostly for the rare acidophilic species *Cymatia bondsdorffii* (C.R. Sahlberg, 1819), *Glaenocoris propinqua propinqua* (Fieber, 1860), *Notonecta reuteri reuteri* Hungerford, 1928, *Hebrus ruficeps* Thomson, 1871 and *Gerris sphagnetorum* Gaunitz, 1947; *G. sphagnetorum* is included in the Red Data Book of the Republic of Belarus.

Keywords: Heteroptera, mire water bodies, raised bog, Belarus

УДК 582.2/3:581.9(470.12)

О ВОДОРΟΣЛЯХ БОЛОТА В НИЖНЕМ ТЕЧЕНИИ РЕКИ ИЛЕЗЫ (ТАРНОГСКИЙ РАЙОН, ВОЛОГОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Н. Н. Макарёнкова¹, Д. А. Филиппов²

¹Государственный научно-исследовательский институт
озерного и речного рыбного хозяйства им. Л.С. Берга, Вологодское Отделение – филиал
160012 г. Вологда, ул. Левичева, д. 5, e-mail: mackarenckowa@yandex.ru

²Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: philiprov_d@mail.ru

Обобщены материалы полевых исследований 2012 г., выполненных на болотном водоёме восстанавливающегося после торфодобычи болота (нижнее течение р. Илеза, Тарногский район, Вологодская область). Составлен список видов водорослей мезотрофной осоково-сфагновой мочажины (асс. *Carex rostrata*–*Sphagnum fallax*), насчитывающий 29 видов и разновидностей водорослей из 8 отделов. Значительная часть видов относится к Chlorophyta, среди которых выделяются десмидиевые. По биомассе в мочажине доминируют виды синезелёных, зелёных водорослей и эвгленид. Доминантами в сообществе являются *A. skadowskii*, *Anabaena* sp. и *Mougeotia* sp. В целом, флору мочажины можно охарактеризовать как космополитную, планктонную с чертами ацидофильности. Обнаружено 5 видов водорослей, которые ранее не указывались для альгофлоры Вологодской области: *Closterium exiguum* W. et G.S. West, *Cosmoastrum dilatatum* (Ehrenberg) Palamar-Mordvinceva, *Astasia skadowskii* Korschikov, *Phacus dangeardii* Lemmermann, *Ducelliera tricuspidata* (Borge) Teiling.

Ключевые слова: альгофлора болот, болотные водоёмы, восстановление болот, мочажины, водоросли.

ВВЕДЕНИЕ

Одними из первых работ, посвящённых изучению видового богатства водорослей болотных водоёмов Вологодской области следует считать статьи В.И. Полянского [1941, 1950 (Poljansky, 1941, 1950)]. В них (на основании исследований 1936 г.) приводятся списки видов и внутривидовых таксонов (в том числе и новых для науки) для ряда озёр Устюженского и Череповецкого районов. Сообщается и о водорослях с болот («выжимки сфагновых мхов»).

Следующий этап познания водорослей болотных водоёмов связан с активным исследованием первичных озёр Дарвинского заповедника. С 1989 по 1999 гг. для 7 озёр (Хотавец, Кривое, Дубровское, Змеиное, Мотыкино, Тёмное, Дорожив) были определены пигментные характеристики фитопланктона [Минева, 1994 (Mineeva, 1994)], выявлена флора планктонных водорослей (всего более 400 видов), проанализирована таксономическая и эколого-географическая структура описаны новые и редкие виды [Корнева, 1994, 2006 и др. (Korneva, 1994, 2006 et al.); Korneva, 1996, 2012].

В 2012–2015 гг. гидробиологические исследования болотных водоёмов выполнялись Д.А. Филипповым на Шиченгском верховом болоте. К настоящему времени опубликованы первые сведения о составе водорослей данного болота, интересных и новых видах [Стерлягова и др., 2016 (Sterlyagova et al., 2016); Капустин и др., 2016а (Kapustin et al., 2016a); Kapustin et al., 2016b]. В последние годы также были получены материалы о макроскопических водорослях естественных и нарушенных торфяных болот [Чемерис, Филиппов, 2010 (Chemeris, Philipprov, 2010); Вишняков, Филиппов, in press]. Однако, всё же, следует признать, что альгофлора болот области изучена явно недостаточно, поэтому любые старания, направленные на познание водорослей данных экосистем в регионе, следует поддерживать.

Основная цель данной работы – охарактеризовать состав и структуру водорослей, обнаруженных в водоёмах восстанавливающегося после торфодобычи болота, расположенного в северо-восточной части Вологодской области.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые исследования проводились обоими авторами по описанной методике [Филиппов и др., 2017 (Philiprov et al., 2017)], с учётом методических рекомендаций [Федоров, 1979 (Fedorov, 1979); Садчиков, 2003 (Sadchikov, 2003)] в июне 2012 г. на болоте близ д. Степушино (Тарногский район Вологодской области). Болото располагается в межхолмном понижении правобережной части нижнего течения р. Илеза (60°43'15" с.ш., 43°54'16" в.д., бас-

сейн р. Кокшеньга). В 1970–1980-е гг. на болоте передвижной мехколонной проводилась добыча торфа. Со слов местных жителей «торф сгребали бульдозерами, а вывозили с болота на пенах зимой и использовали в качестве удобрения на полях местного колхоза». В 1989 г. добыча закончилась. Значительная часть нарушенного торфяного болота начала восстанавливаться. Произошло массовое заселение пушицей влагилищной, берёзой пушистой и сфаг-

новыми мхами. В современном состоянии болото соответствует мезотрофной стадии развития. Для изучения альгофлоры были выбраны осоково-сфагновые мочажины (асс. *Carex rostrata*–*Sphagnum fallax*), с уровнем болотно-грунтовых вод от 0 до +2 см.

Забор болотной воды осуществлялся с поверхности в пластиковые ёмкости в виде суммарной пробы. Материал фиксировался раствором Люголя с добавлением 4%-ного формалина, концентрировался методом отстаивания. Камеральная обработка проводилась Н.Н. Макаренко с использованием счётной камеры Нажотта (0.01 мл) и светового микроскопа «Микмед-6» с увеличением $\times 640$. Био-

масса определялась объёмно-расчётным методом, удельный вес водорослей принимался равным 1 г/м³ [Кузьмин, 1975 (Kuzmin, 1975)]. К доминирующим видам относили таксоны, составляющие $\geq 10\%$ от суммарной численности и биомассы фитопланктона. Для ценотической оценки сообщества использовались индекс Шеннона [Shannon, Weaver, 1949] и индекс доминирования Симпсона [Simpson, 1949]. Сведения об экологических характеристиках видов и их распространении взяты из работы [Барина и др., 2006 (Barinova et al., 2006)]. Список ориентирован на классификацию, предложенную в справочнике «Водоросли» [Вассер, 1989 (Wasser, 1989)], с учётом ряда уточнений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ниже приведён состав водорослей осоково-сфагновой мочажины восстанавливающегося после торфодобычи болота на северо-востоке Вологодской области. После названия вида (в круглых скобках) приводятся (если они известны) некоторые характеристики и распространение в виде сокращений в следующем порядке: 1) местообитание (Р – планктонный, Р-В – планктонно-бентосный, В – бентосный); 2) реофильность (st – стоячий, st-str – стояче-текучий); 3) группа сапробионтов (х – ксеносапробионт, о – олигосапробионт, β – β -мезосапробионт); 4) галобность (hb – галофоб, hl – галофил, i – индифферент); 5) отношение к pH (ind – индифферент, acf – ацидофил, alb – алкалибионт, alf – алкалофил); 6) географическое распространение (к – космополитный, б – бореальный, На – голарктический). Звёздочка (*) – новый вид для альгофлоры области.

СЯНОPHYTA

Chroococcophyceae

Merismopediaceae: 1) *Aphanocapsa delicatissima* W. et G.S. West (P, i, k); 2) *A. stagnalis* (Lemm.) Beljakova (P, i, k).

Hormogoniophyceae

Rivulariaceae: 3) *Calothrix* sp.

Nostocaceae: 4) *Anabaena* sp.

Pseudanabaenaceae: 5) *Spirulina* sp.

CRYSOPHYTA

Synurophyceae

Mallomonadaceae: 6) *Mallomonas* sp.

BACILLARIOPHYTA

Pennatophyceae

Naviculaceae: 7) *Hippodonta hungarica* (Grunow) Lange-Bertalot, Metzeltin et Witkowski (B, hl, alf, k); 8) *Pinnularia subcapitata* Gregory (B, x-o, i, ind, k).

Eunotiaceae: 9) *Eunotia bilunaris* (Ehrenb.) Mills var. *bilunaris* (B, β , i, acf, k); 10) *E. fallax* A. Cleve var. *fallax* (B, o, hb, acf, k); 11) *E. muscicola* var. *perminuta* (Grunow) Nörpel et Lange-Bertalot (B, o-x, acf).

XANTHOPHYTA

Heterococcophyceae

Gloeobotryaceae: 12) *Chlorobotrys regularis* (W. West) Bohlin

Botryochloridaceae: *13) *Ducelliera tricuspidata* (Borge) Teiling

CRYPTOPHYTA

Cryptophyceae

Cryptomonadaceae: 14) *Cryptomonas erosa* Ehrenb. (P, st-str, β , k).

DINOPHYTA

Dinophyceae

Peridiniaceae: 15) *Peridinium* sp.

EUGLENOPHYTA

Euglenophyceae

Euglenaceae: *16) *Astasia skadowskii* Korschikov (P-B, st-str, hb, Ha); *17) *Phacus dangeardii* Lemerm. (P, st-str, alb); 18) *Trachelomonas conradii* Skvortzov; 19) *Trachelomonas* sp.

CHLOROPHYTA

Chlorophyceae

Oocystaceae: 20) *Oocystis solitaria* Wittrock in Wittrock et Nordstedt (P, st, β -o, i, ind, k).

Chlorellaceae: 21) *Chlorella* sp.

Ulotrichophyceae

Ulotrichaceae: 22) *Ulothrix* sp.

Microsporaceae: 23) *Microspora* sp.

Conjugatophyceae

Mougeotiaceae: 24) *Mougeotia* sp.

Closteriaceae: *25) *Closterium exiguum* W. et G.S. West

Desmidiaceae: *26) *Cosmoastrum dilatatum* (Ehrenb.) Palamar-Mordvinceva; 27) *Euastrum dubium* Nägeli (P, hb, k); 28) *Staurastrum inflexum* Bréb. (P, i, b); 29) *Staurodesmus incus* var. *ralfsii* (West) Teiling

Исследования осоково-сфагновой мочажины болота в нижнем течении р. Илеза позволили выявить 29 видов и разновидностей из 8 отделов, 11 классов, 14 порядков, 19 семейств и 25 родов. Из них новыми для Вологодской области следует считать 5 видов зелёных, жёлтозелёных и эвгленовых водорослей.

Наибольшим числом видов (10) отличается отдел Chlorophyta, объединяющий три класса (Chlorophyceae, Conjugatophyceae, Ulotrichophyceae). Ведущую роль играют конъюгаты, в особенности представители порядка Desmidiales (*Closterium exiguum*, *Cosmoastrum dilatatum*, *Euastrum dubium*, *Staurastrum inflexum*, *Staurodesmus incus* var. *ralfsii*). Среди них 2 вида отмечаются для Вологодской области впервые: *Closterium exiguum* и *Cosmoastrum dilatatum*. *C. exiguum* – неморальный элемент флоры с евроазиатским типом распространения, отмечается при pH 6–7. *C. dilatatum* – мультирегиональный элемент флоры с голаркто-палео-неоавстралийским типом ареала [Паламарь-Мордвинцева, 2003 (Palamar-Mordvintseva, 2003)].

Меньшим количеством видов и внутривидовых таксонов представлены отделы Bacillariophyta и Cyanophyta (по 5). Диатомовые водоросли включают один класс Pennatophyceae, объединяющие водоросли одного порядка Raphales и двух семейств (Eunotiaceae и Naviculaceae). Синезелёные водоросли принадлежат двум классам (Chroococcophyceae и Hormogoniophyceae), трём порядкам (Nostocales, Chroococcales, Oscillatoriales) и четырём семействами (Nostocaceae, Merismopediaceae, Rivulariaceae, Pseudanabaenaceae).

Остальные отделы водорослей в сообществе ограничены 1–4 видами и внутривидовыми таксонами. Среди них также присутствуют ранее не отмечавшиеся для Вологодской области виды. В частности, эвглениды *Astasia skadowskii*, *Phacus dangeardii*, жёлтозелёные водоросли *Ducelliera tricuspidata*. *A. skadowskii* – вид голарктический, преобладающий в заболоченных водоёмах, а в исследуемой мочажине является одним из доминантов (биомасса составляет 34.93%). К доминирующим видам также относятся нитчатые синезелёные *Anabaena* sp. и нитчатые зелёные *Mougeotia* sp. Их относительная биомасса в сообществе составляет 28.68% и 23.52% соответственно. *Anabaena* sp. также относится к численно доминирующим таксонам (84.35%). Индекс доминирования Симпсона по биомассе – 0.27, индекс Шеннона по биомассе – 2.15 бит/г.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования позволили получить первые материалы об альгофлоре болотных водоёмов восстанавливающихся после структурных нарушений торфяных болот Вологодской области. В целом, выявленные виды (29) и проведённый анализ флоры свидетельствуют о том,

Большинство родов водорослей сообщества мочажины являются одновидовыми. Родовая насыщенность равняется 1.2.

Для 15 видов известна приуроченность к местообитанию, из них большую часть составляют истинно-планктонные (*Aphanocapsa delicatissima*, *A. stagnalis*, *Cryptomonas erosa*, *Phacus dangeardii*, *Oocystis solitaria*, *Euastrum dubium*, *Staurastrum inflexum*, *Cosmoastrum dilatatum*), несколько меньшую часть – случайно-планктонные (бентосные). Случайно-планктонную фракцию формируют все зарегистрированные диатомеи. Присутствует один факультативно-планктонный вид (планктонно-бентосный) – эвглениды *Astasia skadowskii*.

Реофильные свойства проявляют три вида из эвгленовых и криптофитовых водорослей (*C. erosa*, *P. dangeardii*, *A. skadowskii*), тяготеющие к стояче-текучим водам. Стоячие воды предпочитают зелёные водоросли *O. solitaria*. Отношение к сапробности известно для 6 видов (*Pinnularia subcapitata*, *Eunotia bilunaris* var. *bilunaris*, *E. fallax* var. *fallax*, *E. muscicola* var. *perminuta*, *C. erosa*, *O. solitaria*). Индивидуальные индексы сапробионтов располагаются в пределах от 0.4 до 2.0.

К уровню содержания солей в воде 6 видов проявляют индифферентное отношение (*A. delicatissima*, *A. stagnalis*, *P. subcapitata*, *E. bilunaris* var. *bilunaris*, *O. solitaria*, *S. inflexum*), 3 вида являются олигогалолами-галофобами (*E. fallax* var. *fallax*, *A. skadowskii*, *E. dubium*) и один – олигогалолам-галофилом (*Hippodonta hungarica*). К индикаторам ацидификации относятся 7 водорослей преимущественно из диатомей. Так, к ацидофилам принадлежат все три обнаруженных вида рода *Eunotia*. Из алкалибионтов и алкалифилов присутствуют *P. dangeardii* и *H. hungarica*. Индифферентами являются *P. subcapitata* и *O. solitaria*. Среди видов с известным географическим распространением в сообществе преобладают космополиты (*A. delicatissima*, *A. stagnalis*, *H. hungarica*, *P. subcapitata*, *E. bilunaris* var. *bilunaris*, *E. fallax* var. *fallax*, *C. erosa*, *O. solitaria*, *E. dubium*), отмечены также бореальный (*S. inflexum*) и голарктический (*A. skadowskii*) виды.

что сообщества водорослей мезотрофных осокково-сфагновых мочажин данного болота характеризуются как космополитные, планктонные, с чертами ацидофильности. Судить о степени восстановления болота по составу и структуре альгоценоза пока преждевременно.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барина С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив: PiliesStudio, 2006. 498 с.
- Вассер С.П. (ред.). Водоросли: Справочник. Киев: Наукова думка, 1989. 608 с.
- Капустин Д.А., Филиппов Д.А., Соколова И.В., Гусев Е.С. *Petalomonas sphagnophila* (Euglenophyta, Petalomonadales) – новый для России вид эвгленовых водорослей // Новости систематики низших растений. 2016а. Т. 50. С. 112–119.
- Корнева Л.Г. Таксономический состав и экология золотистых водорослей (Chrysophyta) в слабоминерализованных мелководных лесных озёрах Вологодской области // Биология внутренних вод. 2006. № 2. С. 3–12.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон как показатель кислотных условий в небольших лесных озёрах // Труды Ин-та биологии внутренних вод РАН. 1994. Вып. 70(73). Структура и функционирование экосистем кислотных озёр. С. 65–98.
- Кузьмин Г.В. Фитопланктон. Видовой состав и обилие // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов. М.: Наука, 1975. С. 73–87.
- Минеева Н.М. Продукционные характеристики фитопланктона озёр Дарвинского заповедника // Труды Ин-та биологии внутренних вод РАН. 1994. Вып. 70(73). Структура и функционирование экосистем кислотных озёр. С. 43–64.
- Паламарь-Мордвинцева Г.М. Флора водорослей континентальных водоёмов Украины: Десмидиевые водоросли. Вып. 1, ч. 1. Киев: Академперіодика, 2003. 335 с.
- Полянский В.И. К флоре водорослей Череповецкого района Вологодской области // Труды Бот. ин-та им. В.Л. Комарова. Сер. Споровые растения. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Вып. 6. С. 88–125.
- Полянский В.И. Новые формы пресноводных водорослей из окрестностей г. Череповца Вологодской области // Бот. материалы Отд. Споровых растений Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Т. 5, вып. 7–9. С. 106–110.
- Садчиков А.П. Методы изучения пресноводного фитопланктона: метод. руководство. М.: Университет и школа, 2003. 157 с.
- Стерлягова И.Н., Шабалина Ю.Н., Филиппов Д.А. Материалы к альгофлоре Шиченгского болота (Вологодская область) // XXIII Всероссийская молодёжная науч. конф. (с элементами науч. шк.) «Актуальные проблемы биологии и экологии». Материалы докл. 4–8 апреля 2016 г. Сыктывкар, Республика Коми, Россия. Сыктывкар, 2016. С. 41–44.
- Федоров В.Д. О методах изучения фитопланктона и его активности. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1979. 168 с.
- Филиппов Д.А., Прокин А.А., Пржиборо А.А. Методы и методики гидробиологического исследования болот: учебное пособие. Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та, 2017. 207 с.
- Чемерис Е.В., Филиппов Д.А. *Batrachospermum turfosum* (Batrachospermaceae, Rhodophyta) в водоёмах верховых болот Вологодской области // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биология. 2010. Вып. 3. С. 49–53.
- Kapustin D.A., Philippov D.A., Gusev E.S. Four new chrysophycean stomatocysts with true complex collar from the Shichenskoe raised bog in Central Russia // Phytotaxa. 2016b. Vol. 288, № 3. P. 285–290. DOI: 10.11646/phytotaxa.288.3.10
- Korneva L.G. Impact of acidification on structural organization of phytoplankton community in the forest lakes of the North-Western Russia // Water Science and Technology. 1996. Vol. 33, № 4–5. P. 291–296. DOI: 10.1016/0273-1223(96)00243-0
- Korneva L.G. Taxonomic composition and ecology of green algae (Chlorophyta and Streptophyta) in shallow weakly mineralized forest lakes // Int. J. Algae. 2012. Vol. 14, № 4. P. 331–347. DOI: 10.1615/InterJAlgae.v14.i4.40
- Shannon C.E., Weaver W. The Mathematical Theory of Communication. Urbana and Chicago: Univ. of Illinois Press, 1949. 117 p.
- Simpson E.H. Measurement of species diversity // Nature. 1949. Vol. 163. P. 688. DOI: 10.1155/2012/478728

REFERENCES

- Barinova S.S., Medvedeva, L.A., Anissimova O.V. 2006. Bioraznoobrazie vodoroslej-indikatorov okruzhayuschej sredy [Biodiversity of algae-indicators of the environment]. Tel'-Aviv: PiliesStudio. 498 s. [In Russian]
- Chemeris E.V., Philippov D.A. 2010. *Batrachospermum turfosum* (Batrachospermaceae, Rhodophyta) v vodoyomakh verkhovykh bolot Vologodskoj oblasti [*Batrachospermum turfosum* (Batrachospermaceae, Rhodophyta) in waterbodies of raised bogs of the Vologda Region] // Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Ser. 3. Biologiya. Is. 3. S. 49–53. [In Russian]
- Fedorov V.D. 1979. O metodakh izucheniya fitoplanktona i ego aktivnosti [On the methods of studying phytoplankton and its activity]. Moskva: Izd-vo MGU. 168 s. [In Russian]
- Kapustin D.A., Philippov D.A., Gusev E.S. 2016b. Four new chrysophycean stomatocysts with true complex collar from the Shichenskoe raised bog in Central Russia // Phytotaxa. 2016. Vol. 288, № 3. P. 285–290. DOI: 10.11646/phytotaxa.288.3.10
- Kapustin D.A., Philippov D.A., Sokolova I.V., Gusev E.S. 2016a. *Petalomonas sphagnophila* (Euglenophyta, Petalomonadales) – novyy dlya Rossii vid evglenovykh vodoroslej [*Petalomonas sphagnophila* (Euglenophyta, Petalomo-

- nadales), a new euglenophyte species for Russia] // *Novosti sistematiki nizhshikh rastenij*. Vol. 50. S. 112–119. [In Russian]
- Korneva L.G. 1994. Fitoplankton kak pokazatel' atsidnykh uslovij v nebol'shikh lesnykh ozyorakh [Phytoplankton as an indicator of acidic conditions in small forest lakes] // *Trudy Instituta biologii vnutrennikh vod RAN*. Vol. 70(73). *Struktura i funktsionirovanie ekosistem atsidnykh ozyor*. S. 65–98. [In Russian]
- Korneva L.G. 2006. Taksonomicheskij sostav i ekologiya zolotistyx vodoroslej (Chrysophyta) v slabomineralizovannykh melkovodnykh ozyorakh Vologodskoj oblasti [Taxonomical composition and ecology of Chrysophytes in weakly mineralized shallow forest lakes of Vologda District] // *Biologiya vnutrennikh vod*. № 2. S. 3–12. [In Russian]
- Korneva L.G. Impact of acidification on structural organization of phytoplankton community in the forest lakes of the North-Western Russia // *Water Science and Technology*. 1996. Vol. 33, № 4–5. P. 291–296. DOI: 10.1016/0273-1223(96)00243-0
- Korneva L.G. Taxonomic composition and ecology of green algae (Chlorophyta and Streptophyta) in shallow weakly mineralized forest lakes // *Int. J. Algae*. 2012. Vol. 14, № 4. P. 331–347. DOI: 10.1615/InterJAlgae.v14.i4.40
- Kuzmin G.V. 1975. Fitoplankton. Vidovoj sostav i obilie [Phytoplankton. Species composition and abundance] // *Metodika izucheniya biogeotsenozov vnutrennikh vodoyomov*. Moskva: Nauka. S. 73–87. [In Russian]
- Mineeva N.M. 1994. Produktsionnye kharakteristiki fitoplanktona ozyor Darvinskogo zapovednika [Production characteristics of phytoplankton of the Darvinskiy Reserve lakes] // *Trudy Instituta biologii vnutrennikh vod RAN*. Vol. 70(73). *Struktura i funktsionirovanie ekosistem atsidnykh ozyor*. S. 43–64. [In Russian]
- Palamar'-Mordvinceva G.M. 2003. Flora vodoroslej kontinental'nykh vodoyomov Ukrainy: Desmidiyevye vodorosli. Vypusk 1, chast' 1 [Algal flora of the continental water reservoirs of Ukraine: Desmidia algae. Vol. 1, part 1.]. Kiev: Akademperiodika, 2003. 335 s. [In Russian]
- Philippov D.A., Prokin A.A., Przhiboro A.A. 2017. Metody i metodiki gidrobiologicheskogo issledovaniya bolot: uchebnoe posobie. [Methods and methodology of hydrobiological study of mires: tutorial]. Tyumen': Izd-vo Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. 207 s. [In Russian]
- Poljansky V.I. 1941. Novye formy presnovodnykh vodorosley iz okrestnostej g. Cherepovtsa Vologodskoj oblasti [New form of freshwater algae from vicinity of Cherepovetz city, Vologda Region] // *Botanicheskie materialy. Otdel Sporoverykh rastenij Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova AN SSSR*. Moskva–Leningrad: Izd-vo AN SSSR. Vol. 5, is. 7–9. S. 106–110. [In Russian]
- Poljansky V.I. 1950. K flore vodoroslej Cherepovetskogo rajona Vologodskoj oblasti [On flora of algae of the Cherepovetz District of the Vologda Region] // *Trudy Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova. Ser. Sporoverye rasteniya*. Moskva–Leningrad: Izd-vo AN SSSR. Vol. 6. S. 88–125. [In Russian]
- Sadchikov A.P. 2003. Metody izucheniya presnovodnogo fitoplanktona: metodicheskoe rukovodstvo [Methods of studying freshwater phytoplankton: methodical guidance]. Moskva: Universitet i shkola. 157 s. [In Russian]
- Shannon C.E., Weaver W. 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. Urbana and Chicago: Univ. of Illinois Press, 1949. 117 p.
- Simpson E.H. Measurement of species diversity // *Nature*. 1949. Vol. 163. P. 688. DOI: 10.1155/2012/478728
- Sterlyagova I.N., Shabalina Yu.N., Philippov D.A. 2016. Materialy k al'goflore Shichengskogo bolota (Vologodskaya oblast') [Materials for the algoflora of Shichengskoe mire (Vologda Region)] // XXIII Vserossiyskaya molodyozhnaya nauchnaya konf. (s elementami nauchnoj shkoly) "Aktual'nye problem biologii i ekologii". Materialy dokl. 4–8 aprelya 2016 g. Syktyvkar, Respublika Komi, Rossiya. Syktyvkar. S. 41–44. [In Russian]
- Wasser S.P. (ed.) 1989. *Vodorosli: Spravochnik* [Algae: Reference book]. Kiev: Naukova dumka. 608 s. [In Russian]

ON THE ALGAE OF A MIRE IN THE LOWER REACH OF THE ILEZA RIVER (TARNOGA DISTRICT, VOLOGDA REGION, RUSSIA)

N. N. Makarenkova¹, D. A. Philippov²

¹*Vologda Department, L.S. Berg State Research Institute on Lake and River Fisheries
Vologda, 160012, Russia, e-mail: mackarenckowa@yandex.ru*

²*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences
Borok, 152742, Russia, e-mail: philippov_d@mail.ru*

A list of 29 species and varieties of algae in 8 divisions was compiled for a mesotrophic sedge-moss hollow (*Carex rostrata*–*Sphagnum fallax* association) in a mire recovering from peat-cutting (lower Ileza River, Vologda Region), based on the results of summer 2012 field sampling. A considerable part of the species belongs to Chlorophyta, among which desmids comprise the majority. On the basis of a biomass criterion, the species of Cyanophyta, Chlorophyta and euglenids (*Astasia skadowskii* Korschikov, *Anabaena* sp. and *Mougeotia* sp.) are dominant in the studied community. In general, the flora of the hollow can be characterized as cosmopolitic, planktonic and, to a certain extent, acidophilous. The five algae species were not recorded for the Vologda Region, *Closterium exiguum* W. et G.S. West, *Cosmoastrum dilatatum* (Ehrenberg) Palamar'-Mordvinceva, *Astasia skadowskii*, *Phacus dangeardii* Lemmermann, and *Ducelliera tricuspidata* (Borge) Teiling.

Keywords: algoflora of mires, mire water bodies, mires restorations, hollows, algae

КОЛЛЕКЦИЯ КУЛЬТУР ДЕСМИДИЕВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ БОЛОТ ПЕРМСКОГО КРАЯ

Н. А. Мартыненко^{1,2}

¹Пермский государственный национальный исследовательский университет

614990 г. Пермь, ул. Букирева, д. 15

²Государственный научно-исследовательский институт

озерного и речного рыбного хозяйства им. Л.С. Берга, Пермское Отделение – филиал

614002 г. Пермь, ул. Чернышевского, д. 3, e-mail: nikita-martynenko@yandex.ru

Приводится список штаммов десмидиевых водорослей, собранных на пяти болотах Чердынского, Соликамского и Краснокамского районов Пермского края. Из 106 изолированных с болотных водоёмов данных болот штаммов, идентифицирован 31 внутривидовой таксон из 8 родов: *Closterium*, *Cosmarium*, *Euastrum*, *Micrasterias*, *Staurostrum*, *Staurodesmus*, *Spondylosium* и *Xanthidium* из 2 семейств – Closteriaceae и Desmidiaceae. Тридцать идентифицированных нами таксонов десмидиевых водорослей отмечены для региона впервые. На данном этапе предварительный список десмидиевых водорослей Пермского края, учитывая литературные данные, включает в себя 86 внутривидовых таксонов из 12 родов и 3 семейств – Closteriaceae, Gonatozygaceae и Desmidiaceae.

Ключевые слова: штаммы, десмидиевые водоросли, альгофлора болот, болота, Пермский край.

ВВЕДЕНИЕ

Порядок Десмидиевые (Desmidiales) относится к классу Zygnematomycetes, отделу Streptophyta. Это парафилитическая группа водорослей, которую, по современным данным, считают предковой для высших растений [Гончаров, 2009 (Gontcharov, 2009)]. Их представители обитают по всему Земному шару и населяют пресноводные водоёмы различного типа трофности и гидрохимического состава. Одним из основных факторов водной среды, влияющим не только на разнообразие десмидиевых в водных объектах, но и даже на размерные характеристики самих клеток и их структурных образований, является водородный показатель [Štátný, 2008]. В связи с этим основное их разнообразие в умеренной зоне сосредоточено в кислых водоёмах с pH от 4.8 до 7.0 [Prescott, 1948], с оптимумом в диапазоне 5.5–6.5 [Neustupa et al., 2009].

В Пермском крае насчитывается около 1000 болот, торфяные залежи которых могут иметь промышленное значение [Генкель, 1974

(Genkel, 1974)]. Несмотря на высокое количество и разнообразие болот на территории края, количество работ по изучению их флористической компоненты и, особенно, альгофлоры, невелико. Отсутствие чёткой видовой концепции, сложность в идентификации осложняют оценку видового разнообразия десмидиевых водорослей. В связи с этим необходима работа по детальному изучению видового разнообразия данной группы. Такая работа ведётся на территории Пермского края с 2014 г. [Мартыненко, 2015 (Martynenko, 2015)]. Изучение водорослей в культуре позволяет анализировать размерный и структурный полиморфизм видов, а также накопить биомассу, необходимую для выделения необходимого количества ДНК, нужного для дальнейших молекулярно-генетических исследований.

Целью настоящей работы являлось определение видового разнообразия водорослей порядка Desmidiales болот Пермского края на основе изучения культур водорослей.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Отбор проб проводился из поверхностного слоя воды пробиркой или планктонной сетью с ячейкой 20 мкм, скребков с подводных предметов и растений и выжимок из мхов в октябре 2014 г. и в мае, июне и сентябре 2015 г. в 5 болотах Чердынского, Соликамского и Краснокамского районов Пермского края (рис.).

Изоляцию клеток из пробы осуществляли на инвертированном микроскопе ZeissAxioVert A1. Микропипеткой выделяли из пробы отдельные клетки, промывали в чашках Петри со стерилизованной водой и помещали в лунку (300 мкл) планшета для иммунофер-

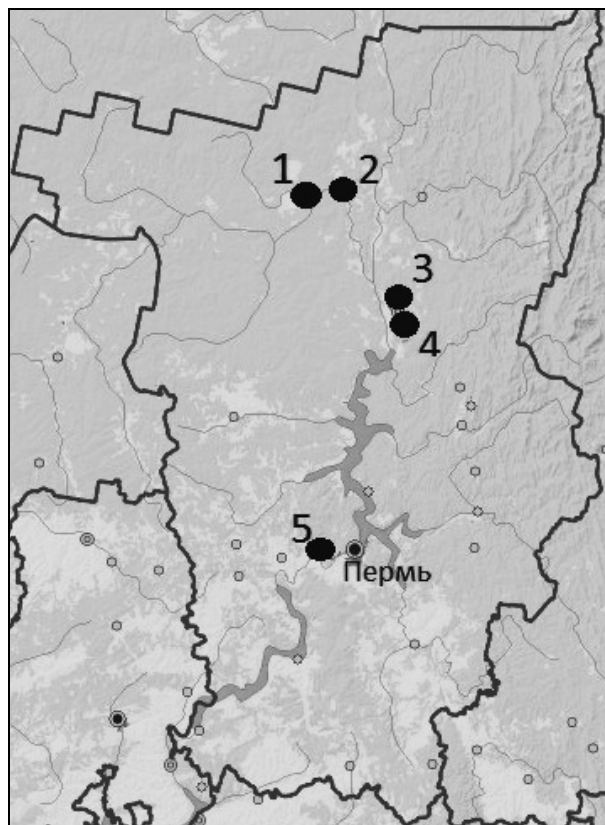
ментного анализа. После трёх недель роста альгологически чистые культуры переносили в чашки Петри диаметром 60 мм. Для выращивания водорослей использовали жидкую среду WC [Andersen, 2005] с буфером TRIS. Для роста клеток культуры помещали в климатическую камеру при температуре +20... +22°C и искусственном освещении с циклом 14 часов освещения и 10 часов темноты. Для хранения культуры помещали в камеры с температурой +7... +12°C при прежнем световом режиме. Фотографирование проводилось на микроскопах Olympus IX-71 и ZeissAxioScope A1.

Культуры водорослей хранятся на кафедре ботаники и генетики растений ПГНИУ и депонированы в коллекции культур живых водорослей и цианобактерий ИБВВ РАН (WDCM602).

Идентификацию таксонов проводили как с помощью классических отечественных [Косинская, 1960; Паламарь-Мордвинцева, 1982], так и зарубежных определителей, в том числе, североамериканского “A Synopsis of North American Desmids” [Prescott et. al., 1975, 1977, 1981, 1982] и европейских определителей [Coesel, Meestres, 2007, 2013].

Схема отбора проб в Пермском крае (1 – болото около с. Чепец; 2 – болото в пойме р. Южная Кельма; 3 – болото около г. Соликамск; 4 – болото в пойме р. Усолка; 5 – болото около ст. Шабуничи).

Outline of the sampling in the Perm Territory (1 – mire near the Chepets village; 2 – floodplain mire in the South Kel'tma river; 3 – mire near the Solikamsk town; 4 – floodplain mire in the Usolka river; 5 – mire near the Shabunichi station).



РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе наших исследований было выделено 106 штаммов десмидиевых водорослей из нескольких болот разных типов, находящихся на территории Чердынского, Соликамского и Краснокамского районов Пермского края. Данные штаммы относят к 2 семействам (Closteriaceae и Desmidiaceae), 8 родам, 29 видам и 2 внутривидовым таксонам.

В данной работе приведены только неповторяющиеся виды и разновидности в связи с тем, что некоторые штаммы, изолированные нами из разных болот, являются представителями одного и того же таксона. То есть, как правило, вид был найден более чем в одном болоте, но представлен в работе не всеми находками из разных географических объектов, а лишь одним штаммом с самым ранним порядковым номером. Именно поэтому в списке, например, отсутствуют штаммы десмидиевых водорослей с болота из поймы р. Усолка (№ 4).

Из болота около с. Чепец (№ 1) идентифицированы в культуре 8 видов и 1 форма десмидиевых водорослей, а из болота в пойме р. Южная Кельма (№ 2) – 9 видов. По три вида обнаружено в культуре из болот около г. Соликамск (№ 3) и в пойме р. Усолка (№ 4). Из болота возле ст. Шабуничи (№ 5) выявлены 14 видов и 1 разновидность.

Порядок видов в тексте соответствует порядковому номеру штамма. В списке звездочкой (*) отмечены новые для альгофлоры

Пермского края видовые и внутривидовые таксоны. Порядковый номер болот соответствует таковому на рис. Все штаммы выращены на среде WS.

Сем. *Closteriaceae*

Род *Closterium* Nitzsch

**Cl. attenuatum* Ralfs – Штамм UR 104.

Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2015). Болото № 1.

**Cl. lanceolatum* Kütz. – Штамм UR 111.

Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2015). Болото № 1.

Cl. gracile Bréb. – Штамм UR 156. Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2015). Болото № 2.

Сем. *Desmidiaceae*

Род *Cosmarium* Corda

**C. regulare* Schmidle. – Штамм UR 27.

Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2014). Болото № 5.

**C. simplicius* (West et G.S. West) Grönblad – Штамм UR 28. Сбор и изоляция: Н.А. Мартыненко (2014). Болото № 5. Идентификация: Н.А. Мартыненко, О.В. Анисимова.

**C. circulare* Reinsch – Штамм UR 132.

Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2015). Болото № 2.

Род *Euastrum* Ehrenb.

**E. montanum* West et G.S. West. – Штамм UR 2. Сбор и изоляция: Н.А. Мартыненко

(2014). Болото № 3. Идентификация: Н.А. Мартыненко, О.В. Анисимова.

**E. pectinatum* Ralfs – Штамм UR 78. Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2015). Болото № 3.

**E. bidentatum* Nägeli. – Штамм UR 106. Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2015). Болото № 1.

**E. binale* f. *gutwinskii* Schmidle – Штамм UR 108. Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2015). Болото № 1.

**E. binale* Ehrenb. – Штамм UR 109. Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2015). Болото № 1.

**E. ansatum* Ehrenb. – Штамм UR 110. Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2015). Болото № 1.

Род *Micrasterias* C. Agardh

**M. truncata* Bréb. var. ? – Штамм UR 44. Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2014). Болото № 5.

**M. rotata* Ralfs – Штамм UR 103. Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2015). Болото № 1.

Род *Staurostrum* Meyen

**S. hexacerum* Wittr. – Штамм UR 17. Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2014). Болото № 5.

**S. vestitum* Ralfs – Штамм UR 30. Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2014). Болото № 5.

**S. botrophilum* Wolle – Штамм UR 55. Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2014). Болото № 5.

**S. laevispinum* Bisset – Штамм UR 57. Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2014). Болото № 5.

**S. turgescens* De Not. – Штамм UR 58. Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2014). Болото № 5.

**S. alternans* Ralfs – Штамм UR 80. Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2014). Болото № 5.

**S. monticulosum* Ralfs – Штамм UR 112. Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2015). Болото № 1.

**S. dilatatum* Ehrenb. – Штамм UR 127. Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2015). Болото № 2.

**S. cristatum* (Nägeli) W. Archer – Штамм UR 160. Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2015). Болото № 2.

**S. margaritaceum* Ralfs – Штамм UR 163. Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2015). Болото № 2.

**S. pentasterias* Grönblad – Штамм UR 170. Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2015). Болото № 2.

Род *Staurodesmus* Teiling

**St. convergens* (Ehrenb.) Lillieroth – Штамм UR 114. Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2015). Болото № 2.

Род *Spondylosium* Bréb.

**Sp. pygmaeum* (Cooke) West et G.S. West – Штамм UR 155. Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2015). Болото № 2.

Род *Xanthidium* Ehrenb.

**X. antilopaeum* Kütz. – Штамм UR 52. Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2014). Болото № 5.

**X. armatum* Bréb. – Штамм UR 75. Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2014). Болото № 5.

**X. uncinatum* (Ralfs) Štastný et al. – Штамм UR 115. Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2015). Болото № 2.

**X. fasciculatum* Ehrenb. – Штамм UR 165. Сбор, изоляция и идентификация: Н.А. Мартыненко (2014). Болото № 5.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение водорослей в моноклональных культурах позволяет оценить полиморфизм морфологических признаков, важных для их идентификации. Также этот метод создаёт возможность накопить биомассу, необходимую для выделения необходимого количества ДНК для проведения дальнейших молекулярно-генетических исследований, что необходимо для достоверной идентификации десмидиевых водорослей, изучения их биогеографии и филогении. В полной мере это актуально для болотных экосистем, где сам пробоотбор представляет определённые объективные трудности.

Настоящее исследование позволило не только расширить представления об альгофлю-

ре болот, но и получить новые данные для территории Пермского края. Так, из обнаруженных видов и внутривидовых таксонов 30 являются новыми для региона. На данном этапе предварительный список десмидиевых водорослей края (учитывая литературные данные и оригинальные материалы) включает в себя 86 внутривидовых таксонов из 12 родов и 3 семейств (Closteriaceae, Gonatozygaceae, Desmidiaceae). Работа по исследованию видового богатства десмидиевых водорослей Пермского края будет продолжаться, в том числе и с использованием молекулярно-генетических методов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке проекта РФФИ (проект № 15-29-02739офи_м).

Автор выражает искреннюю благодарность И.В. Поздееву, В.С. Котельниковой, Л.С. Кошелевой (Пермское отделение ФГБНУ «ГосНИОРХ») за помощь в координации при сборе материала и организацию экспедиций, О.В. Анисимовой (Звенигородская биологическая станция им. С.Н. Скадовского Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова) за помощь в идентификации некоторых штаммов, Е.С. Гусеву (ИБВВ РАН) за помощь в создании коллекции культур.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Генкель А.А. Болота Пермской области // Учёные записки Пермского гос. пед. ин-та. Пермь, 1974. Т. 131, вып. 2. Биogeография и краеведение. С. 4–83.
- Гончаров А.А. Проблемы систематики конъюгат (Zygnematomyceae, Streptophyta) с точки зрения молекулярно-филогенетических данных // Бот. журн. 2009. Т. 94, № 10. С. 1417–1438.
- Косинская Е.К. Десмидиевые водоросли // Флора споровых растений СССР. Т. 5, вып. 1. Конъюгаты, или Сцеплянки. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 706 с.
- Мартыненко Н.А. Флора десмидиевых водорослей Урала на основе изучения коллекционных штаммов // Проблемы систематики и географии водных растений: материалы Междунар. конф. (Борок, Россия, 21–24 октября 2015 г.). Ярославль: Филигрань, 2015. С. 53.
- Паламарь-Мордвинцева Г.М. Зелёные водоросли. Класс Конъюгаты. Порядок Десмидиевые (2) // Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 11(2). Л.: Наука, 1982. С. 6–620.
- Andersen R.A. Algal culturing techniques. Amsterdam et al.: Elsevier Academic press, 2005. 10+578 p.
- Coesel P.F.M., Meesters J. Desmids of the Lowlands. Zeist: KNNV Publishing, 2007. 351 p.
- Coesel P.F.M., Meesters J. European flora of the desmid genera *Staurostrum* and *Staurodesmus*. Zeist: KNNV Publishing, 2013. 357 p.
- Neustupa J., Černá K., Št'astný J. Diversity and morphological disparity of desmid assemblages in Central European peatlands // Hydrobiologia. 2009. Vol. 630, № 1. P. 243–256. DOI: 10.1007/s10750-009-9799-4
- Prescott G.W. Desmids // Botanical Review. 1948. Vol. 14, № 10. P. 644–676.
- Prescott G.W., Croasdale H.T., Vinyard W.C. A synopsis of North American desmids. Part II. Section 1. Lincoln: University of Nebraska Press, 1975. 275 p.
- Prescott G.W., Croasdale H.T., Vinyard W.C. A synopsis of North American desmids. Part II. Section 2. Lincoln: University of Nebraska Press, 1977. 413 p.
- Prescott G.W., Croasdale H.T., Vinyard W.C. et al. A synopsis of North American desmids. Part II. Section 3. Lincoln: University of Nebraska Press, 1981. 720 p.
- Prescott G.W., Croasdale H.T., Vinyard W.C. et al. A synopsis of North American desmids. Part II. Section 4. Lincoln: University of Nebraska Press, 1982. 700 p.
- Št'astný J. The desmids of the Swamp Nature Reserve (North Bohemia, Czech Republic) and a small neighbouring bog: species composition and ecological condition of both sites // Fottea. 2009. Vol. 9, № 1. P. 135–148.

REFERENCES

- Andersen R.A. 2005. Algal culturing techniques. Amsterdam et al.: Elsevier Academic press. 10+578 p.
- Coesel P.F.M., Meesters J. 2007. Desmids of the Lowlands. Zeist: KNNV Publishing. 351 p.
- Coesel P.F.M., Meesters J. 2013. European flora of the desmid genera *Staurostrum* and *Staurodesmus*. Zeist: KNNV Publishing. 357 p.
- Genkel A.A. 1974. Bolota Permskoj oblasti [Mires of the Perm Region] // Uchyonye zapiski Permskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo instituta. Perm'. Vol. 131, vyp. 2. Biogeografiya i kraevedenie. S. 4–83. [In Russian]
- Gontcharov A.A. 2009. Problemy sistematiki kon'yugat (Zygnematomyceae, Streptophyta) s točki zreniya molekulyarno-filogeneticheskikh dannyx [Problems of the systematics of the conjugates (Zygnematomyceae, Streptophyta) from the molecular-phylogenetic point of view] // Botanicheskij zhurnal. Vol. 94, № 10. S. 1417–1438. [In Russian]
- Kosinskaya E.K. 1960. Desmidievy vodorosli [Desmids] // Flora sporovykh rastenij SSSR. Vol. 5, vyp. 1. Konyugaty, ili Stseplyanki. Moskva–Leningrad: Izd-vo Akademii nauk SSSR. 706 s. [In Russian]
- Martynenko N.A. 2015. Flora desmidievykh vodoroslej Urala na osnove izucheniya kollekcijnykh shtammov [Flora of the desmids from the Urals on the base of studying of collection strains] // Problemy sistematiki i geografii vodnykh rastenij: materialy Mezhdunarodnoj konf. (Borok, Rossiya, 21–24 oktyabrya 2015 g.). Yaroslavl': Filigran'. S. 53. [In Russian]
- Neustupa J., Černá K., Št'astný J. 2009. Diversity and morphological disparity of desmid assemblages in Central European peatlands // Hydrobiologia. Vol. 630, № 1. P. 243–256. DOI: 10.1007/s10750-009-9799-4
- Palamar-Mordvintseva G.M. 1982. Zelyonye vodorosli. Klass Kon'yugaty. Poryadok Desmidievy (2) [Green algae. Conjugatomyceae, Desmidiales (2)] // Opredelitel' presnovodnykh vodoroslej SSSR. Vyp. 11(2). Leningrad: Nauka. S. 6–620. [In Russian]
- Prescott G.W. Desmids // Botanical Review. 1948. Vol. 14, № 10. P. 644–676.

- Prescott G.W., Croasdale H.T., Vinyard W.C. 1975. A synopsis of North American desmids. Part II. Section 1. Lincoln: University of Nebraska Press. 275 p.
- Prescott G.W., Croasdale H.T., Vinyard W.C. 1977. A synopsis of North American desmids. Part II. Section 2. Lincoln: University of Nebraska Press. 413 p.
- Prescott G.W., Croasdale H.T., Vinyard W.C. et al. 1981. A synopsis of North American desmids. Part II. Section 3. Lincoln: University of Nebraska Press. 720 p.
- Prescott G.W., Croasdale H.T., Vinyard W.C. et al. 1982. A synopsis of North American desmids. Part II. Section 4. Lincoln: University of Nebraska Press. 700 p.
- Šťastný J. 2009. The desmids of the Swamp Nature Reserve (North Bohemia, Czech Republic) and a small neighbouring bog: species composition and ecological condition of both sites // *Fottea*. Vol. 9, № 1. P. 135–148.

CULTURE COLLECTION OF DESMIDS FROM THE MIRES OF THE PERM TERRITORY (RUSSIA)

N. A. Martynenko^{1,2}

¹*Perm State University*

Perm, 614990, Russia, e-mail: nikita-martynenko@yandex.ru

²*Perm Department, L.S. Berg State Research Institute on Lake and River Fisheries*

Perm, 614002, Russia

Despite the great diversity and high number of mires in the Kama region, their algoflora is almost unstudied. In this paper, a list of strains of desmids from five mire massifs in Cherdyn, Solikamsk and Krasnokamsk districts of Perm Territory is given. One hundred and six strains isolated from the water bodies of these mires were identified as 31 intraspecific taxa in 8 genera, *Closterium*, *Cosmarium*, *Euastrum*, *Micrasterias*, *Staurastrum*, *Staurodesmus*, *Spondylosium* and *Xanthidium*, and 2 families, Closteriaceae and Desmidiaceae. Thirty identified taxa of desmids are recorded for the Perm Territory for the first time. Taking into account the published data, the preliminary list of desmids of the Perm Territory includes 86 intrageneric taxa in 12 genera and 3 families, Closteriaceae, Gonatozygaceae и Desmidiaceae.

Keywords: strains, desmids, algoflora, mires, Perm Territory

ОБ ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ ВЕГЕТАЦИИ *SPHAGNUM MAJUS* В БОЛОТНЫХ ТОПЯХ КАРЕЛИИ

В. Л. Миронов

Институт биологии Карельского научного центра РАН
185910 г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, д. 11, e-mail: vict.mironoff@yandex.ru

В работе анализируется вегетация побегов *Sphagnum majus* (Russow) С.Е.О. Jensen в болотных топиях в зимний период. Настоящее исследование проводилось в 2014–2016 гг. на болотах южной Карелии, в пределах пробных площадей размером 70×70 см с помощью метода геотропических изгибов. Было заложено пять пробных площадей с исследуемым видом. Удлинение побегов этого вида варьировало от 0.4 до 4.2 см, что составило 9.7–29.9% от годовичного прироста. В среднем удлинение побегов на исследуемых пробных площадях составило 23.4±8.48%. Наблюдаемый зимний прирост *S. majus* может быть объяснен длительным или постоянным поддержанием среды обитания в незамерзшем состоянии в течение зимнего периода. Полученные данные являются первыми в России оценками зимнего прироста побегов.

Ключевые слова: сфагновые мхи, рост побегов, метод геотропических изгибов, нивальные геотропические изгибы, период вегетации, пробная площадь, промерзание.

ВВЕДЕНИЕ

Принято считать, что вегетация мхов рода *Sphagnum* возможна при температуре окружающей среды выше 0°C, когда водные растворы находятся в жидком состоянии. При более низкой температуре, живые хлорофиллсодержащие клетки подвергаются глубокой дегидратации [Buchner, Neuner, 2010], а побеги переходят в состоянии анабиоза. Средой обитания сфагновых мхов в болотных топиях является вода. Запоздалое промерзание обводнённых местообитаний может обеспечивать условия для продления периода вегетации сфагновых мхов. Этот эффект впервые был отмечен P.D. Hulme и A.W. Blyth [1982] на болотных

местообитаниях Шотландии. Теоретически, он должен наблюдаться и в более холодном зимнем климате, например, в Карелии, поскольку здесь на болотах могут существовать схожие условия. Многие топи болот Карелии промерзают в зимние месяцы всего на несколько сантиметров, а некоторые не промерзают совсем [Орлов, 1982 (Orlov, 1982)]. Наличие таких условий может обуславливать удлинение периода вегетации сфагновых мхов в топяных местообитаниях.

Цель настоящей работы состояла в изучении вегетации сфагновых мхов болотных водоёмов в зимний период.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В данной работе исследуется возможность вегетации побегов *Sphagnum majus* (Russow) С.Е.О. Jensen в болотных топиях в зимний период. Одним из основных качественных параметров вегетации сфагновых мхов являются линейный рост побегов. Для его оценки был использован недавно разработанный метод геотропических изгибов [Миронов, 2016а (Mironov, 2016a)], а в качестве исходных маркеров использовались нивальные геотропические изгибы [Mironov, 2016b; Mironov et al., 2016]. Последние образуются при восстановлении ортотропного роста побегов после их отклонения массой снежного покрова. Линейный прирост побегов оценивался как расстояние от нивального геотропического изгиба до апикальных участков побегов. Исследование проводилось на болотах южной Карелии с 2014 по 2016 гг.

на пробных площадях размером 70×70 см. Всего было заложено 5 пробных площадей с доминированием исследуемого вида *Sphagnum majus*. Проективное покрытие последнего составило 95–100%. Определение зимнего прироста в обводнённых местообитаниях осуществлялось в конце зимы – начале весны. Этот прирост обычно хорошо маркируется новообразованными нивальными геотропическими изгибами, появляющимися спустя несколько недель после формирования снежного покрова. Зимний прирост соответствует длине побега от новообразованных нивальных геотропических изгибов до верхушки головки. Предшествующий ему прирост за вегетационный период соответствует длине побега между новообразованными и предшествующими нивальными геотропическими изгибами.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Одним из признаков вегетации в зимний период является субнивальное образование новых нивальных геотропических изгибов. Этот процесс варьирует от слабовыраженного изме-

нения пространственной ориентации головки до выраженного удлинения побега над нивальными геотропическими изгибами. Отчётливый прирост наблюдался на всех пробных площа-

дах. По нашим данным, прирост побегов в зимний период составляет значительную часть в общем годичном приросте побегов (рис. 1, 2). Зимний прирост побегов варьировал от 0.4 до 4.2 см (9.7–29.9% от годичного прироста). Таким образом, в среднем удлинение побегов на исследуемых пробных площадях составило $23.4 \pm 8.48\%$.

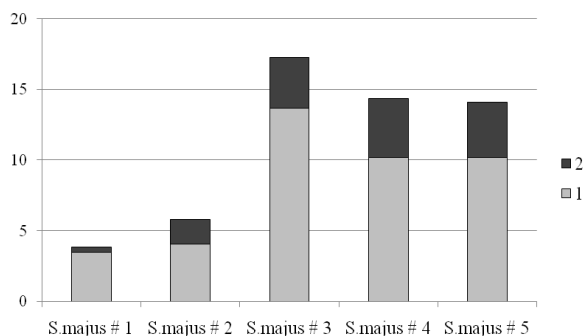


Рис. 1. Структура годичного прироста *Sphagnum majus* (1 – прирост побегов за вегетационный сезон, 2 – зимний прирост побегов; ось ОУ соответствует линейному приросту побегов (см)).

Fig. 1. The structure of the annual shoots length increment of *Sphagnum majus* (1 – shoot length increment in the growing season, 2 – winter shoot length increment. Axis OY – length increment (in cm)).

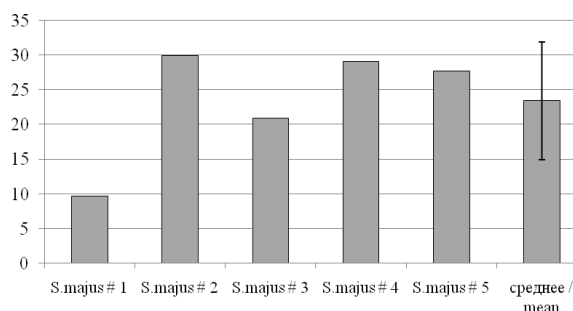


Рис. 2. Относительный вклад зимнего прироста в годичный прирост побегов *Sphagnum majus* (ось ОУ соответствует вкладу зимнего прироста в годичный прирост побегов (%)).

Fig. 2. The relative contribution of winter growth to the annual growth of *Sphagnum majus* (axis OY correspond to the contribution of winter growth to the annual growth of shoots (in %)).

Из исследований R. von Bismarck [1959] известно, что время геотропической реакции пропорционально увеличивается при снижении температуры. При 2°C геотропические изгибы стебля *S. riparium* Angstr. образуются через 2–3 недели. Нижний предел геотропической реакции, по всей видимости, соответствует замерзанию сфагновой дернины. Достаточные для

геотропической реакции условия в природе существуют в незамерзающих болотных топях под снегом [Mironov et al., 2016]. Время формирования нивальных геотропических изгибов после формирования снежного покрова может варьировать от нескольких недель до нескольких месяцев, ключевую роль в этом играют температура водной среды и видовая принадлежность сфагнового мха [von Bismarck, 1959].

Сведения о зимнем росте сфагновых мхов хоть и публиковались ранее, но они единичны. Наиболее подробные данные получены для болот Шотландии, где прирост *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm. в обводнённых местообитаниях может составлять около 18% от годичного [Hulme, Blyth, 1982]. Для северных регионов известны очень грубые оценки, поскольку в данных исследованиях зимний прирост не выделялся отдельно среди всего прироста за рамками традиционного вегетационного периода. Так, в условиях Финляндии, прирост за рамками традиционного вегетационного периода может составлять около 60% у *Sphagnum majus* и около 40% у *S. papillosum* Lindb. [Laine et al., 2011]. В данном исследовании удлинение побегов сфагновых мхов в топяных местообитаниях составило $23.4 \pm 8.48\%$, однако абсолютная величина прироста иногда превышала 4 см. Столь высокие значения могут быть связаны с отсутствием артефактного воздействия, которое обычно свойственно другим методам [Mironov et al., 2016; Миронов, 2017 (Mironov, 2017)].

Условия для зимней вегетации сфагновых мхов в топяных местообитаниях болот обусловлены рядом обстоятельств. Торфяная залежь болот характеризуется повышенной тепловой инерцией, поэтому в холодное время года она остывает значительно медленнее по сравнению с минеральными почвами. После формирования снежного покрова медленная потеря тепла и поступление воды из глубинных, более тёплых, слоев торфа может способствовать длительному поддержанию сильнообводнённых болотных местообитаний в незамерзшем состоянии и вызывать таяние ранее образовавшегося льда [Дюкарев, Головацкая, 2013 (Dyukarev, Golovatskaya, 2013)]. При этом, даже на замерзающих участках сфагновая дернина нередко оказывается в водной среде, избегая включения в лёд. Поэтому зимой, в некоторых топяных местообитаниях сфагновые мхи могут постоянно или длительное время находиться в своеобразных убежищах, защищённых от экстремальных условий внешней среды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, настоящее исследование подтверждает удлинение периода вегетации *Sphagnum majus* в незамерзающих топяных местообитаниях Карелии и свидетельствует о возможности роста побегов в зимний период.

Однако, в условиях промерзания, по всей видимости, данные эффекты выражены в меньшей степени. Полученные данные являются первыми в России оценками зимнего прироста сфагновых мхов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания ИБ КарНЦ РАН (проект № 0221-2014-0035).

Автор искренне благодарит П.А. Игнашова (ИБ КарНЦ РАН) за помощь при проведении полевых исследований и Д.А. Филиппова (ИБВВ РАН) за помощь при подготовке рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дюкарев Е.А., Головацкая Е.А. Особенности температурного режима торфяной залежи олиготрофного болота в южной тайге Западной Сибири // География и природные ресурсы. 2013. № 1. С. 65–71.
- Миронов В.Л. О новом подходе к определению прироста сфагновых мхов // Материалы конференции «VIII Галкинские чтения» (Санкт-Петербург, 2–3 февраля 2017 г.). СПб., 2017. С. 75–78.
- Миронов В.Л. Способ определения линейного прироста побегов мхов рода *Sphagnum*. Патент России № 2600827 // Официальный бюл. «Изобретения и полезные модели». 2016а. № 30. 9 с.
- Орлов Е.Д. Влияние водного питания болот на температурный режим и промерзание торфяных почв в зимний период // Природа болотно-лесных систем Карелии и пути их освоения. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1982. С. 74–96.
- Buchner O., Neuner G. Freezing cytorrhysis and critical temperature thresholds for photosystem II in the peat moss *Sphagnum capillifolium* // Protoplasma. 2010. Vol. 243 (1–4). P. 63–71. DOI: 10.1007/s00709-009-0053-8
- Hulme P.D., Blyth A.W. The annual growth period of some *Sphagnum* species on the Silver Flowe National Nature Reserve, south-west Scotland // Journal of Bryology. 1982. Vol. 12, № 2. P. 287–291. DOI: 10.1179/jbr.1982.12.2.287
- Laine A.M., Juurola E., Hájek T., Tuittila E.S. *Sphagnum* growth and ecophysiology during mire succession // Oecologia. 2011. Vol. 167. P. 1115–1125. DOI: 10.1007/s00442-011-2039-4
- Mironov V.L. Natural genesis of the geotropic curvatures and their use for growth estimating in *Sphagnum* mosses // Proceedings of the International Meeting on the Biology of *Sphagnum*, Saint Petersburg; Khanty-Mansiysk (July 28 – August 11, 2016). Tomsk, 2016b. P. 45 – 47.
- Mironov V.L., Grabovik S.I., Ignashov P.A., Kantserova L.V. Geotropic curvatures of *Sphagnum*: environmental features of their genesis and trial application for estimation shoot length increment // Arctoa. 2016. Vol. 25, № 2. P. 353–363. DOI: 10.15298/arctoa.25.27
- von Bismarck R. Über den Geotropismus der Sphagnen // Flora (Jena). 1959. Vol. 148, is. 1. S. 23–83. DOI: 10.1016/S0367-1615(17)32556-9

REFERENCES

- Buchner O., Neuner G. 2010. Freezing cytorrhysis and critical temperature thresholds for photosystem II in the peat moss *Sphagnum capillifolium* // Protoplasma. 2010. Vol. 243 (1–4). P. 63–71. DOI: 10.1007/s00709-009-0053-8
- Dyukarev E.A., Golovatskaya E.A. 2013. Osobennosti temperaturnogo rezhima torfyanoj zalezhi oligotrofnogo bolota v yuzhnoj tajge Zapadnoj Sibiri [Peculiarities of the bog deposit temperature regime in the southern taiga subzone of Western Siberia] // Geografiya i prirodnye resursy. № 1. S. 65–71. [In Russian]
- Hulme P.D., Blyth A.W. 1982. The annual growth period of some *Sphagnum* species on the Silver Flowe National Nature Reserve, south-west Scotland // Journal of Bryology Vol. 12, № 2. P. 287–291. DOI: 10.1179/jbr.1982.12.2.287
- Laine A.M., Juurola E., Hájek T., Tuittila E.S. 2011. *Sphagnum* growth and ecophysiology during mire succession // Oecologia. Vol. 167. P. 1115–1125. DOI: 10.1007/s00442-011-2039-4
- Mironov V.L. 2016a. Natural genesis of the geotropic curvatures and their use for growth estimating in *Sphagnum* mosses // Proceedings of the International Meeting on the Biology of *Sphagnum*, Saint Petersburg; Khanty-Mansiysk (July 28 – August 11, 2016). Tomsk. P. 45–47.
- Mironov V.L. 2016b. Sposob opredeleniya linejnogo prirosta pobegov mkhov roda *Sphagnum*. Patent na izobretenie RF № 2600827 [Method of determining linear growth of sprouts of moss genus *Sphagnum*. Patent for invention RU № 2600827] // Oficial'nyj byulleten' «Izobreteniya. Poleznye modeli». № 30. 9 s. [In Russian]
- Mironov V.L., Grabovik S.I., Ignashov P.A., Kantserova L.V. 2016. Geotropic curvatures of *Sphagnum*: environmental features of their genesis and trial application for estimation shoot length increment // Arctoa. Vol. 25, № 2. P. 353–363. DOI: 10.15298/arctoa.25.27
- Mironov V.L. 2017. O novom podkhode k opredeleniyu linejnogo prirosta sfagnovykh mхов [On the novel approach for estimation of *Sphagnum* shoots length increment] // Materialy konferentsii «VIII Galkinskie Chteniya» (Sankt-Peterburg, 2–3 fevralya 2017 g.). Sankt-Peterburg. S. 75–78. [In Russian]

- Orlov E.D. 1982. Vliyanie vodnogo pitaniya bolot na temperaturnyj rezhim i promerzanie torfyanykh pochv v zimnij period [The influence of mire water supply on temperature and freezing of peat soils in winter] // Priroda bolotno-lesnykh sistem Karelii i puti ikh osvoeniya. Petrozavodsk: Karel'skij filial AN SSSR. S. 74–96. [In Russian]
- von Bismarck R. 1959. Über den Geotropismus der Sphagnen // Flora (Jena). Vol. 148, is. 1. S. 23–83. DOI: 10.1016/S0367-1615(17)32556-9 [In German]

ON EXTREME CONDITIONS FOR THE GROWTH OF *SPHAGNUM MAJUS* IN MIRE WATER TRACKS OF KARELIA (RUSSIA)

V. L. Mironov

*Institute of Biology of Karelian Research Centre Russian Academy of Sciences
Petrozavodsk, 185910, Russia, e-mail: vict.mironoff@yandex.ru*

The winter growth of *Sphagnum majus* (Russow) C.E.O. Jensen (Sphagnaceae) in water tracks is analyzed. The study was carried out in mires of southern Karelia in 2014–2016, using the technique of geotropic curvatures on sample plots 70×70 cm. Five sample plots with *S. majus* were considered. Elongation of shoots in this species varied from 0.4 to 4.2 cm (9.7–29.9% of the annual growth). On the average, the elongation of shoots on the sample plots was 23.4±8.48%. Winter growth of *S. majus* observed in this study can be explained by a prolonged or permanent unfrozen state of the habitat during the winter. The presented data are the first estimates of winter growth of *Sphagnum* in Russia.

Keywords: *Sphagnum* mosses, growth of shoots, geotropic curvatures method, nival geotropic curvatures, growing season, sample plot, freezing

ЗООПЛАНКТОН БОЛОТНЫХ ВОДОЁМОВ В ОСЕННЕ-ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД**П. Ю. Мокшин¹, Е. Н. Животова¹, А. В. Черевичко²**¹Воронежский государственный университет

394018 г. Воронеж, Университетская пл., д. 1, e-mail: mokshin.pavel@mail.ru

²Государственный научно-исследовательский институт

озерного и речного рыбного хозяйства им. Л.С. Берга, Псковское Отделение – филиал

180007 г. Псков, ул. М. Горького, д. 13, e-mail: acherevichko@mail.ru

Изучен зоопланктон болотных водоёмов Усманского бора (Воронежская область) в холодный период года, включающий предледоставный, подлёдный и постледоставный сезоны. Проанализирован материал из водоёмов тростникового и сфагнового биоценозов болота Клюквенное-1 и малого заболоченного озера Угольное. Всего выявлено 111 видов планктонных организмов, преобладающей группой в планктоне осенне-весеннего сезона были простейшие (Protozoa) – 49 видов, вторыми по значимости оказались коловратки (Rotifera) – 33 вида, большинство видов указанных групп встречались в пробах в течение всего холодноводного периода исследования. Эти же группы организмов доминировали по численности в предледоставный и подледный периоды, достигая величин порядка 500–1000 тыс. экз./м³ в сфагновом биоценозе болота и оз. Угольное. Общими чертами исследованных водоёмов было присутствие в доминантных комплексах видов ракообразных амёб *Arcella gibbosa* и *A. vulgaris* и коловраток *Rotaria* sp. Доля ракообразных в видовом составе болот была незначительна (19 видов), их массовое развитие (науплиальные и копеподитные стадии веслоногих) отмечено в постледоставный период, численность 100–200 тыс. экз./м³ в тростниковом и сфагновом биоценозах болота. Отмечено сходство видового состава и сезонной динамики коловраток и ракообразных болотных водоёмов Усманского бора с таковыми сфагновых болот Северо-Запада европейской России. В оз. Угольное встречены виды коловраток и ракообразных, характерные для подледного зоопланктона болотных озёр центральной и северо-западной части страны.

Ключевые слова: зоопланктон, болотные водоёмы, подлёдный период, состав, структура, доминантный комплекс.

ВВЕДЕНИЕ

В России на долю болот приходится более 20% её территории, причём в Европейской части страны наиболее заболочены Север и Северо-Запад [Вомперский и др., 2005 (Vompersky et al., 2005)]. В европейской лесостепи болота являются редчайшими экосистемами на южном пределе распространения, в Среднерусской лесостепи на их долю приходится в среднем не более 1% территории [Хмелев, 1985 (Khmelev, 1985)]. Большинство сфагновых болот лесостепи внесены в списки особо-охраняемых территорий Рамсарской конвенции [Krivenko, 2000]. Болота остаются очень плохо изученными в отношении не только общей организации гидробиоценозов, их структуры, закономерностей функционирования, но и в отношении фауны, её объема, систематического, зоогеографического и экологического облика. В частности,

зоопланктону террасных водоёмов Усманского бора посвящена единственная работа Е.Н. Животовой [2002 (Zhivotova, 2002)], а также несколько публикаций, в которых было описано четыре новых для науки вида центрохелидных солнечников рода *Acanthocystis* [Леонов, 2010 (Leonov, 2010)], 8 видов впервые указано для фауны России [Leonov, 2009; Леонов, Плотников, 2009 (Leonov, Plotnikov, 2009)] и статья, посвященная гетеротрофным жгутиконосцам [Prokina, Mylnikov, 2017].

Цель настоящей работы заключалась в установлении фаунистического состава, количественных характеристик и структурных особенностей сообществ осенне-весеннего болотного зоопланктона Усманского бора. Кроме того, сделана попытка сравнения данных с полученными на болотах Северо-Запада России.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для Усманского бора (Воронежская область) характерно обилие замкнутых понижений разнообразной формы, расположенных между песчаными буграми и грядами, а иногда и на ровной местности. Многие котловины заняты низовыми болотами грунтового питания, среди которых изредка попадаются болота со сфагновым покровом. Известно не менее 7 сфагновых болот [Николаевская, 1971 (Niko-

laevskaya, 1971); Дроздов, Хмелев, 1973 (Droz-dov, Khmelev, 1973); Хлызова и др., 2007 (Khly-zova et al., 2007)]. Наиболее доступное из них – Клюквенное-1, находящееся в окрестностях биоцентра Воронежского университета «Вене-витиново» в юго-западной части бора. Болото имеет округлую форму, площадь 0.015 км², относится к сплавинному типу и включено в Перспективный список Рамсарской конвенции как

«болото Клюквенное» [Krivenko, 2000]. Стратиграфия, гидрохимия и состав флоры болота свидетельствуют о его принадлежности к мезотрофному типу [Филиппов, Прокин, 2017 (Philippov, Prokin, 2017)].

Озеро Угольное, как и болото Клюквенное-1, сформировалась в древней долине притока р. Воронеж, которая была осложнена и расчленена на отдельные котловины при формировании надпойменных террас р. Усмань, в чем ведущую роль играли золотые процессы [Хлызова и др., 2007 (Khlyzova et al., 2007)]. По данным гидрохимических анализов все озёрные водоёмы правобережных надпойменных террас р. Усмань, к которым относится и озеро Угольное, имеют черты заболачивания [Животова, Коротева, 2002 (Zhivotova, Koroteeva, 2002)].

В работе представлены результаты исследований состава и структуры зоопланктона болота Клюквенное-1 и оз. Угольное, в предледоставный, ледоставный и послеледоставный периоды (октябрь–май). В каждом из водоёмов были обследованы типичные и занимающие наибольшие площади биоценозы, выделение которых проводилось исходя из того, что их границы совпадают с границами фитоценозов.

На болоте Клюквенное-1, была исследована краевая зона (тростниковая мочажина), занятая евтрофными растительными сообществами, в составе которых преобладали заросли тростника [*Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steud.], а также были представлены другие виды гидрофильного разнотравья: рогоз обыкновенный (*Typha latifolia* L.) сабельник болотный (*Comarum palustre* L.), вахта трёхлистная (*Menyanthes trifoliata* L.), вейник седоватый [*Calamagrostis canescens* (Weber) Roth]. Кроме того, пробы были собраны в водоёме на окраине на границе осоково-сфагновой и вейниково-сфагновой ассоциаций (сфагновая мочажина). Последняя характерна для топей, покрытых водой на 5–10 см. Исследования на оз. Угольном проводились в зоне максимальной глубины, расположенной в 6 м от береговой линии и окруженной поясом манника большого [*Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb.], глубина водоёма

колебалась от 0.4 до 1.2 м. Вода в исследованных водоёмах характеризовалась повышенной цветностью (более 60%), низкой минерализацией, (30–40 мг/л по сухому остатку), повышенной перманганатной окисляемостью (30–35 мгО₂/л), нестабильным кислородным режимом, и слабокислой реакцией (рН=5.6–5.8).

Количественные пробы зоопланктона были собраны в 1997–1998 и 2000–2001 гг. путем процеживания 5–10 литров воды через планктонную сеть. Пробы собирали в конце вегетационного сезона (октябрь–ноябрь), ежемесячно в зимний подледный период, и в начале вегетационного периода апрель – начало мая. В зимний период с третьей декады ноября по март включительно, на исследуемых водоёмах устанавливался ледовый покров, и для проведения гидробиологических работ во льду прорубались проруби размером 0.5×0.5 м. Живые и фиксированные пробы обрабатывались в лаборатории стандартными методами [Мордухай-Болтовской, 1975 (Mordukhaj-Boltovskoj, 1975)]. Учитывали четыре основных группы планктонных организмов: Protozoa, Rotifera, Cladocera и Copepoda.

Для сравнения состава и структуры планктонных коловраток и ракообразных были использованы данные, полученные в 2004–2008 гг. при изучении водоёмов Полистово-Ловатской болотной системы [Черевичко, 2009 (Cherevichko, 2009)]. Проанализированы материалы, собранные в водоёмах краевой и центральной зон болота в конце (октябрь) и в начале вегетационного сезона (май) и результаты зимних исследований только внутриболотных озёр (февраль), так как мелкие болотные водоёмы севера и северо-запада Европейской части России промерзают зимой до дна.

Зоопланктон оценивали по видовому составу, численности (N, экз./м³), биомассе (B, г/м³), доле отдельных групп в общей численности, индексу Шеннона, рассчитанному по численности (H_N, бит/экз.). Для выявления фаунистического сходства использовали индекс Чекановского-Съеренсена (I_{CS}, %).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

За период исследования в болотных водоёмах Усманского бора выявлено 111 видов планктонных организмов, из которых 49 видов простейших (Protozoa), 33 – коловраток (Rotifera), 11 – ветвистоусых (Cladocera) и 8 – веслоногих (Copepoda) ракообразных. Между исследованными биотопами отмечено высокое сходство (коэффициент Чекановского-Съеренсена составил более 50%). Среди простейших по числу видов преобладали раковинные амёбы

(Testacea) (23), многие из которых типичные обитатели сфагновых торфяных болот. Высокая встречаемость во всех изученных водоёмах отмечена для видов раковинных амёб *Arcella catinus* Ehrenberg, 1832, *A. gibbosa* Penard, 1890, *A. vulgaris* Ehrenberg, 1830, *Centropyxis aculeata* (Ehrenberg, 1832), *Diffugia globulosa* (Dujardin, 1837), *D. oblonga* Ehrenberg, 1838, *Lesquereusia spiralis* (Ehrenberg, 1840). Наряду с ними во всех биотопах часто встречались солнечники

Actinophrys sol Ehrenberg, 1830, коловратки *Keratella serrulata* Ehrenberg, 1838, *K. testudo* (Ehrenberg, 1832), *Lecane bulla* (Gosse, 1851), *L. lunaris* Ehrenberg, 1832, *Lepadella ovalis* (O.F. Müller, 1786), *Monommata longiseta* (Müller, 1786), *Rotaria* spp., *Trichocerca* sp., *Trichotria truncata* (Whitelegge, 1889); из ветвистоусых ракообразных *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1785) и *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller, 1785).

Ряд видов ракообразных pp. *Daphnia*, *Cyclops*, *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg, 1888), а так же коловратки *Filina longiseta* (Ehrenberg, 1834), *Keratella quadrata* (Müller, 1786) – типичные обитатели пелагиали озёр были обнаружены только в оз. Угольное.

Доминирующей экологической группой в планктофауне болота Клюквенное-1 были эврибионты (52.3%), велика также роль специфических болотных (19.8%) и литорально-зарослевых (11.6%) видов. В озере эврибионты составляли 37.9%; болотные виды – 27.3%, литорально-зарослевые – 13.6%.

В сезонной динамике видового состава выявлены следующие особенности, практически все представители простейших (98% видов) встречены в течение всего осенне-весеннего периода, в том числе в подледный период. Из коловраток в подледный период встречены 78% видов, из ракообразных всего лишь 10% видов остальные были обнаружены только весной и осенью в период открытой воды. В число видов ракообразных подледного зоопланктона вошли единственный вид кладоцер – *Chydorus sphaericus* и ювенильные стадии веслоногих ракообразных. Взрослые копеподы *Cyclops* sp., были обнаружены зимой лишь в оз. Угольное.

Максимальная численность зоопланктона в среднем за осенне-весенний период зафиксирована в оз. Угольное (1123 тыс. экз./м³), незначительно уступает по численности планктона водоём сфагнового биоценоза (1043 тыс. экз./м³), тогда как минимальное количество характерно для тростникового биоценоза болота (321 тыс. экз./м³) (рис. 1).

Максимальная численность и доля простейших отмечена в водоёме сфагнового биоценоза болота Клюквенное-1, в осенний период эта величина составляет 500–800 тыс. экз./м³. В тростниковом биоценозе, количественные показатели этой группы организмов значительно ниже, однако наиболее высокие величины характерны для осеннего и зимнего периода – 100–150 тыс. экз./м³. В оз. Угольное, начиная с предледоставного периода, численность простейших возрастает от 400 до 1100 тыс. экз./м³, и в среднем за сезон незначительно ниже тако-

вой для сфагнового биоценоза. Далее к марту месяцу отмечается резкое падение численности и доли Protozoa во всех водоёмах.

В оз. Угольное отмечено максимальное видовое разнообразие и наибольшие показатели численности коловраток, в двух других биоценозах коловратки являются второстепенной по значимости группой. Максимальная численность коловраток оз. Угольное выявлена в октябре – декабре (1250–2320 тыс. экз./м³). С января по апрель происходило постепенное снижение их численности достигающей в эти периоды значений одного порядка. В мае в озере происходило наращивание численности и разнообразия Rotifera. В тростниковом биоценозе наибольшая численность коловраток наблюдалась в предледоставный период (150 тыс. экз./м³) и в весенний межледный (79 тыс. экз./м³). В сфагновом биоценозе численность коловраток увеличивалась в зимний период, их доля при этом составляла от 58% в ноябре до 65% в декабре, снижаясь до 20% в апреле.

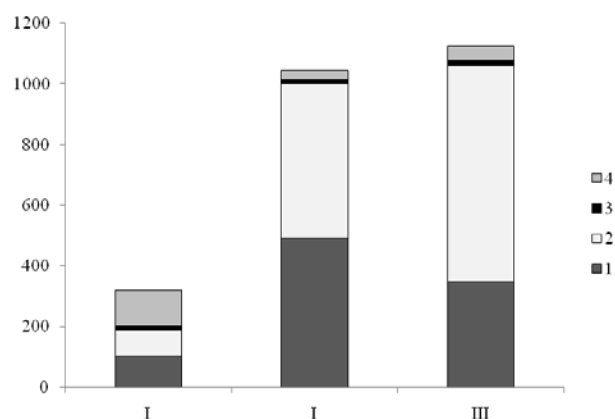


Рис. 1. Структура среднесезонной численности (N, тыс. экз./м³) зоопланктона исследованных водоёмов (I – тростниковый биоценоз болота, II – сфагновый биоценоз болота, III – оз. Угольное; 1 – Protozoa, 2 – Rotifera, 3 – Cladocera, 4 – Copepoda).

Fig. 1. Structure of average total abundance (N, thous. specimens/m³) of zooplankton for studied (I – reed hollow biocenosis of the mire, II – *Sphagnum* hollow biocenosis hollow of the mire, III – lake Ugol'noe; 1 – Protozoa, 2 – Rotifera, 3 – Cladocera, 4 – Copepoda).

Ветвистоусые ракообразные оказались малочисленной группой планктона изучаемых водоёмов, наибольшего обилия они достигали в весенне-летние периоды. Исключением является сфагновый биоценоз бол. Клюквенное-1, где Cladocera встречались в октябре, декабре и январе, достигая численности в зимний период 42.0 тыс. экз./м³ за счет *Chydorus sphaericus*. В остальных биоценозах ветвистоусые в весенний период имели невысокие показатели обилия. Сезонная динамика веслоногих ракообразных

(Copepoda) носила чётко выраженный характер: максимум их развития, в основном за счет ювенильных стадий, приходился на постледоставный период (апрель) во всех типах исследуемых биоценозов. Апрельская численность молоди веслоногих более высока в тростниковом биоценозе (79–211 тыс. экз./м³), наиболее низкая – в сфагновом биоценозе бол. Клюквенное-1 (23–102 тыс. экз./м³).

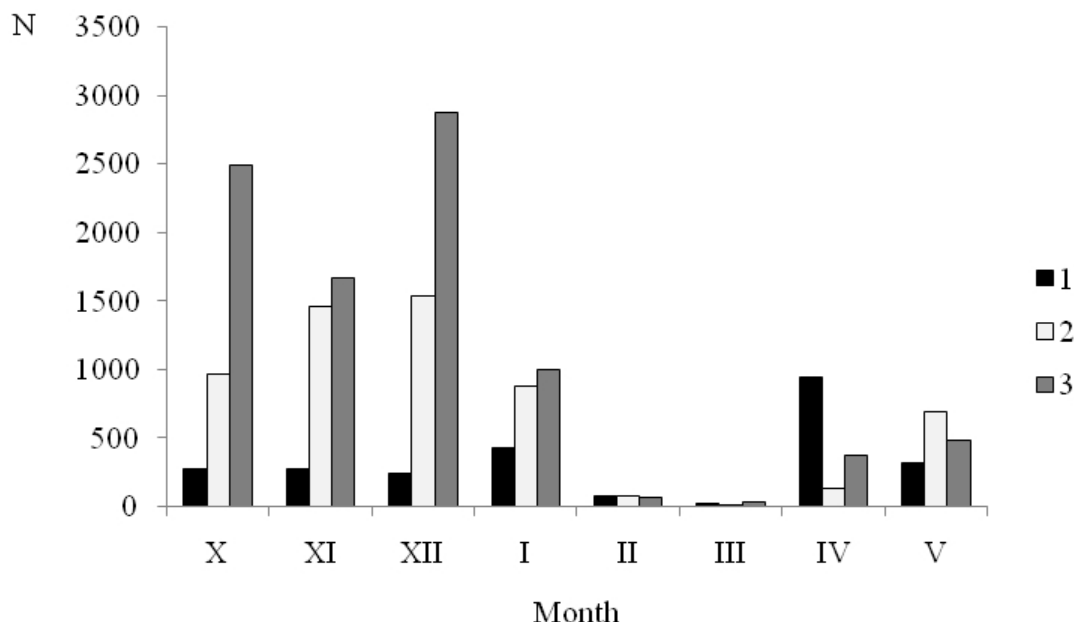


Рис. 2. Сезонная динамика численности (N тыс. экз./м³) зоопланктона исследованных водоёмов (1 – тростниковый биоценоз болота, 2 – сфагновый биоценоз болота, 3 – оз. Угольное).

Fig. 2. Seasonal dynamics of total abundance (N, thous. specimens/m³) of zooplankton in studied water bodies (1 – reed hollow biocenosis of the mire, 2 – *Sphagnum* hollow biocenosis of the mire, 3 – lake Ugol'noe).

Доминантные комплексы видов специфичны для каждого из изученных биотопов. В водоёме тростникового биоценоза осенью доминировали бделлоидные коловратки с преобладанием видов р. *Rotaria* и раковинные амёбы *Diffugia globulosa*, сообщество слагалось 16 видами, индексы видового разнообразия Шеннона были несколько выше 3 бит/экз. В подледный период (с декабря по март) общее число видов увеличивается до 19 доминировали простейшие *Diffugia globulosa* и *Arcella vulgaris*, а так же наупии Cyclopoida, значение коэффициента Шеннона увеличивалось до 3.5–3.7. В апреле доминировали наупии и копепоиды ракообразных, при общем снижении видового богатства ($n=10$) и разнообразия ($H_N=1.5$). В мае в доминантный комплекс входили *Chydorus sphaericus* и *Keratella serrulata*, несколько увеличивается общее число видов и, как следствие, информационное разнообразие сообщества ($H_N=3.3–3.5$).

В водоёме сфагнового биоценоза осенний планктон (октябрь–ноябрь) представлен сообществом *Arcella gibbosa* + *Rotaria* sp., видовое

В целом сезонная динамика зоопланктона в осенне-весенний период имеет определенные тенденции для всех исследованных водоёмов: численность максимальна в предледоставный период и в начале ледостава, затем к середине зимы и концу ледостава количество планктона резко снижается и вновь наращивание численности наблюдается весной с самого начала постледоставного периода (рис. 2).

богатство сообщества достаточно высоко ($n=22$), что сказывается на показателе информационного разнообразия Шеннона ($H_N=2.2$). В подледный период вид сообщества изменялся, доминировали *Rotaria* sp и *Diffugia oblonga*. Число видов остается прежним, значение коэффициента Шеннона несколько возросло (2.5–2.7). В апреле доминирующее положение в планктоне занимали развивающиеся наупии и копепоиды веслоногих ракообразных, при снижении общего видового разнообразия сообщества. В мае в сообществе *Arcella vulgaris* + *Keratella serrulata* число видов планктона возросло до 26, тогда же отмечены максимальные для планктоценоза показатели разнообразия ($H_N=3.6$).

В оз. Угольное осенью (октябрь–ноябрь) в зоопланктоне доминировали *Keratella tincinensis* и *K. testudo*, сообщество было сложено 22 видами при достаточно высоком видовом разнообразии ($H_N=2.7$). В подледный период в доминанты сообщества выходили другие виды (*Centropyxis aculeata* + *Rotaria* sp), общее число видов увеличивается до 27, индекс Шеннона

до 3.2. В апреле и мае доминантный комплекс был представлен науплиями и копеподами ракообразных, число видов уменьшалось до 12, индекс Шеннона до 1.2.

Пробы зимнего подледного зоопланктона внутриболотных озёр Полистово-Ловатской болотной системы были собраны зимой 2007 г., при толщине льда более 0.5 м. В составе зимнего зоопланктона зафиксировано 13 видов (7 – Cladocera, 2 – Copepoda, 3 – Rotifera).

Из них только *Cyclops kolensis* Lilljeborg, 1901 признан криофильным видом, остальные считаются круглогодичными обитателями озёр. Зимние генерации ряда видов, обнаруженных в наших исследованиях, – *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850, *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851), *Poliarthra dolichoptera* (Idelson, 1925), *Eudiaptomus graciloides*, *Daphnia cristata* G.O. Sars, 1862 давно известны в составе зимнего зоопланктона озёр [Ривьер, 2012 (Rivyer, 2012)]. Ряд видов кладоцер *Alonella nana* (Baird 1843), *A. exsisa* (Fischer, 1854), *Chydorus sphaericus*, встреченные в зимних пробах, являлись массовыми видами малых болотных водоёмов в течение безледного периода. Численность зимнего зоопланктона озёр колебалась в пределах 0.15–3.60 тыс. экз./м³, биомасса составляла 0.002–0.215 г/м³.

В предледоставный период (октябрь) в малых болотных водоёмах сфагновых биоценозов Полистово-Ловатской болотной системы число встреченных видов не превышало 10, индекс Шеннона – 1.5 бит./экз.; по численности и биомассе преобладали *Chydorus sphaericus*, веслоногие *Diacyclops* sp. В значительном количестве встречались бделлоидные коловратки

Philodina sp. и *Rotaria* sp. Численность зоопланктона колебалась в пределах 30–60 тыс. экз./м³, биомасса составляла 0.2–0.5 г/м³. В постледоставный период (начало мая) в сообществе преобладали ювенильные особи веслоногих ракообразных и коловратки, однако была велика роль ветвистоусых сем. Chydoridae число видов составляло 10–15, индекс Шеннона около 2.5, численность не превышала 10 тыс. экз./м³.

Таким образом, часто встречающимися и массовыми видами зоопланктона осенне-весеннего периода (из коловраток и ракообразных) характерными для болотных биоценозов, как южных, так и северо-западных областей европейской части России можно считать *Chydorus sphaericus* и группу бделлоидных коловраток (р. *Rotaria* в частности), видовой состав последних требует уточнения в связи со спецификой определении.

Кроме указанных видов общими, для изученных болот в осенне-весенний период были коловратки р. *Keratella* [*K. ticinensis* (Callerio, 1920), *K. serrulata* и *K. testudo*]. Ряд видов холодноводных ракообразных *Daphnia cristata*, *Cyclops* sp., *Eudiaptomus graciloides*, а так же коловратки *Keratella quadrata* были обнаружены в оз. Угольное Усманского бора и в озерах Полистово-Ловатской болотной системы в холодное время года.

В сезонной динамике зоопланктона болотных водоёмов и тех и других областей отмечено высокое количественное обилие бделлоидных коловраток в предледоставный период и массовое развитие веслоногих ракообразных в постледоставный сезон.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом, для изученных болотных водоёмов Усманского бора характерно высокое видовое богатство зоопланктона (выявлено 111 видов). Преобладающей группой в зоопланктоне осенне-весеннего периода являются простейшие (44% от общего списка видов), вторая по значимости группа – коловратки (30%), минимальным числом видов представлены ракообразные (26%). Общими фаунистическими чертами исследованных водоёмов является присутствие в доминантных комплексах видов раковинных амёб *Arcella gibbosa* и *A. vulgaris* и коловратки *Rotaria* spp., кроме них среди доминантов в сообществах водоёмов тростникового и сфагнового биоценозов болота отмечены *Diffugia oblonga*, *D. globulosa*, *Keratella serrulata*, *Chydorus sphaericus*, в оз. Угольном – *Keratella ticinensis*, *K. testudo*, *Centropyxis aculeata*.

Максимальная общая численность планктона регистрировалась осенью в предледоставный период и зимой в начале ледостава. Общей тенденцией в развитии структуры сообществ является четко выраженная смена доминантных и субдоминантных комплексов простейших и коловраток в течение зимнего периода (от предледоставного к подледному) и увеличение видового и информационного разнообразия в подледный период, по сравнению с осенним. В дальнейшем наблюдается снижение указанных показателей в постледоставный период, при полной смене доминирующих комплексов (в сообществах доминируют науплии и копеодиты ракообразных).

Отмечено значительное сходство состава доминантов планктонных коловраток и ракообразных (*Chydorus sphaericus*, *Diacyclops* sp. и бделлоидные коловратки), болотных водоёмов

Усманского бора осенне-весеннего периода с таким водоёмом Полистово-Ловатской болотной системы. Кроме того, в оз. Угольное встречены виды коловраток и ракообразных,

характерные для подледного зоопланктона болотных озёр центральной и северо-западной части России.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны А.А. Прокину (ИБВВ РАН) за помощь на всех этапах проведения исследований и подготовки публикации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вомперский С.Э., Сирин А.А., Цыганова О.П., Валяева Н.А., Майков Д.А. Болота и заболоченные земли России: попытка анализа пространственного распределения и разнообразия // Известия РАН. Сер. геогр. 2005. № 5. С. 39–50.
- Дроздов К.А., Хмелёв К.Ф. Усманский бор // Подворонежье. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1973. С. 23–43.
- Животова Е.Н. Фаунистический обзор зоопланктона водоёмов Усманского бора // Гидробиологические исследования водоёмов Среднерусской лесостепи. Воронеж: ВГУ, 2002. С. 55–65.
- Животова Е.Н., Коротева О.А. К изучению гидрохимического режима некоторых водоёмов Усманского бора // Гидробиологические исследования водоёмов Среднерусской лесостепи. Воронеж: ВГУ, 2002. С. 221–228.
- Леонов М.М. Новые виды центрохелидных солнечников рода *Acanthocystis* (Centroheliiozoa) // Зоол. журн. 2010. Т. 89, № 5. С. 507–513.
- Леонов М.М., Плотников А.О. Центрохелидные солнечники (Centroheliiozoa) Центрального Черноземья и Южного Урала: видовой состав, морфология, распространение // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 6. С. 643–653.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. (ред.) Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Николаевская М.В. Растительность Воронежского государственного заповедника // Тр. Воронеж. гос. заповедника. Вып. 17 (Ботанический). Воронеж: Центр.-Чернозем. кн. изд-во, 1971. С. 6–132.
- Ривьер И.К. Холодноводный зоопланктон озёр бассейна Верхней Волги. Ижевск, 2012. 381 с. + 4 л. вкл.
- Филиппов Д.А., Прокин А.А. Заметки о флоре охраняемого болота Клюквенное-1 (Воронежская область) // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи: Тр. биол. учеб.-науч. центра «Веневитиново» Воронеж. гос. ун-та. Вып. 29. Воронеж: Изд. дом ВГУ, 2017. С. 179–186.
- Хлызова Н.Ю., Прокин А.А., Стародубцева Е.А., Говоров В.В., Ткаченко А.В. Материалы к изучению террасных водоёмов Усманского и Хреновского боров (I): распространение, происхождение, антропогенная трансформация, типология, цикличность гидрологического режима // Труды Воронеж. гос. заповедника. Вып. 24. Воронеж: ВГПУ, 2007. С. 234–289.
- Хмелёв К.Ф. Закономерности развития болотных экосистем Центрального Черноземья. Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та, 1985. 168 с.
- Черевичко А.В. Зоопланктон водоёмов и водотоков Полистово-Ловатской болотной системы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2009. 28 с.
- Krivenko V.G. (ed.) Wetlands in Russia. Vol. 3. Wetlands on the Ramsar Shadow List. Moscow: Wetlands International Global Series 3, 2000. 490 p.
- Leonov M.M. Heliozoan fauna of waterbodies and watercourses of the Central Russian Upland forest-steppe // Inland Water Biology. 2009. Vol. 2, № 1. P. 6–12. DOI: 10.1134/S1995082909010027
- Prokina K.I., Mylnikov A.P. Heterotrophic flagellates of *Sphagnum* bogs and lakes in Usman pine forest, Voronezh Oblast // Inland Water Biology. 2017. Vol. 10, № 2. P. 182–191. DOI: 10.1134/S1995082917020110

REFERENCES

- Cherevichko A.V. 2009. Zooplankton vodoyomov i vodotokov Polistovo-Lovatskoj bolotnoj sistemy [Zooplankton of water bodies and water courses of Polistovo-Lovatskaya mire system]. Avtoreferat dissertatsii na soiskanie uchenoj stepeni kandidata biol. nauk. Borok. 28 s. [In Russian]
- Drozдов K.A., Khmelev K.F. 1973. Usmanskij bor [The Usman pine-forest] // Podvoronezh'ye. Voronezh: Izd-vo Voronezhskogo un-ta. S. 23–43. [In Russian]
- Khlyzova N.Yu., Prokin A.A., Starodubtseva E.A., Govorov V.V., Tkachenko A.V. 2007. Materialy k uzucheniyu terrasnykh vodoyomov Usmanskogo i Khrenovskogo borov (I): rasprostranenie, proiskhozhdenie, antropogennaya transformatsiya, tipologiya, tsiklichnost' gidrologicheskogo rezhima [Materials for the study of terraced water bodies of the Usman and Khrenov pine-forests (I): distribution, origin, anthropogenic transformation, typology, cyclicity of the hydrological regime] // Trudy Voronezhskogo gos. zapovednika. Vyp. 24. Voronezh: VGPU. S. 234–289. [In Russian]
- Khmelev K.F. 1985. Zakonomernosti razvitiya bolotnykh ekosistem Tsentral'nogo Chernozem'ya [Regularities of mires ecosystems development of the Central Chernozem Region]. Voronezh: Izd-vo Voronezhskogo universiteta. 168 s. [In Russian]
- Krivenko V.G. (ed.) 2000. Wetlands in Russia. Vol. 3. Wetlands on the Ramsar Shadow List. Moscow: Wetlands International Global Series 3. 490 p.

- Leonov M.M. 2009. Heliozoan fauna of waterbodies and watercourses of the Central Russian Upland forest-steppe // *Inland Water Biology*. Vol. 2, No 1. P. 6–12. DOI: 10.1134/S1995082909010027
- Leonov M.M. 2010. Novye vidy tsentrokhelidnykh solnechnikov roda *Acanthocystis* (Centroheliozoa) [New species of Centrohelid Heliozoa of the genus *Acanthocystis* (Centroheliozoa)] // *Zoologicheskii zhurnal*. Vol. 89, № 5. S. 507–513. [In Russian]
- Leonov M.M., Plotnikov A.O. 2009. Tsentrokhelidnye solnechniki (Centroheliozoa) Tsentral'nogo Chernozem'ya i Yuzhnogo Urala: vidovoy sostav, morfologiya, rasprostraneniye [Species composition, morphology, and distribution of Centrohelid Heliozoa from Central Chernozemic Area and the south Urals] // *Zoologicheskii zhurnal*. Vol. 88, № 6. S. 643–653. [In Russian]
- Mordukhaj-Boltovskoj Ph.D. (ed.) 1975. Metodika izucheniya biotsenozov vnutrennikh vodoyomov [The method for studying of inland water bodies biocenoses]. Moskva: Nauka. 240 s. [In Russian]
- Nikolayevskaya M.V. 1971. Rastitel'nost' Voronezhskogo gosudarstvennogo zapovednika [The vegetation of the Voronezh State Nature Reserve] // *Trudy Voronezhskogo gos. zapovednika*. Vol. 17 (Botanicheskij). Voronezh: Tsentr.-Chernozem. knizhnoe izd-vo. S. 6–132. [In Russian]
- Philippov D.A., Prokin A.A. 2017. Zametki o flore okhranyaemogo bolota Klyukvennoe-1 (Voronezhskaya oblast') [Notes on the flora of protected mire Klyukvennoe-1 (Voronezh Oblast')] // *Sostoyanie i problem ekosistem srednerusskoj lesostepi: Trudy biol. ucheb.-nauch. tsentra "Venevitinovo" Voronezhskogo gos. universiteta*. Vyp. 29. Voronezh: Izd. dom VGU. S. 179–186. [In Russian]
- Prokina K.I., Mylnikov A.P. 2017. Heterotrophic flagellates of *Sphagnum* bogs and lakes in Usman pine forest, Voronezh Oblast // *Inland Water Biology*. Vol. 10, № 2. P. 182–191. DOI: 10.1134/S1995082917020110
- Rivyer I.K. 2012. Kholodnovodnyj zooplankton ozyor bassejna Verkhnej Volgi [Cold-water zooplankton of lakes in Upper Volga basin]. Izhevsk. 381+4 s. [In Russian]
- Vompersky S.E., Sirin A.A., Tsyganova O.P., Valyaeva N.A., Maikov D.A. 2005. Bolota i zabolochennyye zemli Rossii: popytka analiza prostranstvennogo raspredeleniya i raznoobraziya [Peatlands and paludified lands of Russia: attempt of analyses of spatial distribution and diversity] // *Izvestiya RAN. Ser. geogr.* № 5. S. 39–50. [In Russian]
- Zhivotova E.N. 2002. Faunisticheskij obzor zooplanktona vodoyomov Usmanskogo bora [Faunistic review of zooplankton in the Usman pine-forest] // *Gidrobiologicheskkiye issledovaniya vodoyomov Srednerusskoy lesostepi*. Voronezh: Voronezhskij gos. universitet. S. 55–65. [In Russian]
- Zhivotova E.N., Koroteyeva O.A. 2002. K izucheniyu gidrokhimicheskogo rezhima nekotorykh vodoyomov Usmanskogo bora [To study of hydrochemical regime of some water bodies in the Usman pine-forest] // *Gidrobiologicheskkiye issledovaniya vodoyomov Srednerusskoy lesostepi*. Voronezh: Voronezhskij gos. universitet. S. 221–228. [In Russian]

ZOOPLANKTON OF MIRE WATER BODIES IN THE AUTUMN-SPRING SEASON

P. Yu. Mokshin¹, E. N. Zhivotova¹, A. V. Cherevichko²

¹*Voronezh State University*

Voronezh, 394018, Russia, e-mail: mokshin.pavel@mail.ru

²*Pskov Department, L.S. Berg State Research Institute on Lake and River Fisheries*

Pskov, 180007, Russia, e-mail: acherevichko@mail.ru

The zooplankton of mire water bodies of the Usman pine-forest (Voronezh Region) was studied during the cold season including pre-ice, under-ice and post-ice subseasons. The material from the water bodies in reed and sphagnum habitat of the Klyukvennoe-1 mire and the small paludified lake Ugol'noye is analyzed. Totally 111 species of zooplankton were identified. The Protozoa had the highest species richness in the autumn-spring season (49 species); Rotifera was the second taxon in the species richness (33 species). Most species in these groups species were found during the entire cold-water period of the study. The same groups of organisms dominated in the pre-ice age and under-ice periods, reaching the abundance of about 500–1000 thousand ind./m³ in the sphagnum habitat and in Lake Ugol'noye. The common features for the studied water bodies were the presence of *Arcella gibbosa* and *A. vulgaris* as well as *Rotaria* sp. among the most abundant taxa. The percentage of crustaceans in the total species number was insignificant (19 species); their mass development (naupliar and copepodite stages of Copepoda) was recorded in the post-ice period, with the total abundance of 100–200 thousand ind./m³ in the reed and sphagnum habitats of the mire. The species composition and seasonal dynamics of rotifers and crustaceans in boggy water bodies of the Usman pine-forest were similar with those of the sphagnum mires of northwestern European Russia. In Lake Ugol'noye, we recorded species of rotifers and crustaceans typical of the under-ice zooplankton of mire lakes of the central and northwestern parts of European Russia.

Keywords: zooplankton, mire water bodies, under-ice period, composition, structure, dominant taxa

THE GENUS *NOTOALONA* RAJAPAKSA ET FERNANDO, 1987 (CHYDORIDAE: ALONINAE) IN TROPICAL SWAMPY AREAS, WITH PARTICULAR ATTENTION TO AFRICA

A. N. Neretina¹, W. Zelalem², A. A. Kotov¹

¹A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Moscow, 119071, Russia, e-mail: neretina-anna@yandex.ru, alexey-a-kotov@yandex.ru

²Bahir-Dar Fisheries and Other Aquatic Life Research Center,
Bahir Dar, 794, Ethiopia, e-mail: wodiehm@gmail.com

Members of the genus *Notoalona* Rajapaksa et Fernando, 1987 (Chydoridae: Aloninae) inhabit diverse swampy environments in tropical regions all around the World. Here we analyze morphological features of this genus based on both the original materials from Sudan, Ethiopia, Kenya and Thailand, and the published data. According to our observations, fine characters of parthenogenetic females (structure of postabdominal basal spine, length of setules near its base and structure of thoracic limbs) are important for discrimination between the sibling species of *Notoalona*. However identification of taxa based exclusively on these characters may be difficult, dubious or even impossible in some cases. The African populations under study potentially can represent a new species for science, but a re-examination of the type material of *N. pseudomacronyx* Van Damme, Maiphae et Sa-Ardrit, 2013 is necessary for the formal description of a new species. At present, morphological features of *Notoalona* remain insufficiently studied due to their small size and rarity in hydrobiological samples. This situation obstructs an assessment of actual species diversity within the genus.

Keywords: morphology, taxonomy, rare species, tropical regions

INTRODUCTION

Cladocerans (Crustacea: Branchiopoda) are an important component of fresh water ecosystems all around the world, and approximately half of species are known only from tropical and subtropical regions [Dumont, 1994; Kotov, 2013]. Despite a significant progress in investigations of tropical microcrustaceans, cladocerans of tropical swampy areas remain scarcely studied. Generally, these habitats are ignored during most taxonomic and ecological works due to problems with access and potential dangers (such as malaria during the wet season). However tropical inland swamps harbour the large number of cladocerans, some of them are considered as rare or even endemic taxa [e.g. Van Damme et al., 2013].

Diversity of small-sized cladocerans in tropical swamps is studied especially poorly. They are often over-looked or misidentified during standard rapid hydrobiological works. The genus *Notoalona* Rajapaksa et Fernando, 1987 is an example of such taxon in swampy areas. Identification of *Notoalona* species requires a careful examination of specimens using both binocular stereoscopic microscope and light microscope on high magnification.

Nowadays the genus *Notoalona* includes four valid species: (1) *N. globulosa* (Daday, 1898) (described from Sri Lanka and distributed in the

tropical regions of the Old World and Australia [Rajapaksa, Fernando, 1987]), (2) *N. sculpta* (Sars, 1901) (originally described from Brazil, but found in Paraguay, Costa Rica, El Salvador, Florida and Guatemala (see in [Rajapaksa, Fernando 1987])), (3) *N. freyi* Rajapaksa et Fernando, 1987 (known from Florida) and (4) *N. pseudomacronyx* Van Damme, Maiphae et Sa-Ardrit, 2013 (known only from Natam swamp in South Thailand). Rajapaksa and Fernando [1987] subdivided *N. globulosa* into two subspecies: *N. globulosa globulosa* (in tropics of the Old World, including populations from Africa) and *N. globulosa australiensis* Rajapaksa et Fernando, 1987 (in Australia). The morphological differences between parthenogenetic females of all listed taxa are exclusively fine (small-scaled), and mainly related with characters of postabdomen. After morphological comparison of *Notoalona* from Sudanese, Ethiopian and Kenyan swampy areas, we came to the conclusion that the populations from East Africa do not belong to *N. globulosa globulosa* and are more close to *N. pseudomacronyx*. Therefore the aim of our study is to summarize all accessible morphological data on *Notoalona* in tropical inland swamps in order to estimate the position of African populations.

MATERIALS AND METHODS

Original samples with *Notoalona* from Sudan, Ethiopia, Kenya and Thailand were looked through entirely via stereoscopic microscope LOMO; all found individuals were investigated under light microscope Olympus BX41 according to

common techniques [Kotov, 2013]. Also, for detailed morphological comparison we used previously published data [Rey, Saint-Jean, 1968; Rajapaksa, Fernando, 1987; Van Damme et al., 2013].

RESULTS AND DISCUSSION

Careful examination of *Notoalona* populations from Africa and Thailand, including thoracic limbs structure, from the one hand, confirmed the significance of fine morphology of postabdomen and, from the other hand, led to doubts concerning other features (see Table). All representatives of *Notoalona* are relatively small animals, no more than 0.5 mm in length. Small size of the body makes relatively difficult their finding in the samples, preparation and analysis of morphological characteristic.

According to the ratio of basal spine length to claw base (about 2) all previously documented African populations of *Notoalona* (Rey, Saint-Jean, 1968: figs. 28a, b, c; Rajapaksa, Fernando, 1987: figs. 53–55, 57–59, discussion for fig. 56 see below and specimens investigated by us) are more close to *N. pseudomacronyx* than to *N. globulosa globulosa* (see Table). Thus the distribution range of *N. globulosa* s.l. is restricted by Asia and Aus-

tralia and it is rather common in the samples from the swampy areas. In Africa and South East Asia specimens with long basal spine are not abundant, and these taxa may be considered as rare (5 individuals were found in Tanzania, 6 in Ghana by Rajapaksa and Fernando [1987], 3 specimens from Ethiopia, 6 specimens from Sudan and 8 from Kenya were found by us and about 10 individuals examined by Van Damme et al. [2013]). The most reliable distinction between *N. pseudomacronyx* and African populations of *Notoalona* concerns the bunch of setules near basal spine of postabdomen. Setules of this bunch is short in all analyzed African populations, and relatively long in *N. pseudomacronyx* [Van Damme et al., 2013; Sinev, personal communication]. African populations potentially may represent a new species for science, close to Asian *N. pseudomacronyx*, therefore for we identified the African populations as *N. cf. pseudomacronyx*.

Comparison of some features in parthenogenetic female for members of the genus *Notoalona* based original data and references

Character	<i>N. sculpta</i>	<i>N. freyi</i>	<i>N. cf. pseudo-macronyx</i>	<i>N. pseudomacronyx</i>	<i>N. globulosa globulosa</i>	<i>N. globulosa australiensis</i>
Head shield notch	Rounded	With indentation	With indentation	With indentation	With indentation	With indentation
Ratio of postanal margin to anal margin	1.5	2.3	1.8	1.5	2.3	About 2
Armature of outer concave side of postabdominal claw	With setules gradually increasing in size to the first third of proximal part and then decreasing to the claw tip	With setules decreasing in size to the tip of claw	With setules decreasing in size to the tip of claw	With setules decreasing in size to the tip of claw	With setules decreasing in size to the tip of claw	With setules gradually increasing in size to the first third of proximal part and then decreasing to the claw tip
Ratio of basal spine length to claw base	1.4	1.2	2 (2.3)	2	1	1
Bunch of setules near basal spine of postabdomen	Short, weakly developed or absent	Absent	Short	Long (up to half of basal spine length)	Short	Short
Number of posterior setae on endite 2 of thoracic limb I	Unstudied	3	2	2	2	Not shown
Anterior seta (-e) on endite 3 of thoracic limb I	Unstudied	A small sensillum	A small sensillum	Two small sensillae	A small sensillum	Not shown
Distal seta on exopodite of limb V	Unstudied	Absent	Absent	Absent	Absent (our data) / present (data of Rajapaksa and Fernando [1987])	Not shown

Generally, the ratio of basal spine length to claw base diameter is an important diagnostic character for *Notoalona* (see Table). A longer basal spine is typical for *N. pseudomacronyx* and *N. cf. pseudomacronyx*, a relatively short basal spine – for *N. sculpta*, *N. freyi* and *N. globulosa* s.l. It is important, that this spine is relatively thin and may be easily broken in course of the operations with specimen. Interestingly, that Rajapaksa and Fernando [1987, fig. 56] represented postabdomen of *Notoalona* from Ghana with a short basal spine (length of basal spine equal to diameter of claw base). Of course, this may mean that there were two species of *Notoalona* in the investigated area. But more likely authors dealt with deformed specimens of *Notoalona* or even with other genus of chydorids. As trend, by now in the genus *Notoalona* only *N. pseudomacronyx* has a strongly developed bunch of setules near the base of basal spine, other species are characterized by weakly developed and hardly visible setules, or the bunch of setules is absent (see Table).

Among *Notoalona* taxa, only *N. sculpta* has a head shield notch with rounded edge, other taxa are characterized by more or less developed indentation according to literature data [Rajapaksa, Fernando, 1987; Van Damme et al. 2013] and to our observation for African and Asian population (Table). However we want to notice that this feature must be carefully checked in the future, because morphology of *N. sculpta* is not fully described.

Ratio of the postanal margin to anal margin in *Notoalona* varied from 1.5 to 2 (see Table). As trend, *N. freyi* and *N. globulosa* s.l. possess a relatively long postanal margin, and *N. sculpta*, *N. pseudomacronyx* and *N. cf. pseudomacronyx* have a relatively short postanal margin. This feature needs in the future verification based on better material on *Notoalona*. We tried to check the ratio of postanal margin to anal margin as diagnostic feature for population of *Leberis* Smirnov, 1989 [Neretina, Sinev, unpublished data], but this feature was not suitable for discrimination of *L. punctatus* (Daday, 1898) and *L. diaphanus* (King, 1853).

An interesting fine feature is the armature of outer face of the concave side of postabdominal claw in different species of *Notoalona* (see Table). According to Rajapaksa and Fernando [1987] armature with setules obviously gradually increasing in size to the first third of claw is characteristic of *N. sculpta* and *N. globulosa australiensis*, and armature with setules simply decreasing in size to the claw tip is typical for other taxa. This feature is helpful for some large-bodied cladocerans

(e.g. denticles in the concave side of postabdominal claw for identification of *Daphnia*, see Benzie [2005]). But its applicability for discrimination between taxa of *Notoalona* must be checked in the future based on a re-examination of *Notoalona* from the New World and Australia. In our opinion, by now the degree of setules development is a single reliable feature for discrimination between *N. globulosa globulosa* and *N. globulosa australiensis*.

Thoracic limbs structure remains insufficiently studied (see Table). In accordance with data Rajapaksa and Fernando [1987], *N. freyi* has three posterior setae on endite 2 of the thoracic limb I. Two posterior setae in this position are typical for other investigated taxa. Therefore this feature in *N. freyi* must be re-examined. In *N. pseudomacronyx*, two small sensillae are located in the anterior position of endite 3 of the thoracic limb I. A sole small sensillum was found in other species, and the morphology of endite 3 in *N. pseudomacronyx* must be checked. Also, the morphology of exopodite of the thoracic limb V is questionable. Rajapaksa and Fernando [1987] pictured a distal seta on thoracic limb V in *N. globulosa* s. str. But according to description of Van Damme et al. [2013] and our data, the distal seta is absent, and there are only three lateral setae.

Thus, the main diagnostic features for discrimination of the genus *Notoalona*, based on the parthenogenetic females morphology, concern fine details of postabdomen, hardly visible under light microscope. The most prominent features cover morphology of gamogenetic females and males, but, unfortunately, these data are not accessible for most species of *Notoalona*.

In fact, we must be very careful and attentive during the work with small-sized species, when some morphological features are not prominent. Also, it is very important to analyze critically all already published data, and not to include dubious features in the differential diagnosis. Recently we re-estimated some fine morphological features of the genus *Leberis* [Neretina, Sinev, 2016] and shown that, in reality, the number of diagnostic features for parthenogenetic females is smaller than it was pointed by previous authors [Kotov, Fuentes-Reinés, 2015]. In this work we present a comparison for all known valid taxa of *Notoalona* not as final work, but as a short comprehensive table with several blank or questionable cells, that will be completed or corrected in the nearest future. An investigation of *Notoalona* is a nice example of inexhaustibility of morphological data even for small-sized cladocerans.

COMCLUSIONS

At this stage of our research, we showed that fine features of parthenogenetic females are important in the taxonomy of *Notoalona* species. However discrimination of taxa only based on them may be difficult, dubious or even impossible in

some cases. African populations potentially may represent a new species for science, but for its formal description re-examination of *N. pseudomacronyx* specimens is desirable.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are deeply grateful to Radoslav Smolák (University of Prešov, Prešov, Slovakia) for Kenyan samples with *Notoalona*. Also, we thank Andrej A. Darkov and Fedor N. Shkil for organization of field works. Samples collection in Ethiopia was carried out exclusively in the frame of activity of the Joint Ethio-Russian Biological Expedition; manuscript writing for ANN was supported by award from President of Russian Federation on 2016/2017 academic year (order № 1184 from 12.09.2016).

REFERENCES

- Benzie J.A.H. 2005. The genus *Daphnia* (including *Daphniopsis*) (Anomopoda: Daphniidae). Leiden: Kenobi Productions, Ghent and Backhuys Publishers. 376 p.
- Dumont H.J. 1994. On the diversity of the Cladocera in the tropics // *Hydrobiologia*. Vol. 272. P. 27–38. DOI: 10.1007/BF00006510
- Kotov A.A. 2013. Морфология и филогения Anomopoda (Crustacea: Cladocera) [Morphology and phylogeny of Anomopoda (Crustacea: Cladocera)]. Moscow: KMK Press. 638 s. [in Russian with English abstract]
- Kotov A.A., Fuentes-Reinés J.M. 2015. A new species of *Leberis* Smirnov, 1989 (Cladocera: Chydoridae) from Colombia // *Zootaxa*. Vol. 3957. P. 553–566. DOI: 10.11646/zootaxa.3957.5.4
- Neretina A.N., Sinev A.Y. 2016. A revision of the genus *Leberis* Smirnov, 1989 (Cladocera: Chydoridae) in the Old World and Australia // *Zootaxa*. Vol. 4079, № 5. P. 501–533. DOI: 10.11646/zootaxa.4079.5.1
- Rajapaksa R., Fernando C.H. 1987. Redescription and assignment of *Alona globulosa* Daday, 1898 to a new genus *Notoalona* and a description of *Notoalona freyi* sp. nov. // *Hydrobiologia*. Vol. 144. P. 131–153. DOI: 10.1007/BF00014527
- Rey J., Saint-Jean L. 1968 Les Cladocères (Crustacés, Branchiopodes) du Tchad // *Cahiers ORSTOM, série Série Hydrobiologie*. Vol. 2, № 3/4. P. 79–118.
- Van Damme K., Maiphae S., Sa-Ardrit P. 2013. Inland swamps in South East Asia harbour hidden cladoceran diversities: species richness and the description of new paludal Chydoridae (Crustacea: Branchiopoda: Cladocera) from Southern Thailand // *Journal of Limnology*. Vol. 72 (s2). P. 174–208. DOI: 10.4081/jlimnol.2013.s2.e10

РОД *NOTOALONA* RAJAPAKSA ET FERNANDO, 1987 (CHYDORIDAE: ALONINAE) В ТРОПИЧЕСКИХ ЗАБОЛОЧЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ, С ОСОБЫМ ВНИМАНИЕМ К АФРИКЕ

А. Н. Неретина¹, В. Зелалем², А. А. Котов¹

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
119071 г. Москва, Ленинский проспект, д. 33,
e-mail: neretina-anna@yandex.ru, alexey-a-kotov@yandex.ru

²Бахар-Дарский исследовательский центр разведения рыб и других водных организмов
794 г. Бахар-Дар, Эфиопия, e-mail: wodiehm@gmail.com

Виды рода *Notoalona* Rajapaksa et Fernando, 1987 (Chydoridae: Aloninae) населяют разнообразные заболоченные местообитания в тропических регионах по всему миру. В данном сообщении мы анализируем морфологию этого рода на основе оригинальных материалов из Судана, Эфиопии, Кении и Таиланда, а также с привлечением литературных данных. По нашим наблюдениям, мелкие признаки партеногенетических самок (строение постабдоменального базального шипа, длина сетул при его основании и особенности строения торакальных конечностей) являются важными для определения близких видов рода *Notoalona*. Однако определение таксонов только на основе этих признаков может быть сложным, сомнительным или даже невозможным в некоторых случаях. Исследованные африканские популяции потенциально могут представлять новый для науки вид, но для его описания необходим пересмотр типового материала *N. pseudomacronyx* Van Damme, Maiphae et Sa-Ardrit, 2013. На сегодняшний день морфология рода *Notoalona* остается недостаточно изученной из-за мелких размеров его представителей и их редкости в гидробиологических пробах. Это обстоятельство затрудняет оценку реального видового разнообразия внутри рода.

Ключевые слова: морфология, систематика, редкий вид, тропические регионы.

О РАЗДЕЛЕНИИ ПОНЯТИЙ «БОЛОТО», «БОЛОТО – ВОДНЫЙ ОБЪЕКТ» И «БОЛОТНЫЙ ВОДНЫЙ ОБЪЕКТ»

В. В. Панов

Тверской государственный технический университет
170023 г. Тверь, ул. Академическая, д. 12, e-mail: vvpanov61@gmail.com

Болото – это участок поверхности Земли, свойства которого определяются закономерной аккумуляцией торфа. При использовании болот как водных объектов к основному определению прибавляются дополнительные признаки и явления – это природное образование с содержанием влаги не более 95% и содержанием свободной влаги не менее 88% и т.д. Основу закономерной аккумуляции торфа составляют процессы торфообразования и торфонакопления. Эти процессы находят отражение в изменении свойств торфа одного состава в зависимости от условий полного времени образования торфа. Например, степень разложения торфа устанавливается в условной зоне (mezotelm) на границе верхнего слоя (acrotelm) и нижнего (catotelm). Это зона многолетнего изменения уровня болотных вод, которая может быть разного размера, положения и времени существования. В соответствии с разнообразием условий образования торфа формируется механическая неоднородность торфяных отложений. Пространственное изменение плотности торфа является основой появления водных объектов болота.

Ключевые слова: болото, гидрология болот, свойства торфа, неоднородность болот.

Использование болот, привело к появлению полуестественных или полностью трансформированных внешним воздействием торфяных болот, которые являются одновременно застройками, торфоразработками, лесами, водоёмами, объектами строительства, промышленными угодьями и пр. Вместе с тем болота без леса необоснованно относятся к лесному ведомству, хорошо дренированные к водным объектам, полностью выработанные или выгоревшие к недрам и т.п.

С появлением новых видов использования болот – восстановление экосистем, растениеводство (болотная культура¹), как водохозяйственных объектов (водорегулирование, водоснабжение и водоочистка), затопление в системе пожаробезопасности обострились противоречия в использовании болот, особенно в рамках Лесного и Водного кодексов РФ. Это связано с тем, что по-прежнему определение болота даётся общее для всех видов его изучения и использования. Поэтому целью настоящей работы является попытка разделить сущностное определение болота от его признаков или явлений, позволяющих относить болото к разным категориям исследования, учёта или использования. Определения болотам следует давать соответственно виду использования и делать на этом акцент.

Сущность – совокупность таких свойств объекта, без которых он неспособен существовать и которые определяют все остальные его свойства. Сущность сохраняется во всех его изменениях и отражена в явлениях или свойствах [Ивин, 2004 (Ivin, 2004)]. Для определения сущности болота рассмотрим его принципиальные русскоязычные определения, которые достаточно адаптированы с зарубежной терминологией.

По В.Н. Сукачёву болото – это «...Чрезвычайные оригинальные условия среды на болоте (*наличие торфа*) [здесь и далее *разрядка* автора – В.П.] приводят к созданию весьма своеобразной растительности, ... не повторяющимися больше нигде взаимоотношениями между растениями и условиями среды» [Сукачёв, 1973 (Sukachev, 1973)]. Очевидно, что акцент сделан на болоте большого возраста. Аналогично в работах [Цинзерлинг, 1938 (Zinzerling, 1938); Берг, 1947 (Berg, 1947)] болото считается ландшафтом с постоянным избыточным увлажнением и значительными массами торфа.

Н.Я. Кац [1941 (Kats, 1941)], а также [Флеров, 1914 (Flerov, 1914); Доктуровский, 1935 (Dokturovskiy, 1935); Нейштадт, 1957 (Neustadt, 1957)] в термин «болото» вкладывают широкое содержание, все категории болотных образований позволяют удобно районировать обширные территории с различными климатами; типы болот (заболоченные леса, тундры, зарастающие водоёмы и др.), так как, по его мнению, они являются начальными звеньями болотообразовательного процесса – «...мы стремились дать читателю в самом названии болотной провинции представление о географической зоне ... и ведущем типе болот». Поэтому в

¹ В отличие от «культуры болот», подразумевающее использование торфяной почвы для выращивания традиционных культурных растений, понятие «болотные культуры» включает выращивание болотных растений для разных целей – от топлива и строительных материалов до кормов и лекарственного сырья.

целом болото – это временно или постоянно выделяемая *часть растительного покрова* природной зоны как индикатор предельных или фоновых условий постоянно или периодически переувлажненной среды.

И.Д. Богдановская-Гиенэф [1969 (Bogdanovskaia-Guihéneuf, 1969)] и Н.И. Пьявченко [1985 (Pyavchenko, 1985)] определяли болото – как *сложное природное единство*, образованное сочетанием взаимосвязанных и взаимодействующих биогеоценозов. Это определение являлось теоретической основой для комплексного исследования болот, актуального в тот момент времени. Болото как саморазвивающаяся часть поверхностной оболочки Земли выделяется по условиям среды, составу и экологии растительности. Оно проходит фазы и стадии, отражающиеся в изменении влажности субстрата, характере торфообразования и особенностях торфяных отложений. Н.И. Пьявченко в последующем пояснял, что это экологическая система, дробящаяся на взаимодействующие биогеоценозы, что выражается в обмене веществ и переносе энергии между компонентами биогеоценозов, соседними биогеоценозами и внешней средой. Возникающая и развивающаяся в условиях постоянного или периодического увлажнения, с заторможенным обменом веществ. При этом «...изобилие влаги ..., ведущее к накоплению мертвого органического вещества ...– это *особый тип аккумулирующих систем биосферы* – в этом специфичность болота» и торф – важнейший признак болота, а болота без торфа – это аномалия торфонакопления.

По сути, в такой концепции болотный биогеоценоз рассматривается как целое, продуцирующее торф, а их взаимодействие указывает на развитие болота. С указанными авторами в целом согласны Д.А. Герасимов [1932 (Gerasimov, 1932)], Е.А. Галкина [1966 (Galkina, 1966)], С.Н. Тюремнов [1940 (Tyuremnov, 1940)], В.Д. Лопатин [1985 (Lopatin, 1985)], а именно с тем, что болото – это биогеоценоз (фациальная обстановка, болотная фация, микроландшафт, торфяно-болотный фитоценоз) или *устойчивая система соответствия состава растительности и отложений из нее торфа*.

Дополнительно Д.А. Герасимов [1932 (Gerasimov, 1932)] показал, что это система отдельных болот (условно – отдельных типов от верхового к низинному), связанная гидрогеологическими условиями склонов, то есть – это часть стока (поверхностного и подземного), связывающего развитие отдельных болот и их участков в единую систему водно-

минерального питания от водоразделов к поймам.

Развитие системного подхода позволило В.В. Мазингу определить болото, как сложную, развивающуюся, на высших стадиях развития *саморегулирующуюся экосистему с положительным балансом органического вещества* [Мазинг, 1994 (Mazing, 1994)]. Это определение подчеркивает коренное отличие болотных экосистем от других.

Наиболее обширное определение болота представил В.Д. Лопатин [1985 (Lopatin, 1985)] – «... это тип земной поверхности или природная экосистема, возникающая при ослаблении дренированности сухоподольных территорий или заторфовывания мелководных озёр, характеризующаяся на начальных стадиях обильным застойным, реже слабопроточным увлажнением, процессом торфообразования, появлением торфонакопления и гидрофильной (но не специфической) растительностью. На зрелых стадиях развития болото становится саморегулируемой экосистемой, а в заключительной стадии прекращается торфонакопление и образуются вторичные озёрки...». По сути – это тип земной поверхности со специфическими стадиями развития без указания их причины.

Особое мнение высказал Л.Я. Смолянский [1981 (Smolyanskiy, 1981)]: «...болото удерживает в механическом равновесии выпуклый погребённый водоём, размеры которого полностью зависят от количества и свойств органического вещества болота. Для этого требуется большое количество энергии, получаемой в процессе фотосинтеза растений. Равновесие и продуктивность болотной экосистемы определяется интенсивностью разложения органического вещества. *Полная зависимость водного режима и связанных с ним экологических условий от органического вещества болота показывает, что на равновесие верховых болот влияет наличие торфа*. Деятельный слой верхового болота не является торфогенным, так как способствует быстрому сбросу питательных веществ и тем самым стимулирует автоолиготрофикацию системы. Этому же способствует выпуклая форма болота, ускоряющая сброс питательных веществ».

Отметим также мнение В.Р. Вильямса [1950 (Wiljams, 1950)] и В.К. Бахнова [1986 (Bakhnov, 1986)] о том, что болото – это *почва, продолжающая свое развитие с момента обеднения предболотного почвенного профиля зольными элементами или снижением их доступности*. При этом роль увлажнения при возникновении болота незначительна, так как вода торфа недоступна, а также снижается доступ-

ность элементов питания, связанная с эволюционными особенностями отдельных видов растений².

К.Е. Ивановым [1975 (Ivanov, 1975)] болото определяется как поверхность суши, на которой накопление торфяных отложений способствует снижению её эрозии и изменению стока. *Появление болот на поверхности суши связано с накоплением органического материала – торфа, насыщенного водой* в результате замедления стока. Торфонакопление он рассматривает аккумуляцию на поверхности суши значительных объемов воды, вызывающий изменение растительного покрова и физических свойств поверхности суши. Общее представление К.Е. Иванова о роли болот дает достаточно оснований для выявления главного звена их существования – это торф с содержанием влаги более 88–94%.

На Всесоюзной конференции по кадастру болот в 1934 г. в принятом определении: «Болото – это участок поверхности, покрытый слоем торфа не менее 30 см в неосушенном и 20 см в осушенном» [Тюремнов, 1940 (Tyuremnov, 1940)], содержание выражено достаточно точно для целей промышленности, но некорректно отражена системность объекта. В 1966 г. на Всесоюзном совещании было «утверждено голосованием» новое определение болота: «Тип земной поверхности, постоянно или длительное время увлажненный, покрытый специфической растительностью и характеризующийся соответствующим почвообразовательным процессом; болото может быть с торфом и без торфа» [Боч, Мазинг, 1979 (Botch, Mazing, 1979)]. Это компромиссное многосложное определение, к сожалению, не сделало представление о болоте более сущностным, перечисляя его признаки и явления как равнозначные, что привело к углублению противоречий в экспертном сообществе.

Исходя из вышеприведенного, болото является объектом как: 1) *ландшафт* (геосистема, тип поверхности), 2) *водный объект* как тип ландшафта или отдельное звено процесса стока, 3) *фациальная обстановка* (осадок состоящий из воды (85–95%), органического вещества (5–15%) и нерастворённых минералов (1–5%)), 4) *почва*, как компонент ландшафта, 5) *экосистема* без ведущей биоформы и с выраженным

самоподобием в структуре в отличие, например, от лесной и луговой экосистем.

Свойства и явления болота можно свести к группам *процессов*: 1) аккумуляция при положительном балансе вещества, 2) развитие болота в результате формирования торфяных отложений, структуры и саморегулирования стока, образования внутриболотных водных объектов, 3) заболачивание, как возможная причина устойчивости болота; *компонентов*: 1) торф (органическое вещество, влага и минералы), 2) вода (водоёмы, внутризалежные емкости и болотный сток по поверхности, жилам, ручьям и рекам), 3) растительность, индицирующая процессы развития болота; *признаков*: 1) устойчивость (инвариантность к внешним воздействиям) и 2) системность (механическая и экологическая целостность).

Подводя итог приведённым представлениям, сущность болота можно выразить так: *болото – это геосистема или участок земной поверхности, свойства которого определяются закономерной аккумуляцией торфа*. В этом определении отсутствуют привычные признаки и явления болота, но подчеркивается его сущность, благодаря которой болото может постепенно развиваться и обладать устойчивостью к внешним воздействиям.

Вопрос о растительности как первопричине появления болота не совсем корректен. Болото всегда характеризовалось уникальностью сочетания видов растений, имеющих самые разнообразные исходные экотопы. Именно благодаря наличию торфяных отложений с закономерными процессами торфообразования и торфонакопления эти виды приобрели сочетания, делающие болото самостоятельной экосистемой. Таким образом, первопричиной появления болота следует считать не растительность, а формирование условий для появления торфа. Растительность важнейший компонент системы образования торфа, но *свойства торфа формируются не растительностью*.

Под закономерной аккумуляцией понимаются торфообразование и торфонакопление с естественной пространственно-временной неравномерностью на всех масштабах – от микроформ до массива в целом, выраженную в симметрии и самоподобии (саморегулировании) в облике болотного массива. Основу гармонии в развитии болота составляет гидрогеомеханическое уравнивание его отдельных частей {подробнее [Панов, 2011 (Panov, 2011)]}.

Следует отметить, что «неравномерность», являющаяся сутью закономерной аккумуляции торфа, формируется (закладывается) в

² Выдвигается гипотеза о соответствии типов болот и времени появления видов «болотных» растений в эволюции, то есть развитие болота завершается стадией «регрессивного» (примитивного) почвообразования.

некотором слое на границе верхнего слоя [активный, торфогенный, деятельный, акротелм (acrotelm)] и остальной части торфяных отложений [инертный, залежный, катотелм (catotelm)]. Условно его можно определить, как мезотелм (mezotelm). Вертикальные и горизонтальные границы этого слоя могут меняться на всех масштабных уровнях на расстоянии от нескольких миллиметров до внешних границ болота.

Функциональное значение этого пограничного слоя выражается в том, что за период образования торфа – от нескольких лет до десятилетий, из одного и того же исходного органического вещества образуется торф с разными свойствами. Основным свойством торфа, указывающем на его генезис, является показатель степени разложения. Но, как показывают данные [Каталог..., 1971 (Katalog..., 1971)], степень разложения одного вида торфа может меняться в десятки раз. В среднем для большинства торфов эта разница составляет 33%. Например, у магелланикум-торфа – от 1% до 39%, максимальную разницу показывают шейхцериновые торфа – 45–48%, минимальные изменения степени разложения у хвощевого торфа – 5%. Хотя в последнем случае это может быть связано с небольшой распространенностью данного вида торфа и его незначительными объемами в залежи. Объяснение этого явления вполне укладывается в предположение о разных условиях торфообразования по времени и интенсивности в зависимости от климатических режимов на протяжении периода образования торфа. Важно дополнить, что модель ежегодного торфонакопления достаточно условная, об этом упоминал М.И. Нейштадт [1957 (Neushtadt, 1957)]. Это связано с тем, что уровень болотной воды понятие не менее условное и может меняться как в сторону повышения за ряд лет, так и в сторону понижения. Поэтому мнение о ежегодном приросте торфа также следует признать условным или модельным.

В некоторые годы торф может не накапливаться, если уровень воды понижается, что стимулирует продолжение процесса торфообразования. В другие годы торф может накапливаться от нескольких миллиметров до сантиметров, что естественно не противоречит принятым показателям ежегодного прироста, полученного делением мощности слоя на его возраст – от одного столетия до нескольких. Это позволяет предположить, что *органическое вещество «переходит» в торф непостоянно и равномерно, а порционно, прежде всего, в соответствии с климатическими ритмами.* Эта

порционность выражена в каждой «точке»³ мезотелма, а в соответствии с неоднородностью поверхности, верхнего слоя, залежного слоя и болота в целом соответственно меняется в пространстве, то есть один климатический ряд оказывает разное воздействие на каждую точку мезотелма в зависимости от её реального пространственного положения.

Здесь следует вернуться к идее Д.А. Герасимова о том, что классифицированию должны подвергаться не виды торфа, а фациальные условия аккумуляции торфа или фитогенные фации, основу которых составляют параметры торфообразования и торфонакопления {подробнее [Герасимов, 2010 (Gerasimov, 2010)]}.

Таким образом, мезотелму свойственна главная функция в *закономерной* аккумуляции торфа (основу которого составляет вода на 85–95%). Если в верхней части деятельного слоя происходит производство и накопление органического вещества, в залежном слое происходит его относительная консервация, то в мезотелме закладываются величины основных свойств торфа. Поэтому в разных условиях за разные периоды времени формируются одинаковые виды торфа с разными свойствами, прежде всего – степенью разложения (рис. 1).

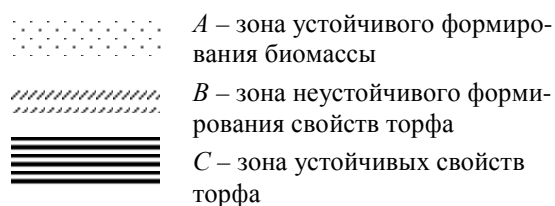


Рис. 1. Схема условного положения мезотелма (B).

Fig. 1. Scheme of the spatial position of mezotelm (B).

Условно самый верхний слой (рис. 1 A) можно охарактеризовать как зону образования и первичной трансформации органического вещества. В зоне C (рис. 1) происходит консервация сформированных за 20–40 лет свойств торфа в виде условно тонкой ежегодной прослойки торфа с влагосодержанием более 90%. Слой, который предлагается выделить (B) (рис. 1), обладает признаками самостоятельности только в той мере, что он, отражая совокупность внешних воздействий, индицирует степень распада органического вещества и об-

³ Точка – это условный минимальный объём болота, в котором может быть выделена целесообразная разность свойств. Этот термин более объективен, чем слой условно ежегодного откладываемого торфа, имеющий чаще всего многочисленные разрывы и раздвоения.

разования гумуса торфа. Он в равной степени может проявлять свойства обеих зон, но разделенных во времени. Одно и то же (по составу исходной растительности) вещество может находиться в зоне В (рис. 1) разное количество времени и под внешним воздействием разной интенсивности, что соответствует изменчивости климатических ритмов во времени и пространстве. Можно характеризовать эту зону как зону бифуркации свойств торфа – «непредсказуемый выбор» формирования его свойств в соответствии с ритмами внешних условий. В результате каждый условный слой торфа имеет свою систему многолетнего воздействия – свой генетический «код». В практике суммирование свойств отдельных слоев ведёт к сглаживанию исходного разнообразия воздействия.

Таким образом, *мезотелм* – это область колебания многолетних⁴ уровней болотной воды за период в среднем не менее 25 лет. Например, за один подобный отрезок времени многолетний уровень может опускаться, а в другой отрезок – подниматься. Поэтому амплитуда колебания многолетнего уровня за условный период времени образования торфа может быть ниже или равняться нулю. Понятие о непрерывном ежегодном поднятии уровня болотных вод является достаточно гипотетичным, как и образование ежегодного слоя торфа.

Климатические ритмы являются фоном появления и развития свойств торфа, но важно отметить, что появившаяся неоднородность торфяных отложений, самим существованием оказывает влияние на распределение вещества и энергии в верхнем слое болота. В результате микро(нано-)рельеф также влияет на образование торфа, в большей степени как фактор саморегулирования в развитии торфяных отложений. Степень разложения – это важнейший генетический и технологический показатель, который коррелирует практически со всеми остальными свойствами торфа, торфяных отложений и торфяного болота в целом. Он отражается в структуре поверхности, влагосодержании торфяных отложений, гидродинамике болота и т.д.

Таким образом, в практических целях представленное определение может меняться в соответствии с задачами, оставляя в основе сущность болота – закономерную аккумуляцию торфа. Например, для решения водохозяйст-

венных задач определение может быть следующим: *болото как водный объект – это природное образование с содержанием влаги не более 95% и содержанием свободной влаги⁵ не менее 88%, свойства которого определяется закономерной аккумуляцией торфа*. Поэтому болото как водный объект отражает особенности стока с поверхности суши, в целом препятствуя ему, а закономерная аккумуляция торфа является отличительной особенностью болота. Торф в естественном состоянии – это совокупность воды, органического вещества, минералов и газа с преобладанием влаги, которая удерживается его структурой, определяемой степенью разложения и микроструктуры в зависимости от исходного состава растительного сообщества, условий торфообразования и торфонакопления.

В результате для болота есть одно сущностное определение и множество частных определений, включающих сущностный признак и любой другой или их суммы. Поэтому болото для водохозяйственного использования может быть водным объектом, для лесоводства – лесом, для геологов – месторождением полезных ископаемых. Необязательно, что каждое болото будет входить во все указанные категории. Месторождение торфа должно обладать промышленными запасами, лес – определенным бонитетом, водный объект – возможностью использования его водных ресурсов. Отметим, что нарушенное осушением болото может менять свою хозяйственную категорию по искусственным причинам, что, по сути, подобно естественному воздействию, но ускоренному и более интенсивному. При этом, нарушенное болото способно со временем к регенерации нарушенных частей торфяных отложений или реабилитации своих естественных функций. В принципе хозяйственная категория или вид использования не влияют на сущность болота.

В некоторых случаях болото, как водный объект крайне не выражено. Например, это касается дренированных сильноуплотненных болот с высокобонитетным лесом со значением влажности торфяных отложений на его нижней естественной границе⁶. Поэтому возвращаясь к дискуссии о том является ли болото «сушей» или «водоёмом» [Пьявченко, 1985 (Pyavchenko, 1985)], следует разделить эту задачу в виде отдельных вопросов: 1) все ли болота являются водными объектами, 2) полностью ли отдель-

⁴ Это средний уровень болотной воды за период образования одного конкретного «первичного» или минимально устанавливаемого слоя торфа. То есть, например, за 30 лет будет существовать не более 1–5 многолетних уровней болотных вод для каждого появившегося за этот период времени слоя торфа.

⁵ Свободная влага – это количество воды, механически связанное с органическим веществом торфа [Лиштван и др., 1989 (Lishtvan et al., 1989)].

⁶ Влажность торфа 86–84%.

ное болото является водным объектом или делится на части – «суша» и «водоём», 3) озёра, озёрки и прочие внутриболотные объекты – это отдельные экосистемы, образующие с болотными участками парагенетические комплексы⁷ или это один комплекс⁸, как принято считать.

На первый вопрос ответ может быть представлен так – болото может являться водным объектом, но его текущее состояние (естественное или нарушенное) может не соответствовать задачам водохозяйственного использования. При изменении его состояния и приобретения или возвращения необходимого ресурса, категория болота как водного объекта восстанавливается. В данном случае, определяя болото как водный объект, мы используем не естественную, а хозяйственную категорию его определения. В природном отношении болото не обязательно является водным объектом, особенно если болото только формируется и не обладает достаточной степенью устойчивости.

По поводу остальных вопросов следует пояснить, что с одной стороны, внутриболотные объекты являются неотъемлемой частью гидрогеомеханической системы торфяного болота в целом, а с другой, они обладают признаками саморазвития – биологической или экосистемной самостоятельностью, характерной для типичных водных объектов. Самая сложная для определения грань между водоёмкостями с открытой водной поверхностью и безеё образования, например, моховыми мочажинами.

Принципиальные отличия болота от озера или реки состоит в том, что в характерных водных объектах плотность среды соответствует 1000 кг/м^3 и они ограничены только внешними условиями. Болото формирует среду с плотностью от 700 кг/м^3 до 1200 кг/м^3 и кроме внешних ограничений, способно формировать закономерную внутреннюю неоднородность по плотности среды, позволяющую ей аккумулировать воду и увеличивать свой объем или расти (рис. 2). В результате развития неоднородности торфяных отложений формируется запас воды, связанной с торфом и запас свободной воды, которая по разным причинам задерживается в болоте, но так или иначе часть её является болотным стоком.

В целом торфяное болото, торфяная залежь или её фрагмент – это среда с чередованием зон уплотнения и разуплотнения, а также

основа для дифференциации рельефа поверхности болота. При насыщении водой болотная поверхность сглаживается, а после периода засухи ярко дифференцируется. Известно, что при изменении уровня болотных вод амплитуда колебания поверхности и субстрата мочажин больше, чем у гряд по причине более низкой механической прочности [Арефьева, 1963 (Arefyeva, 1963); Метс, 1967 (Mets, 1967); Смирнов, 1993 (Smirnov, 1993)]. Этот фактор является основным в вопросе о разграничении болота и внутриболотных водоёмкостей. Между прочностью торфяных отложений и плотностью существуют тесные корреляции, которые принципиально зависят от строения и ботанического состава торфяных отложений. Фитогенные формы рельефа болотной растительностью только подчеркиваются, а основанием для них является первичная дифференциация плотности субстрата – результат закономерной аккумуляции торфа.

Плотность водного объекта должна соответствовать плотности воды или водной среды. Любой водный объект выделяется границами плотности, внешними по отношению к скоплению свободной (гравитационной) воды. Водные объекты в болоте аналогично накапливают воду, используя условия закономерной аккумуляции торфяных отложений. По мере увеличения внутриболотные водоёмкости стремятся к разрушению или эрозии своих границ – скачка плотности.

В озёрной котловине аккумуляция воды ведёт риску эрозии и саморазрушению, в болоте при проявлении процессов эрозии формируется или меняется плотность среды, что позволяет болоту сохранять свой рост как основу существования. Все изменения плотности отражаются в строении торфяной залежи, и влияют на её дальнейшее развитие. Поэтому болотная эрозия определяется термином «регенерация» [Богдановская-Гиенэф, 1969 (Bogdanovskaia-Guihéneuf, 1969)] – восстановление закономерной аккумуляции торфяных отложений.

Водные объекты болот также определяются границами плотности торфяных отложений. Снижение или превышение плотности водной среды следует рассматривать как отличие водного объекта и неводного. В последнем случае это может быть «суша» в широком понимании или среда с плотностью выше единицы, а также среда или структура с содержанием газовой фазы, снижающей её плотность ниже 1000 кг/м^3 .

⁷ Предполагается, что у них присутствует самостоятельное развитие или независимые признаки.

⁸ Грядово-мочажинный, грядово-озёрковый и грядово-озёрный комплексы.

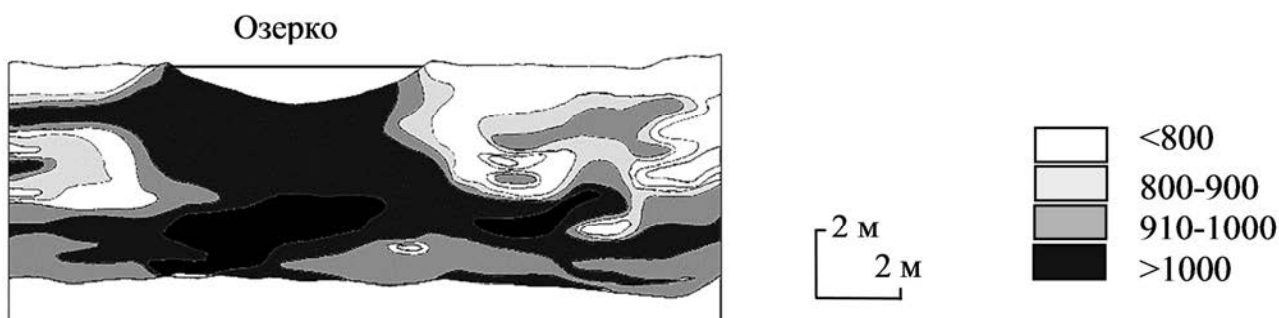


Рис. 2. Распределение значений плотности торфа (ρ , кг/м^3) в грядово-озерковом комплексе (по материалам [Лиштван и др., 1989 (Lishtvan et al., 1989)]).

Fig. 2. Distribution of peat density values (ρ , kg/m^3) in the ridge-lake complex (based on materials [Лиштван и др., 1989 (Lishtvan et al., 1989)]).

Болото как водный объект – это бесконечное приближение к озеру, когда средняя плотность водной среды приближается к 1000 кг/м^3 . Индикаторами изменения плотности болота в целом являются взаимосвязанные показатели – влажность и степень разложения торфа. При постоянстве степени разложения торфа повышение влажности ведёт к увеличе-

нию плотности торфа, аналогично плотность повышается при постоянстве влажности и повышении степени разложения. Эти показатели в сумме указывают на саморегулирование процесса закономерной аккумуляции торфяных отложений (рис. 3) {подробнее [Панов, 2014 (Panov, 2014)]}.

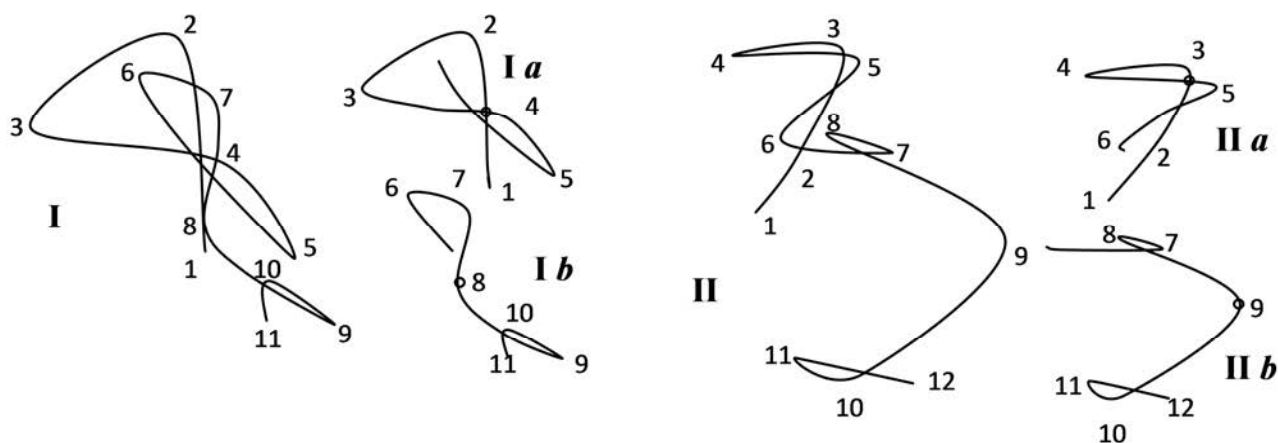


Рис. 3. Модели связи относительной влажности торфа и степени разложения: **I** – магелланикум-залежь, **II** – комплексная верховая залежь; **a** и **b** – части графика; числа – последовательность проб торфа от поверхности к дну болота.

Fig. 3. Models of the relationship between the relative humidity of peat and the degree of decomposition: **I** – magellanicum-deposit, **II** – complex bog-deposit; **a** and **b** are parts of the graph; numbers are the sequence of peat samples from the surface to the bottom to the mire.

С учётом существующей классификации видов торфяной залежи МТИ (Московского торфяного института) [Тюрёмнов, 1940 (Tyuremnov, 1940)] можно построить предварительные обобщенные графики распределения плотности в залежи (рис. 4) {подробнее [Панов, 2014 (Panov, 2014)]}. По вертикали выделяются три зоны (I, II, III). Целесообразность их выделения состоит в том, что первая зона по характеру изменения плотности общая для всех видов залежи. Вторая зона показывает резкую дифференциацию зале-

жей по плотности. Третья зона показывает завершение принципиальных изменений, и графики приобретают относительно устойчивую тенденцию дальнейшего развития торфяного тела.

Именно характер изменения плотности болотной среды и месторасположение болотного участка в болотном массиве определяют вид залежи [Тюрёмнов, 1940 (Tyuremnov, 1940); Богдановская-Гиенэф, 1969 (Bogdanovskaia-Guihéneuf, 1969)], а не наоборот.

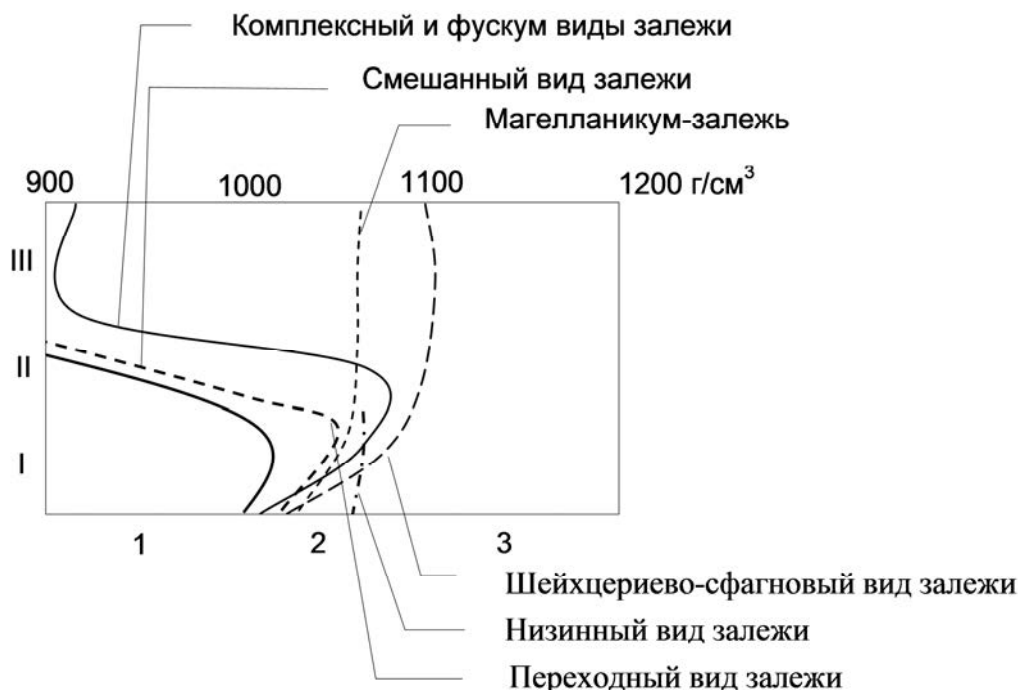


Рис. 4. Принципиальные модели изменения плотности торфяной залежи по её видам.

Fig. 4. Principal models of the change in the density of a peat deposit by its types.

По величине плотности можно предварительно в соответствии с имеющимися материалами выделить тоже три зоны – 1, 2, 3. Зона 2 показывает интервал плотности от 1000 до 1100 кг/м³, в котором находится большинство торфяных залежей. При среднем значении плотности около 1050 кг/м³. Предположительно эта величина является принципиальной, относительно которой и происходят все изменения или формируется спектр остальных моделей плотности залежи. Зона 1 показывает резкое снижение плотности залежи. В основном это залежи слабо разложившегося торфа с хорошо сохранившейся структурой. Зона 3 характеризуется отклонением плотности вправо. На рисунке условно эта зона пустая, но если графики плотности представить в виде колебаний, то многие виды залежей будут иметь там свои данные, а данные по шейхцериено-сфагновой залежи часто расположены за этой границей. Таким образом, изменение плотности торфяной залежи имеет одну из трёх выраженных тенденций на завершающей стадии: отклонение влево от 1050 кг/м³, что ведёт к «облегчению» залежи с образованием «суши», отклонение вправо, что ведёт к «утяжелению» залежи и остается близкой к 1050 кг/м³. В результате в большинстве случаев торфяное тело формируется из нескольких видов торфяной залежи, часто имеющих симметричное или закономерное положение в форме торфяного тела.

Следует уточнить, что классификация видов торфяной залежи МТИ включает в себя

одновременно модели незаконченной и законченной эволюции. Модель *незаконченной* эволюции – это молодые по времени образования залежи. Модели с *законченной* эволюционной схемой характеризуются завершающейся ускоренным приростом олиготрофных слоев торфа и часто деградиционными явлениями на поверхности. Кроме того, например, тектоника, «суровый» климат или гидрогеологические условия могут длительное время сохранять одинаковые условия торфонакопления и торфообразования, что сдерживает саморазвитие болот. Это модели *условно* законченной эволюции. Предлагаемая предварительная характеристика, распределения плотности торфа в залежи по глубине, должна учитывать характер эволюционной схемы конкретного болота, а в данном представлении больше отражает торфяные болота с завершённой эволюционной схемой. Это верховые виды торфяных залежей. Хотя для анализа торфяных тел в целом всех приведённых данных достаточно для предварительных рассуждений.

Если плотность торфяного болота независимо от типа в среднем 1050 кг/м³ (принимается, что совокупность видов залежей дает интервал 905÷1100 кг/м³), то при нарастании слоев торфа низкой степени разложения неизбежно увеличивается влажность торфа, но не обязательно это может быть в одном и том же слое. Поэтому надо оценивать изменение залежи в целом. При нарушении этой связи в залежи должны происходить процессы разжижения

или расслоения, что приводит к повышению плотности залежи в целом. Степень разложения в залежи тоже меняется, но значительно медленнее в сравнении с изменением влажности. При образовании «тяжелых» слоёв торфа залежь может отреагировать снижением влажности или степени разложения торфа в результате образования комплексных растительных сообществ.

Формирование грядово-мочажинных и грядово-озерковых комплексов является наиболее ярким примером поддержания «постоянного» значения плотности торфяной залежи. На «тяжелом» слое шейхцериевого торфа нередко зарождаются грядовые фитогенные формы рельефа, что постепенно ведёт к образованию грядового «облегченного» торфа. Напротив, на слое «легкого» торфа (с содержанием пушицы) зарождаются мочажины, постепенно по мере обводнения, становящиеся шейхцериевыми. Колебание содержания в залежи в вертикальном направлении содержания мочажинных или грядовых остатков может быть связано с климатом или с изменением гидрогеологических условий, но в любом случае с изменением механического равновесия торфяной залежи. Равновесие, которое, по видимому, достигается и поддерживается при плотности болотной среды около 1050 кг/м^3 .

Можно предположить, что отдаление значений плотности от 1050 кг/м^3 ведёт к резкому изменению стратиграфии торфяной залежи. Например, к появлению слоев торфа с резко отличающейся плотностью в сравнении с предшествующим слоем. Это указывает на то, что в развитии залежи могут быть эволюционные и катастрофические периоды развития, в основе которых – нарушение механического равновесия торфяных отложений.

Таким образом, болото или его части можно представить, как «сушу», используя показатели плотности торфяной залежи. Устойчивые повышения микрорельефа, дренированные

участки болот и болота с хорошо развитым древостоем имеют диапазон плотности торфяных отложений от 700 до 900 кг/м^3 . При плотности торфяных отложений больше единицы (1000 кг/м^3) – формируются мочажины и топи. В целом по мере роста болота наблюдается постоянная трансформация мочажин и топей к озерам и озёрам. В мочажине, топи и озёрке плотность отложений выше 1000 кг/м^3 с тенденцией снижения средней плотности среды от мочажины к озёрке. Объекты с плотностью водной среды около 1000 кг/м^3 – это болотные озёра, реки и ручьи – водные объекты с открытой водной поверхностью. Таким образом, *болото с точки зрения водохозяйственного использования в текущий момент может быть водным объектом полностью, частично и не быть им.*

Болото по природной сущности не является в текущем состоянии обязательно водным объектом, но может иметь или приобретать водохозяйственное значение и переходить в категорию водного объекта. Внутриболотные водные образования имеют природную основу выделения, так как являются результатом развития болота, основу которого составляет закономерная аккумуляция торфяных отложений. Дифференциация в процессе развития торфяных отложений по плотности ведёт к разделению воды болота на «запас» и «сток». Запасаемые воды приурочены к зонам повышения плотности торфяных отложений и снижения их прочностных свойств. Интеграция водных объектов в более крупные – процесс естественный и различие между ними наблюдается только по степени приближения их средней плотности к плотности воды от мочажин до озёр. Таким образом, *водным объектом болота можно считать часть торфяных отложений с тенденцией к накоплению воды, ёмкость которой ограничена устойчивыми границами плотности торфяных отложений.* Устойчивость границ в торфяных отложениях выражена их сохранением в периоды образования торфа – то есть за период не менее 25 лет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арефьева А.И. Сезонные колебания поверхности сфагновых болот под влиянием гидрометеорологических факторов // Труды Гос. гидрол. ин-та. 1963. Вып. 105. Вопросы гидрологии болот. С. 80–108.
- Бахнов В.К. Биогеохимические аспекты болотообразовательного процесса. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1986. 193 с.
- Берг Л.С. Климат и жизнь. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Географгиз, 1947. 356 с.
- Богдановская-Гиенэ И.Д. Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа (на примере Полистово-Ловатского массива). Л.: Наука, 1969. 188 с.
- Боч М.С., Мазинг В.В. Экосистемы болот СССР. Л.: Наука, Ленингр. отделение, 1979. 187 с. + 1 л. вкл.
- Вильямс В.Р. Собрание сочинений в 12 т. Т. 5. Почвоведение. М.: Сельхозгиз, 1950. 624 с.
- Галкина Е.А. Значение аэрофотосъёмки для установления болотных стратиграфических единиц // Доклады комиссии аэросъёмки и фотограмметрии. Вып. 2. Л.: Географическое общество СССР, 1966. С. 87–96.
- Герасимов Д.А. О принципах классификации торфяных отложений // Труды Инсторфа. 2010. № 1(54). С. 6–13.

- Герасимов Д.А. Торф, его происхождение, залегание и распространение. М.–Л.: ГОНТИ, 1932. 67 с.
- Доктуровский В.С. Торфяные болота (Происхождение, природа и особенности болот СССР). 2-е изд. доп. М.–Л.: ГОНТИ, 1935. 224 с.
- Иванов К.Е. Водообмен в болотных ландшафтах. Л.: Гидрометеиздат, 1975. 280 с.
- Ивин А.А. (ред.) Философия: Энциклопедический словарь. М.: Гардарики, 2004. 1072 с.
- Каталог образцов торфа коллекции треста «Геологоразведка». М., 1971. 162 с.
- Кац Н.Я. Болота и торфяники. Пособие для университетов. М.: Учпедгиз, 1941. 400 с.
- Лиштван И.И., Базин Е.Т., Косов В.И. Физические процессы в торфяных залежах. Минск: Наука и техника, 1989. 284 с.
- Лопатин В.Д. О новом определении болота // Вопросы экологии растений болот, болотных местообитаний и торфяных залежей. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1985. С. 41–48.
- Мазинг В.В. Структурная организация болот // Чтения памяти В.Н. Сукачёва: XI: Биогеоценотические особенности болот и их рациональное использование. М.: Наука, 1994. С. 38–60.
- Метс Л.Я. Колебание верхних слоёв сфагнового болота в зависимости от осадков // Природа болот и методы их исследований. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1967. С. 213–217.
- Нейштадт М.И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 404 с. + 8 л. вкл.
- Панов В.В. О роли гидростатики в развитии торфяного болота // Труды Инсторфа. 2011. № 3(56). С. 3–11.
- Панов В.В. Связь степени разложения с относительной влажностью и плотностью торфяных отложений // Труды Инсторфа. 2014. № 9(62). С. 11–15.
- Пьявченко Н.И. Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение. М.: Наука, 1985. 152 с.
- Смирнов И.П. Отражение комплексности сообществ верховых болот на их стратиграфии и прочности торфяной залежи (на примере некоторых болот Ленинградской обл.) // Вопросы классификации болотной растительности. СПб.: Наука, 1993. С. 139–145.
- Смоляницкий Л.Я. Метаболическая организация выпуклых олиготрофных болот // Антропогенные изменения, охрана растительности болот и прилегающих территорий (материалы VI Всесоюз. совещ., 5–7 сентября 1979 г.). Минск: Наука и техника, 1981. С. 206–210.
- Сукачев В.Н. Болота, их образование, развитие и свойства // Избранные труды. Т. 2. Проблемы болотоведения, палеоботаники и палеогеографии. Л.: Наука, 1973. С. 97–188.
- Тюремнов С.Н. Торфяные месторождения. М.–Л.: ГОСТОПТЕХИЗДАТ, 1940. 371 с.
- Флеров А.Ф. Изучение и исследование болот // Вестник торфяного дела. 1914. № 1. С. 11–26.
- Цинзерлинг Ю.Д. Растительность болот // Растительность СССР. Т. 1. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1938. С. 355–428.

REFERENCES

- Arefyeva A.I. 1963. Sezonnye kolebaniya poverkhnosti sfagnovykh bolot pod vliyaniem gidrometeorologicheskikh faktorov [Seasonal fluctuations of the surface of *Sphagnum* bogs under the influence of hydrometeorological factors] // Trudy Gidrologicheskogo instituta Vyp. 105. Voprosy gidrologii bolot. S. 80–108. [In Russian]
- Bakhnov V.K. 1986. Biogeokhimicheskie aspekty bolotoobrazovatel'nogo protsessa [Biogeochemical aspects of the mire formation process]. Novosibirsk: Nauka, Sibirskoe otделение. 193 s. [In Russian]
- Berg L.S. 1947. Klimat i zhizn'. 2-e izd., pererabotannoe i dopolnennoe [Climate and life. 2nd edit.]. Moskva: Geograf-giz. 356 s. [In Russian]
- Bogdanovskaia-Guihéneuf I.D. 1969. Zakonomernosti formirovaniya sfagnovykh bolot verhovogo tipa (na primere Polistovo-Lovatskogo massiva) [Regularities formation of *Sphagnum* bogs upper type (on the example of the Polistovo-Lovatsky mire massif)]. Leningrad: Nauka. 186 s. [In Russian]
- Botch M.S., Mazing V.V. 1979. Ekosistemy bolot SSSR [Ecosystems of USSR mires]. Leningrad: Nauka, Leningradskoe otделение. 187 s. [In Russian]
- Dokturovskiy V.S. 1935. Torfyanye bolota (Proiskhozhdenie, priroda i osobennosti bolot SSSR). 2-e izd. dop. [Peat bogs (Origin, nature and features of the USSR mires). 2nd edit.]. Moskva–Leningrad: GONTI. 224 s. [In Russian]
- Flerov A.F. 1914. Izuzhenie i issledovanie bolot [Study and research of mires] // Vestnik torfynogo dela. № 1. S. 11–26. [In Russian]
- Galkina E.A. 1966. Znachenie aerofotos"yomki dlya ustanovleniya bolotnykh stratigraficheskikh edinit [Significance of aerial photography for the establishment of mire stratigraphic units] // Doklady komissii aeros"yomki i fotogrammetrii. Vyp. 2. Leningrad: Geograficheskoe obshchestvo SSSR. S. 87–96. [In Russian]
- Gerasimov D.A. 1932. Torf, ego proiskhozhdenie, zaleganie i rasprostranenie [Peat, its origin, occurrence and distribution]. Moskva–Leningrad: GONTI. 67 s. [In Russian]
- Gerasimov D.A. 2010. O printsipakh klassifikatsii torfyanykh otlozhenij [On the principles of the classification of peat deposits] // Trudy Instorfa. № 1(54). S. 6–13. [In Russian]
- Ivanov K.E. 1975. Vodoobmen v bolotnykh landshaftakh [Water exchange in swamped areas]. Leningrad: Gidrometeoizdat. 280 s. [In Russian]
- Ivin A.A. (ed.) Filosofiya: Entsiklopedicheskij slovar' [Philosophy: Encyclopedic dictionary]. Moskva: Gardariki. 1072 s. [In Russian]
- Katalog obraztsov torfa kollektzii tresta «Geologorazvedka» [Catalog of samples of peat of the collection of the trust “Geologorazvedka”]. 1971. Moskva. 162 s. [In Russian]

- Kats N.Ya. 1941. Bolota i torfyaniki. Posobie dlya universitetov [Mires and peatlands. Tutorial for universities]. Moskva: Uchpedgiz. 400 s. [In Russian]
- Lishtvan I.I., Bazin E.T., Kosov V.I. 1989. Fizicheskiye protsessy v torfyanykh zalezakh [Physical processes in peat deposits]. Minsk: Nauka i tekhnika. 284 s.
- Lopatin V.D. 1985. O novom opredelenii bolota [On the new definition of the "mire"] // Voprosy ekologii rastenij bolot, bolotnykh mestoobitaniy i torfyanykh zalezhej. Petrozavodsk: Karel'skiy filial AN SSSR. S. 41–48. [In Russian]
- Mazing V.V. 1994. Strukturnaya organizatsiya bolot [Structural organization of mires] // Chteniya pamyati V.N. Sukachyova: XI: Biogeotsenoticheskiye osobennosti bolot i ikh ratsional'noye ispol'zovaniye. Moskva: Nauka. S. 38–60. [In Russian]
- Mets L.Ya. 1967. Kolebanie verkhnikh sloyov sfagnovogo bolota v zavisimosti ot osadkov [Oscillation of top-layers in moss-bog according to precipitation] // Priroda bolot i metody ikh issledovaniy. Leningrad: Nauka, Leningradskoe otделение. S. 213–217. [In Russian]
- Neustadt M.I. 1957. Istoriya lesov i paleogeografiya SSSR v golotsene [History of forests and paleogeography of the USSR in the Holocene]. Moscow: Izd-vo AN SSSR. 404 s. [In Russian]
- Panov V.V. 2011. O roli gidrostatiki v razvitii torfyanogo bolota [About the role of hydrostatics of peatlands in their development] // Trudy Instorfa. № 3(56). S. 3–11. [In Russian]
- Panov V.V. 2014. Svyaz' stepeni razlozheniya s otnositel'noy vlazhnost'yu i plotnost'yu torfyanykh otlozhenij [Relation between degree of decomposition and moisture content and density of peat deposits] // Trudy Instorfa. № 9(62). S. 11–15. [In Russian]
- Pyavchenko N.I. 1985. Torfyanye bolota, ikh prirodnoe i khozyajstvennoe znachenie [Peat bogs, their natural and economic importance]. Moskva: Nauka. 152 s. [In Russian]
- Smirnov I.P. 1993. Otrazhenie kompleksnosti soobshchestv verkhovykh bolot na ikh stratigrafii i prochnosti torfyanoy zalezhi (na primere nekotorykh bolot Leningradskoj obl.) [The patterns in vegetation and peat deposits in bogs of Leningrad Region] // Voprosy klassifikatsii bolotnoj rastitel'nosti. Sankt-Peterburg: Nauka. S. 139–145. [In Russian]
- Smolyanitskiy L.Ya. 1981. Metabolicheskaya organizatsiya vypuklykh oligotrofnykh bolot [Metabolic organization of convex oligotrophic mires] // Antropogennyye izmeneniya, okhrana rastitel'nosti bolot i privileyushtnykh territorij (materialy VI Vsesoyusnogo soveschaniya, 5–7 sentyabrya 1979 g.). Minsk: Nauka i tekhnika. S. 206–210. [In Russian]
- Sukachev V.N. 1973. Bolota, ikh obrazovanie, razvitie i svoystva [Mires: formation, development and properties] // Izbrannyye trudy. Vol. 2. Problemy bolotovedeniya, paleobotaniki i paleogeografii. Leningrad: Nauka. S. 97–188. [In Russian]
- Tyuremnov S.N. 1940. Torfyanye mestorozhdeniya [Peat deposits]. Moskva–Leningrad: GOSTOPTeKhIZDAT. 371 s. [In Russian]
- Wiljams W.R. 1950. Sobranie sochinenij v 12 tomakh. Tom 5. Pochvovedenie [Collected works in 12 volumes. Vol. 5. Soil Science]. Moskva: Sel'khozizdat. 624 s. [In Russian]
- Zinserling Iu.D. 1938. Rastitel'nost' bolot [Vegetation of mires] // Rastitel'nost' SSSR. Tom 1. Moskva–Leningrad: Izd-vo AN SSSR. S. 355–428. [In Russian]

ABOUT THE DISTINCTION BETWEEN THE CONCEPTS “MIRE”, “MIRE – WATER OBJECT” AND “WATER OBJECT OF THE MIRE”

V. V. Panov

*Tver State Technical University
Tver, 170023, Russia, e-mail: vvpanov61@gmail.com*

Mire is a section of the Earth's surface whose properties are determined by the regular accumulation of peat. When using mires as water bodies, additional signs and phenomena are added to the main definition: mire is a natural formation with moisture content no more than 95% and free moisture content no less than 88%, with the properties ... and further. The processes of peat formation and peat accumulation are the basis of regular accumulation of peat. These processes are reflected in the change in the properties of peat of the same composition, depending on the conditions during the total time of peat formation. For example, the degree of peat decomposition is established in the conditional zone (mesotelma) at the boundary between the upper layer (acrotelma) and the lower layer (catotelma). This is a zone of long-term changes in the level of mire waters, which can be different in the size, position and lifetime. In accordance with the variety of conditions for the peat formation, a mechanical heterogeneity of peat deposits is formed. The spatial variation in the density of peat is the basis for the appearance of water objects in the mire.

Keywords: mire, hydrology of mire, peat properties, mire heterogeneity

ЗООПЛАНКТОН БОЛОТНЫХ ОЗЁР НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ РАЗВИТИЯ**В. Н. Подшивалина^{1,2}**¹*Государственный природный заповедник «Присурский»
428034 г. Чебоксары, пос. Лесной, д. 9, e-mail: verde@mail.ru*²*Чувашский государственный университет им. И.Н. Ульянова
428015 г. Чебоксары, Московский проспект, д. 15*

Изучены сообщества зоопланктона озёр на различных этапах стадии угасания (дистрофикации, дистрофности и полного зарастания). На примере болотных озёр разного типа из низменного лесного Заволжья и лесостепного Предволжья (Среднее Поволжье) определено направление их эволюции. В исследованных экосистемах не отмечены особенности, установленные для планктонных беспозвоночных, обитающих в гумифицированных водоёмах. Показано, что в сообществе зоопланктона болотных озёр при сукцессионном развитии наблюдаются постепенные изменения структуры, которые являются признаками олиготрофизации (увеличение средней индивидуальной массы организма, числа видов-индикаторов олиготрофных условий). Вероятно, болотные водоёмы, являющиеся экосистемами на стадии угасания, следует рассматривать отдельно. Тем более это касается заключительного этапа сукцессии водной экосистемы (на котором зоопланктоценозы приобретают черты олиготрофизации), приводящего к трансформации её в наземно-воздушную. Озёра на данном этапе, возможно, не совсем адекватно обозначать как дистрофные, то есть с нарушенным круговоротом питательных веществ. Частично их характеристики похожи на вымерший тип экосистем – гипотрофные озёра.

Ключевые слова: зоопланктон, болотные водоёмы, угасающие озёра, дистрофикация, олиготрофизация, сукцессия.

ВВЕДЕНИЕ

В естественном развитии озёр можно выделить следующие основные стадии: молодости, зрелости и угасания (умирания) [Абросов, 1982 (Abrosov, 1982)]. В результате такого эволюционного развития озёр, приводящего к их заилению и зарастанию, возникают болота. Часто при этом болота сохраняют в той или иной степени признаки водоёмов, которые с точки зрения расширенной классификации Тинеманна-Науманна, можно отнести к дистрофирующемуся (переходному от евтрофного к дистрофному) [Грезе, 1941 (Greze, 1941)] и дистрофному типам, что соответствует стадии угасания (дряхлости) озёр [Абросов, 1982 (Abrosov, 1982)]. Таким образом, угасание озёр также является процессом, который, несмотря на свойства континуальности, можно подразделить на несколько стадий. При смене эвтрофикации процессом дистрофикации происходит снижение биологической продуктивности, уменьшение минерализации, кислотности вод [Абросов, 1982 (Abrosov, 1982)]. Эти явления наблюдаются в озёрах дистрофирующегося типа (по терминологии Грезе [1941 (Greze, 1941)]). Результатом происходящих изменений является переход в дистрофную стадию, когда рН воды становится кислотным, что подавляет бактериальное звено внутриводоёмного круговорота веществ, приводит к образованию и накоплению гумусовых кислот в воде. В даль-

нейшем наблюдается выпадение последних из раствора на дно, что изменяет свойства донных отложений и способствует снижению цветности вод. Перечисленные этапы с геохимической точки зрения изучены В.Н. Абросовым [Абросов, 1963 (Abrosov, 1963)]. В отношении сопровождающих их преобразований биоты, в целом, и планктонной составляющей, в частности, большинство исследований касаются водных объектов дистрофного типа [Андроникова, 1992 (Andronikova, 1992); Драбкова, Прыткова, 1999 (Drabkova, Prytkova, 1999); Черевичко, 2009 (Cherevichko, 2009)]. При этом следует отметить, что дистрофный тип лимнических экосистем не имеет достаточно определенных границ и признаки дистрофии могут наблюдаться в олиготрофных и евтрофных водоёмах [Россолимо, 1977 (Rossolimo, 1977)]. В частности, при рассмотрении более широкого спектра болотных экосистем, включая завершающие стадии их развития как водных сообществ, установлено, что по комплексу показателей зоопланктона они наиболее близки к мезотрофным [Шевелева и др., 2014 (Sheveleva et al., 2012)] или олиготрофным [Черевичко, 2011 (Cherevichko, 2011)] водоёмам. Более подробное изучение сообществ на различных этапах стадии угасания озёр позволит выделить направления эволюции сообществ зоопланктона в них, что и является целью настоящей работы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использованы количественные пробы зоопланктона из болотных озёр низмен-

ного лесного Заволжья (см. таблицу) (2000–2012 гг.). Водоёмы имеют междюнное проис-

хождение, вероятно, одновременно возникли, представляют собой эволюционный ряд экосистем на различных этапах угасания: дистрофные зарастающие, окружённые сфагновым болотом [Малый Юлуксьер (МУ), Большой Юлуксьер (БУ)], переходное к завершающему этапу (Безымянное (BZ)]; крайне мелководные заросшие дистрофные озёра с прозрачной слабоминерализованной водой [Малое Лебединое (ML); Большое Лебединое (BL)].

Также для сравнения проанализированы данные летних сборов (2004–2013 гг., 1–3 сезона) из эволюционно более молодых болотных водоёмов низменного лесного Заволжья и лесостепного Предволжья разного типа: заболачи-

вающиеся дистрофирующиеся озёра [Куле (КУ), Круглое болото (КВ), Кривель (KR)], дистрофные озёра-копани, возникшие в пределах болотного массива как результат торфоразработок или добычи железной руды [Журавлиное (Z); Карьер в Национальном парке «Чаваш вармане» (NP); дренажный канал в п. Октябрьский (DO)], а также крупный заболоченный дистрофный водоём (оз. Большой Мартын (BM), с 1870 г. в 5.5 раза уменьшивший свою площадь в связи с зарастанием, но по-прежнему относительно крупный {площадь 665 тыс. м², максимальная глубина 2.5 м [Ступишин, 1976 (Stupishin, 1976)]}).

Морфометрические характеристики болотных водоёмов низменного лесного Заволжья

The morphometric characteristics of mire lakes in Zavolzh'e forest lowland

Озеро Lake	Географические координаты Global positioning	Площадь, тыс. м ² Area, m ² ×10 ³	Глубина средняя, м Mean depth, m	Глубина макси- мальная, м Maximum depth, m
Малый Юлуксьер ¹⁾	56°11'53.4" с.ш., 47°26'26.6" в.д.	12.4	1.7	2.4
Большой Юлуксьер ¹⁾	56°11'38.7" с.ш., 47°26'27.5" в.д.	43.2	1.8	2.4
Безымянное ²⁾	56°14'32.3" с.ш., 47°18'18.9" в.д.	28.3	0.5	1.2
Малое Лебединое ³⁾	56°15'52.8" с.ш., 47°18'55.3" в.д.	18.0	0.2	0.6
Большое Лебединое ³⁾	56°16'18.0" с.ш., 47°18'12.1" в.д.	108.0	0.2	0.4

Примечание. ¹⁾ Осмелкин Е.В., устное сообщ.; ²⁾ собственные данные; ³⁾ по: [Ильин и др., 2001 (Il'in et al., 2001)].

Количественные пробы (50–100 л) зоопланктона отобраны сетью Апштейна с конусом из мельничного сита с размером ячеек 70 мкм. Индивидуальные массы организмов вычислялись по степенным уравнениям, связывающим их длину с массой [Балушкина, Винберг, 1979 (Balushkina, Winberg, 1979)]. Для оценки видового разнообразия использован информационный индекс Шеннона по численности [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)]. На основе анализа видового состава фауны да-

на характеристика трофического статуса водных объектов с использованием показателя трофии (соотношение евтрофных и олиготрофных таксонов [Hakkari, 1972]) и коэффициента трофии [Мязметс, 1979 (Maemets, 1979)]. Для определения степени сходства между сообществами зоопланктона отдельных водоёмов применены методы канонического корреляционного анализа (ССА) с использованием программы Canoco for Windows 4.5 [ter Braak, 1988].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследуемые болотные водоёмы характеризуются относительно богатой фауной планктонных беспозвоночных – всего выявлено 144 вида. Наиболее разнообразно представлены Rotifera (54.2%) и, в частности, типичный для болотных местообитаний род *Lecane* [*L. cornuta* (O.F. Müller), *L. luna* (O.F. Müller), *L. lunaris* (Ehrenberg), *L. brachydactyla* (Stenroos), *L. closterocerca* (Schmarda), *L. bulla* (Gosse), *L. intrasinuata* (Olofsson), *L. constricta* (Murray)]. При этом в отдельном сообществе коловратки составляют в среднем 20.5±3.3% видового богатства, доминируют ракообразные. Вероятно, фауны зоопланктона водоёмов отличаются преимущественно благодаря уникальности состава Rotifera. Наиболее существенную долю (38.0±3.9%) в формировании фауны зоопланк-

тона эта группа составляет в относительно сильно заросших озёрах на завершающем этапе развития (оз. Большое Лебединое, Малое Лебединое) и в переходном к нему водоёме (оз. Безымянное).

Как показали данные канонического анализа (рис. 1), резких отличий в составе фауны отдельных групп водоёмов не наблюдается. Это может свидетельствовать о постепенности перехода сообществ в ходе сукцессионных изменений. Исследованные сообщества развивались в водах разной степени гумификации, однако в их фауне не выявлены индикаторы полигумозных водоёмов [Андроникова, 1992 (Andronikova, 1992)]. Представители мезоацидных (pH=4.0–5.5) вод [*Holopedium gibberum* Zaddach, *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller),

Eurycercus lamellatus (O.F. Müller), *Polyphemus pediculus* (Linnaeus)] [Абакумов и др., 1986 (Abakumov et al., 1986); Свирская, 1991 (Svirskaya, 1991)] и индикаторы низких значений pH [*Scapholeberis microcephala* Sars, *Macrothrix rosea* (Lievin)] [Андроникова, 1992 (Andronikova, 1992)] составляют 5.0% видового богатства.

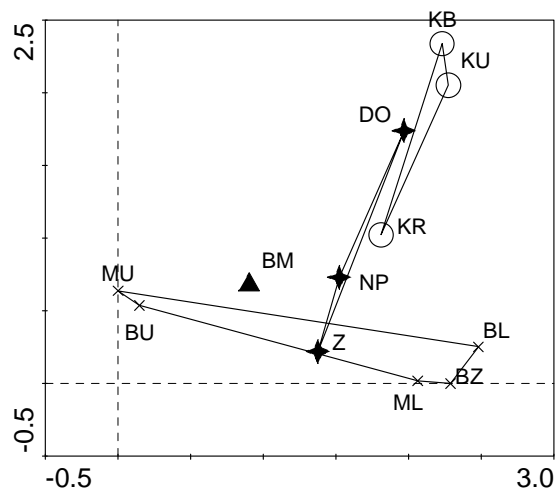


Рис. 1. Ординация сообществ зоопланктона по уровню сходства их состава (обозначения водоёмов см. в тексте; водоёмы одной группы (см. в тексте) объединены изолинией).

Fig. 1. Zooplankton communities ordination according to their composition similarity (water bodies of the same group are contoured).

Анализ соотношения видов-индикаторов уровня трофности вод, основанный на показателе трофии (E/O) и коэффициенте трофности (E) (рис. 2), свидетельствует о наличии евтрофных условий в дистрофирующихся и дистрофных зарастающих водоёмах и мезотрофных условий в озёрах по окончании их угасания. Таким образом, на завершающем этапе существования водной экосистемы и её трансформации в наземно-воздушную наблюдается, отмеченная ранее [Подшивалина, 2011 (Podshivalina, 2011)], тенденция уменьшения уровня трофности вод и перехода от зрелости к угасанию.

Средняя индивидуальная масса организма в летний период (рис. 2) в выстроенном сукцессионном ряду увеличивается. Это также подтверждает выявленную в предыдущих исследованиях [Подшивалина, 2011 (Podshivalina, 2011)] отрицательную взаимосвязь относительной глубины водоёма и средней индивидуальной массы организма ($r = -0.93$, $p < 0.05$) при развитии экосистемы после этапа зрелости. Как известно, в процессе эволюции озёрной экосистемы в направлении от молодого состояния к зрелости, что соответствует трансформации от олиготрофного к евтрофному и гипертрофному типам, наблюдается уменьшение средних размеров зоопланктонных организмов [Крючкова, 1987 (Kryuchkova, 1987); Андроникова, 1992 (Andronikova, 1992)].

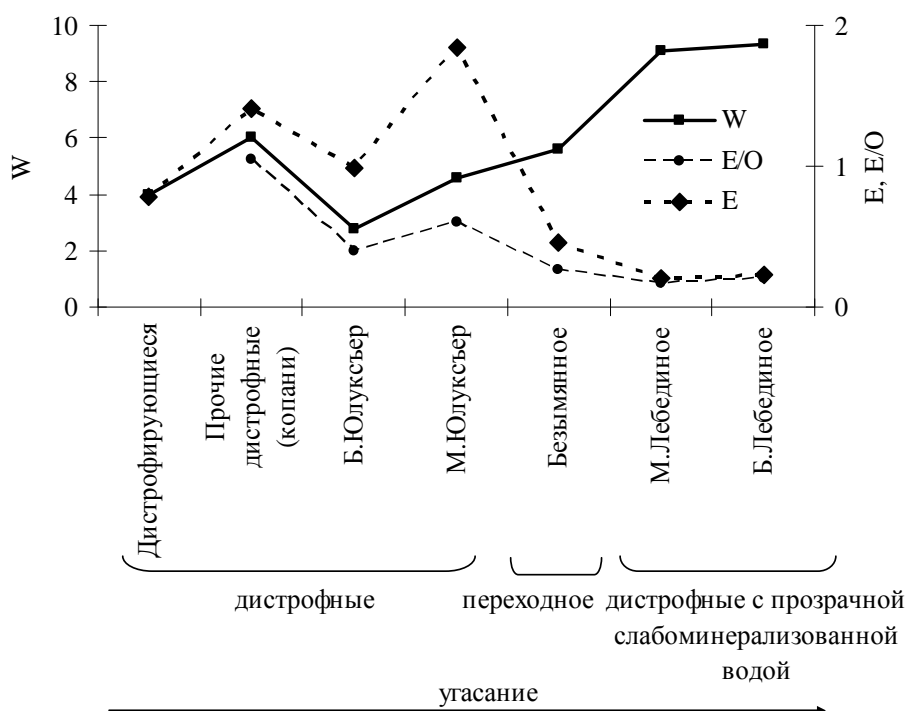


Рис. 2. Характеристики структуры сообществ зоопланктона озёр на различных этапах стадии умирания (средняя индивидуальная масса организма (W), $\text{mg} \cdot 10^{-3}$, показатель трофии (E/O), коэффициент трофии (E)).

Fig. 2. Zooplankton communities structural characteristics in lakes on the different phases of senile stage (mean individual weight (W), $\text{mg} \cdot 10^{-3}$, trophic indicator (E/O), trophic coefficient (E)).

По нашим данным, после достижения стадии зрелости и перехода к угасанию, а также на самой стадии угасания, вплоть до полного зарастания (рис. 2), в зоопланктонном сообществе увеличивается доля относительно более крупных организмов. Новые замещающие виды не только крупнее, но одновременно и с большей продолжительностью жизни, что относится к числу особенностей, характерных для видов, подверженных *K*-отбору, и является признаком зрелости экосистемы. Размерная структура зоопланктона в озёрах на завершающей стадии развития напоминает таковую на начальных этапах онтогенеза водного объекта.

Как известно [Крючкова, 1987 (Kryuchkova, 1987)], размерная структура зоопланктона также является показателем трофического статуса водоёма. Увеличение средней индивидуальной массы организма свидетельствует о снижении уровня трофности [Андроникова, 1988 (Andronikova, 1988)] по мере угасания водоёмов. Видимо, это обусловлено уменьшением содержания взвешенного органического вещества в воде при переходе водоёмов в дистрофную стадию. Ранее было отмечено, что закисление (данное явление, как правило, сопровождает дистрофикацию) способствует олиготрофизации озёр [Grahn et al., 1974].

В исследованных озёрах не прослеживались особенности, ранее установленные для планктонных беспозвоночных гумифицированных водоёмов [Андроникова, 1992 (Andronikova, 1992)]. Вероятно, болотные водоёмы, являющиеся экосистемами на стадии угасания, следует рассматривать отдельно. Тем более это касается заключительного этапа сукцессии водной экосистемы (на котором зоопланктоценозы приобретают черты олиготрофизации), приводящего к трансформации её в наземно-воздушную. Озёра на данном этапе, возможно, не совсем адекватно обозначать как дистрофные (с нарушенным круговоротом питательных веществ). Частично их характеристики похожи на вымерший тип экосистем – гипотрофные озёра [Жерихин, 1986 (Zherikhin, 1986)].

В целом, в сообществе зоопланктона болотных озёр при их сукцессионном развитии (от стадии дистрофикации к дистрофности и полному зарастанию) отмечены постепенные изменения структуры, которые являются признаками олиготрофизации (увеличение средней индивидуальной массы организма, числа видов-индикаторов олиготрофных условий).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абакумов В.А., Казаков Ю.Е., Свирская Н.Л. Гидробиологические последствия антропогенного закисления озёр // Комплексный глобальный мониторинг состояния биосферы. Тр. междунар. симп. Л., 1986. С. 221–225.
- Абросов В.Н. Зональные типы лимногенеза. Л.: Наука, 1982. 144 с.
- Абросов В.Н. Сущность процесса дистрофикации озёр и методы борьбы с ним // Рыбное хоз-во внутренних водоёмов СССР. М., 1963. С. 148–154.
- Андроникова И.Н. Использование структурно-функциональных показателей зоопланктона в системе мониторинга // Гидробиологические исследования морских и пресных вод. Л., 1988. С. 47–107.
- Андроникова И.Н. Основные итоги исследований ветвистоусых ракообразных гумифицированных водоёмов // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных. СПб., 1992. С. 81–98.
- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озёрных экосистем разных трофических типов. СПб., 1996. 189 с.
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озёр. Л., 1979. С. 58–72.
- Грезе Б.С. Малые и средние озёра // Рыбные богатства Ленинградской области. Л., 1941. С. 43–58.
- Драбкова В.Г., Прыткова М.Я. (ред.) Экология зарастающего озера и проблемы его восстановления. СПб., 1999. 222 с.
- Жерихин В.В. Гипотрофные озёра – вымерший тип мезозойских экосистем // История древних озёр в четвертичное время, в голоцене и формирование полезных ископаемых в озёрах: Тез. докл. на VII симп. по истории озёр. Л., 1986. С. 37–38.
- Ильин В.Ю., Караганова Н.Г., Кириллова А.А. Эволюция озёр Большое и Малое Лебединое // Проблемы географии, геологии и экологии Чувашской Республики: Сб. ст. Чебоксары, 2001. С. 133–146.
- Крючкова Н.М. Структура сообщества зоопланктона в водоёмах разного типа // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987. С. 184–198.
- Мязметс А.Х. Качественный состав пелагического зоопланктона как показатель трофности озёра // Тез. докл. 20-й науч. конф. по изучению водоёмов Прибалтики и Белоруссии. Рига, 1979. С. 12–15.
- Подшивалина В.Н. Индикация стадий онтогенеза малых озёр по зоопланктону // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем: сб. тез. докл. II Междунар. конф. СПб., 2011. С. 128.
- Россолимо Л.Л. Изменение лимнических экосистем под воздействием антропогенного фактора. М.: Наука, 1977. 144 с.

- Свирская Н.Л. Модификации зоопланктонных сообществ в условиях антропогенного закисления // Экологические модификации. М, 1991. С. 137–143.
- Ступишин А.В. (ред.). Озёра Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1976. 236 с.
- Черевичко А.В. Закономерности формирования зоопланктона водоёмов системы верховых болот (на примере Полистово-Ловатского болотного массива) // Поволжский экол. журн. 2011. № 4. С. 542–548.
- Черевичко А.В. Зоопланктон водоёмов и водотоков Полистово-Ловатской болотной системы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2009. 24 с.
- Шевелева Н.Г., Подшивалина В.Н., Шабурова Н.И. Особенности таксономического состава, структуры и количественных показателей зоопланктона верховых болотных водоёмов // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 2014. Т. 119, вып. 3. С. 25–37.
- Hakkari L. Zooplankton species as indicators of environment // Aqua Fennica. Helsinki, 1972. P. 46–54.
- Grahn O., Hultberg H., Landner L. Oligotrophication – a self accelerating process in lakes subject to excessive supply of acid substances // Ambio. 1974. № 3. P. 93–94.
- ter Braak C.J.F. CANOCO – a FORTRAN program for canonical community ordination. Microcomputer Power, Ithaca, NY, 1988.

REFERENCES

- Abakumov V.A., Kazakov Yu.E., Svirskaya N.L. 1986. Gidrobiologicheskie posledstviya antropogennogo zakisleniya ozyor [The hydrobiological consequences of the lakes acidification of antropogenic origin] // Kompleksnyj global'nyj monitoring sostoyaniya biosfery. Trudy mezhdunar. simpoziuma. Leningrad. S. 221–225. [In Russian]
- Abrosov V.N. 1963. Suschnost' protsessa distrofikatsii ozyor i metodi bor'by s nim [The speciality of the lakes distrophication process and the methods for its elimination] // Rybnoe khozyaystvo vnutrennikh vodoyomov SSSR. Moskva. S. 148–154. [In Russian]
- Abrosov V.N. 1982. Zonal'nye tipy limnogeneza [The limnogenesis zone types]. Leningrad: Nauka. 144 s. [In Russian]
- Andronikova I.N. 1988. Ispol'zovanie strukturno-funktsional'nykh pokazateley zooplanktona v sisteme monitoringa [The structural and functional zooplankton characteristics implementation for monitoring] // Gidrobiologicheskie issledovaniya morskikh i presnykh vod. Leningrad. S. 47–107. [In Russian]
- Andronikova I.N. 1992. Osnovnye itogi issledovaniya vetvistoussykh rakoobraznykh gumifitsirovannykh vodoyomov [The summary of the cladocerans investigations in humiphicated lakes] // Sovremennye problemy izucheniya vetvistoussykh rakoobraznykh. Sankt-Peterburg. S. 81–98. [In Russian]
- Andronikova I.N. 1996. Strukturno-funktsional'naya organizatsiya zooplanktona ozyornikh ekosistem raznykh troficheskikh tipov [The structural and functional zooplankton organization in the lakes ecosystems of various trophic types]. Sankt-Peterburg. 189 s. [In Russian]
- Balushkina E.V., Winberg G.G. 1979. Zavisimost' mezhdru dlinoy i massoy tela planktonnykh rakoobraznykh [The relationship between body length and weight of the plankton crustaceans] // Eksperimental'nye i polevyie issledovaniya biologicheskikh osnov produktivnosti ozyor. Leningrad. S. 58–72. [In Russian]
- Cherevichko A.V. 2009. Zooplankton vodojomov i vodotokov Polistovo-Lovatskoj sistemi [Zooplankton in water bodies and streams of the Polistovo-Lovatskaja mire system]. Avtoreferat dissertatsii na soiskanie uchenoj stepeni kandidata biol. nauk. Boroк. 24 s. [In Russian]
- Cherevichko A.V. 2011. Zakonomernosti formirovaniya zooplanktona vodojomov sistemi verhovih bolot (na primere Polistovo-Lovatskogo bolotnogo massiva [Zooplankton formation regularities in upper-bog reservoirs (with the Polistovo-Lovatskaya upper-bog system as an example)] // Povolzhskij ekologicheskij zhurnal. № 4. S. 542–548. [In Russian]
- Drabkova V.G., Prytkova M.Ya. (eds.) 1999. Ekologiya zarastayuschego ozera i problemy ego vosstanovleniya [The grown up lakes and the problems of their restoration]. Sankt-Peterburg. 222 s. [In Russian]
- Grahn O., Hultberg H., Landner L. 1974. Oligotrophication – a self accelerating process in lakes subject to excessive supply of acid substances // Ambio. № 3. P. 93–94.
- Greze B.S. 1941. Malye i srednie ozyora [The small and middle lakes] // Ribnye bogatstva Leningradskoj oblasti. Leningrad. S. 43–58. [In Russian]
- Hakkari L. 1972. Zooplankton species as indicators of environment // Aqua Fennica. Helsinki. P. 46–54.
- Il'in V.Yu., Karaganova N.G., Kirillova A.A. 2001. Evolyutsia ozyor Bol'shoe i Maloe Lebedinoe [The lakes Bol'shoe Lebedinoe and Maloe Lebedinoe evolution] // Problemy geografii, geologii i ekologii Chuvashskoj Respubliki: Sbornik statej. Cheboksary. S. 133–146. [In Russian]
- Kryuchkova N.M. 1987. Struktura soobshchestv zooplanktona v vodoyomakh raznogo tipa [The zooplankton community structure in the water bodies of different types] // Produktsionno-gidrobiologicheskie issledovaniya vodnykh ekosistem. Leningrad: Nauka. S. 184–198. [In Russian]
- Maemets A.H. 1979. Kachestvennyj sostav pelagicheskogo zooplanktona kak pokazatel' trofnosti ozera [The pelagic zooplankton composition as the lakes trophic state indicator] // Tez. dokl. 20-j nauchnoj konf. po izucheniyu vodoyomov Pribaltiki i Belorussii. Riga. S. 12–15. [In Russian]
- Podshivalina V.N. 2011. Indikatsiya stadij ontogeneza malyx ozyor po zooplanktonu [The indication of the small lakes ontogenesis stages] // Bioindikatsiya v monitoringe presnovodnykh ekosistem: sbornik tezisov dokl. II Mezhdunar. konf. Sankt-Peterburg. S. 128. [In Russian]

- Rossolimo L.L. 1977. Izmenenie limnicheskikh ekosistem pod vozdejstviem antropogennogo faktora [The limnetic ecosystems fluctuations due to anthropogenic factor]. Moskva: Nauka. 144 s. [In Russian]
- Sheveleva N.G., Podshivalina V.N., Shaburova N.I. 2014. Osobennosti taksonomicheskogo sostava, struktury i kolichestvennykh pokazatelej zooplanktona verkhovykh bolotnykh vodoyomov [Features of the zooplankton taxonomy composition, structure and abundance in bog lakes] // *Bulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelej prirody. Otdel biologicheskij*. Vol. 119, is. 3. S. 25–37. [In Russian]
- Stupishina A.V. (ed.) 1976. Ozyora Srednego Povolzh'ya [The Middle Volga Region Lakes]. Leningrad: Nauka. 236 s. [In Russian]
- Svirskaja N.L. 1991. Modifikatsii zooplanktonnykh soobshchestv v usloviyah antropogennogo zakisleniya [The zooplankton communities modes under the anthropogenic acidification] // *Ekologicheskie modifikatsii*. Moskva. S. 137–143. [In Russian]
- ter Braak C.J.F. 1988. CANOCO – a FORTRAN program for canonical community ordination. Microcomputer Power, Ithaca, NY.
- Zherikhin V.V. 1986. Gipotrofnye ozyora – vymershiy tip mezozojskikh ekosistem [The hypotrophic lakes – the extinct type of the Mesozoic ecosystems] // *Istoriya drevnikh ozyor v dochetvertichnoe vremya, v golotsene i formirovanie poleznykh iskopaemykh v ozyorakh: Tezisy dokladov na VII simpoziume po istorii ozyor*. Leningrad. S. 37–38. [In Russian]

ZOOPLANKTON IN MIRE LAKES AT DIFFERENT EVOLUTIONARY STAGES

V. N. Podshivalina^{1,2}

¹*Nature state reserve “Prisursky”*

Cheboksary, 428034, Russia, e-mail: verde@mail.ru

²*Chuvash State University*

Cheboksary, 428015, Russia

Zooplankton communities were investigated in the lakes at the different senile stages (dystrophication, dystrophy and complete plant overgrowing). Evolutionary trends in these communities were assessed based on the data from polytypic mire lakes in the lowland forest area of Zavolzhye and the forest-steppe area of Predvolzhye (the middle reach of the Volga River). In the ecosystems under study, the plankton invertebrates had no features being typical for humified water bodies. During the succession in mire lakes, gradual changes are observed in the zooplankton communities, which serve as the indicators of oligotrophication, i.e. increasing mean individual weight and the number of oligotrophic indicator species. It is probable that the mire water bodies which are the senile ecosystems should be considered as separate. This especially concerns the aquatic ecosystems at the final senile stage, with zooplankton communities obtaining the oligotrophic characteristics. Probably it is not correct to classify the lakes at this stage as dystrophic ones, i.e. as having disrupted circulation of nutrient elements. The characteristics of these lakes are partially similar with the extinct ecosystems type, hypotrophic lakes.

Keywords: zooplankton, mire water bodies, senile lakes, dystrophication, oligotrophication, succession

РЕОФИЛЬНЫЕ ПО ПРОИСХОЖДЕНИЮ ДВУКРЫЛЫЕ (INSECTA: DIPTERA) – НЕОБЫЧНЫЕ КОМПОНЕНТЫ СООБЩЕСТВ СФАГНОВЫХ БОЛОТ ЮГА ЧИЛИ

А. А. Пржиборо

Зоологический институт РАН

199034 г. Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1, e-mail: dipteran@mail.ru

Личинки и куколки двух видов двукрылых – *Parochlus patagonicus* (Chironomidae: Podonominae) и *Neoplasta* sp. (Empididae: Hemerodromiinae) – относятся к числу обычных или массовых обитателей влажного биотопа *Sphagnum cuspidatum* в двух болотах южной Патагонии (Чили) и встречаются также в более сухом биотопе *Sphagnum magellanicum* этих же болот. Ранее личинки родов *Parochlus* и *Neoplasta* были известны преимущественно как обитатели холодных водотоков, и, по-видимому, не отмечались как обитатели непроточных болотных биотопов; личинки других родов из обоих подсемейств развиваются преимущественно в холодных водотоках. Таким образом, в условиях невысоких температур и обедненности фауны южной Патагонии некоторые таксономические группы преимущественно холодноводных реофильных насекомых успешно осваивают водные и полуводные сфагновые биотопы болот, лишенные каких-либо признаков проточности.

Ключевые слова: Diptera, Chironomidae, Empididae, Podonominae, Hemerodromiinae, *Parochlus*, *Neoplasta*, *Sphagnum*, болото, Патагония.

ВВЕДЕНИЕ

По причинам исторического характера, наши представления о фауне беспозвоночных, населяющих сфагновые болота, основаны преимущественно на результатах изучения болот Северного Полушария, прежде всего – Европы и Канады. Сфагновые болота Южной Америки, с их своеобразной флорой, фауной и сообществами макробеспозвоночных, остаются почти не изученными, несмотря на широкое распространение и значительную площадь болот в горных районах и на юге Южной Америки.

Изучение двукрылых насекомых (Insecta: Diptera) как компонента населения болот всегда затрудняется необходимостью применения трудоемких методов сбора личинок и выведения имаго. Как правило, сборы взрослых насекомых не дают представления о составе двукрылых, проходящих развитие в болотных биотопах, а только лишь по сборам личинок (без выведений имаго из них) невозможно получить точные определения. В связи с этим, достовер-

ных данных по видовому составу двукрылых в болотных биотопах особенно мало, по сравнению с другими группами беспозвоночных.

Данное сообщение основано на результатах изучения трёх сфагновых болот южной Патагонии (Чили) в 2015–2017 гг. [Пржиборо и др., 2016a (Przhiboro et al., 2016a); Przhiboro et al., 2016b]. В составе сообществ макробеспозвоночных этих болот регулярно встречались весьма необычные фаунистические компоненты – личинки и куколки двукрылых из родов *Parochlus* и *Neoplasta*, характерные для холодных водотоков, но никак не для болот и сфагновых биотопов. Это представители двух различных семейств – Chironomidae и Empididae, с совершенно разным образом жизни и эволюционной историей. На наш взгляд, такие находки нельзя считать случайностью, и они заслуживают специального обсуждения в рамках отдельной статьи.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящей публикации послужили сборы автора, выполненные в 2015 и 2017 гг. на трёх верховых мезоолиготрофных сфагновых болотах площадью 1–3 км², находящихся в южной Патагонии (Чили) (рис. 1).

Два болота – облесённые (с *Nothofagus* spp.), находятся на юге материковой части Южной Америки вблизи г. Пунта Аренас (Punta Arenas; Región de Magallanes y Antártica Chilena): болото 1 – в предгорьях на удалении от моря (53.40042° ю.ш. 71.22554° з.д.; 318 м) (рис. 2), болото 2 – в низине вблизи морского побережья (53.63223° ю.ш. 70.95339° з.д.; 3 м) (рис. 3); болото 3 – необлесённое предгорное,

находится на юге острова Огненная Земля (54.49162° ю.ш., 68.89957° з.д.; 103 м) (рис. 4).

Изучались только биотопы с доминированием сфагновых мхов *Sphagnum magellanicum* Brid. (вид, характерный для относительно сухих участков) и *S. cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm. (ярко выраженный гигрофил, достигающий высокого обилия по берегам болотных луж и озёрков).

Биотоп *S. magellanicum* хорошо представлен в пределах каждого из трёх болот, биотоп *S. cuspidatum* – на двух болотах (кроме первого). Таким образом, всего изучено 5 участков, относящихся к двум биотопам. Болото 2

имеет сеть искусственных мелиоративных канав (рис. 5), причём биотоп *S. cuspidatum* приурочен именно к этим канавам и их берегам. Остальные болота лишены явных признаков антропогенной трансформации.

Использована следующая методика [Филиппов и др., 2017 (Philippov et al., 2017)]: на каждом участке в течение вегетационного сезона взяты две серии из 5 количественных проб сфагнового субстрата площадью 0.05 м², до глубины 20–25 см; они разобраны с использованием промывки на ситах (наименьший диаметр ячеей – 0.5 мм) и последующей флотации в крепком растворе NaCl. Полевые работы проводились с конца октября до середины ноября 2015 г. и в конце февраля – начале марта 2017 г.



Рис. 1. Изученные болота на карте юга Южной Америки (обозначены кружками и номерами 1–3).

Fig. 1. Study bogs on the map of southern part of South America (bogs designated by circles and numbers 1–3).



Рис. 2. Болото 1 (окрестности г. Пунта Аренас, Чили); на переднем плане – биотоп *Sphagnum magellanicum*. Фото: А.А. Пржиборо.

Fig. 2. Bog 1 (environs of Punta Arenas, Chile); in the foreground, *Sphagnum magellanicum* habitat. Photo: A.A. Przhiboro.



Рис. 3. Болото 2 (окрестности г. Пунта Аренас, Чили); на переднем плане – биотоп *Sphagnum magellanicum*. Фото: А.А. Пржиборо.

Fig. 3. Bog 2 (environs of Punta Arenas, Chile); in the foreground, *Sphagnum magellanicum* habitat. Photo: A.A. Przhiboro.



Рис. 4. Болото 3 (Огненная Земля, Чили); на переднем плане – биотоп *Sphagnum magellanicum*. Фото: А.А. Пржиборо.

Fig. 4. Bog 3 (Tierra del Fuego, Chile); in the foreground, *Sphagnum magellanicum* habitat. Photo: A.A. Przhiboro.



Рис. 5. Болото 2 (окрестности г. Пунта Аренас, Чили); искусственная канава – биотоп *Sphagnum cuspidatum*. Фото: А.А. Пржиборо.

Fig. 5. Bog 2 (environs of Punta Arenas, Chile); artificial ditch, *Sphagnum cuspidatum* habitat. Photo: A.A. Przhiboro.

Часть личинок и куколок двукрылых из проб сохранялась в живом виде для выведения имаго. Также при взятии серии проб с каждого участка был собран сфагновый субстрат с площади 0.3–0.5 м², который был помещен в лабораторные условия на срок до года, для выведения имаго двукрылых.

Весь материал макробеспозвоночных сохранен в виде фиксаций в 80–85%-ном растворе этилового спирта. Часть личинок, экзувиев куколок и имаго *Chironomidae* в дальнейшем смонтирована на постоянные препараты в эупарале. Остальной (несмонтированный) материал определен по временным препаратам или по спиртовому материалу.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Parochlus patagonicus Brundin, 1966 (рис. 6–10).

В нашем материале обнаружен единственный вид из подсемейства Podonominae (*Chironomidae*) – *Parochlus patagonicus* Brundin, 1966. Имаго самцы *Parochlus*, выведенные как из личинок и куколок, так и непосредственно из сфагновых субстратов, относятся к группе *agaucanus* (рис. 9–10). Точные видовые определения большинства видов в рамках этой группы возможны только по признакам куколок [Brundin, 1966]. Куколки в нашем материале (рис. 7–8) соответствуют *P. patagonicus* Brundin, 1966.

Изученный материал: Болото 2, биотоп *S. cuspidatum*, 10.XI.2015: 13 личинок, 1 куколка (имаго самец выведен 10.XI.2015). Болото 2, биотоп *S. cuspidatum*, 23.II.2017: 38 личинок, 33 куколки (4 самца и 2 самки имаго выведены

Фотографии деталей строения *Parochlus* выполнены с постоянных препаратов камерой ЛОМО МС-6.3 на микроскопе Leica DM5000B с использованием контраста Номарского. Фотографии общего вида двукрылых выполнены с живых экземпляров или с экземпляров в спирту камерой Canon EOS 60D на стереомикроскопе ЛОМО МСП-2. В дальнейшем, послойные изображения сшиты с использованием программы Helicon Focus.

Весь обсуждаемый материал хранится в Зоологическом институте РАН (г. Санкт-Петербург).

28.II и 7.III.2017). Болото 2, биотоп *S. cuspidatum*, выведения из субстрата, собранного 23.II.2017: 56 имаго (с 15 ассоциированными экзувиями куколок) выведены с 26.IV по 17.VII.2017. Болото 3, биотоп *S. cuspidatum*, 4.XI.2015: 167 личинок, 1 куколка. Болото 3, биотоп *S. cuspidatum*, 3.III.2017: 19 личинок. Болото 3, биотоп *S. cuspidatum*, выведения из субстрата, собранного 23.II.2017: 1 самец, 1 самка выведены 22.V.2017. Болото 3, биотоп *S. magellanicum*, 4.XI.2015: 4 личинки. Болото 3, биотоп *S. magellanicum*, 3.III.2017: 5 личинок.

Таким образом, личинки и куколки *Parochlus* многочисленны в биотопе *S. cuspidatum* в болотах 2 и 3; личинки единично встречены в биотопе *S. magellanicum* болота 3. Вид не отмечен для болота 1.



Рис. 6. *Parochlus patagonicus*, личинка последнего возраста. Фото: А.А. Пржиборо.

Fig. 6. *Parochlus patagonicus*, last instar larva. Photo: A.A. Przhiboro.



Рис. 7. *Parochlus patagonicus*, куколка самки. Фото: А.А. Пржиборо.

Fig. 7. *Parochlus patagonicus*, female pupa. Photo: A.A. Przhiboro.



Рис. 8. *Parochlus patagonicus*, экзувий куколки самки (9-й сегмент брюшка, правая часть). Фото: А.А. Пржиборо.

Fig. 8. *Parochlus patagonicus*, exuviae of female pupa (abdominal segment IX, right part). Photo: A.A. Przhiboro.



Рис. 9. *Parochlus patagonicus*, имаго самец.
Фото: А.А. Пржиборо.

Fig. 9. *Parochlus patagonicus*, adult male.
Photo: A.A. Przhiboro.

***Neoplasta* sp.** (рис. 11–14).

Все выведенные имаго *Neoplasta* в нашем материале – самки, имеющие однотипный облик и сходную окраску (рис. 14). Видовые определения возможны только по самцам [Collin, 1931; Câmara, Rafael, 2016], которые имеются в сборах имаго с этих же болот и будут изучены в дальнейшем.

Изученный материал: Болото 1, биотоп *S. magellanicum*, 12.XI.2015: 1 куколка. Болото 1, биотоп *S. magellanicum*, 23.II.2017: 1 личинка. Болото 2, биотоп *S. magellanicum*, 12.XI.2015: 1 личинка. Болото 2, биотоп *S. cuspidatum*, 10–12.XI.2015: 22 личинки, 5 куколок (3 самки имаго выведены 18.XI.2015). Болото 2, биотоп *S. cuspidatum*, 23.II.2017: 2 личинки. Болото 3, биотоп *S. magellanicum*, 4.XI.2015: 2 личинки. Болото 3, биотоп *S. magellanicum*, 3.III.2017: 5 личинок, 1 куколка. Болото 3, биотоп *S. cuspidatum*, 4.XI.2015: 6 личинок, 2 куколки (1 самка имаго выведена 25.XI.2015).

Таким образом, личинки *Neoplasta* встречаются на всех пяти участках всех трёх болот; на четырёх участках встречаются куколки.

Личинки и куколки *Parochlus* и *Neoplasta* регулярно встречались в пробах в оба периода проведения сборов и присутствуют почти на всех изученных участках, в обоих биотопах. В биотопе *S. cuspidatum* (болота 2 и 3) личинки



Рис. 10. *Parochlus patagonicus*, гипопигий самца.
Фото: А.А. Пржиборо.

Fig. 10. *Parochlus patagonicus*, male hypopygium.
Photo: A.A. Przhiboro.

обоих видов встречаются более чем в половине количественных проб. В пробах встречаются личинки *Parochlus* и *Neoplasta* различных размерно-возрастных групп. В лабораторных условиях эти личинки в течение многих месяцев живут в сфагновых субстратах и нормально заканчивают развитие. На изучаемых участках болот и вблизи них отсутствуют водотоки, откуда личинки и куколки могли бы быть занесены в сфагновые биотопы. Все это, на наш взгляд, исключает возможность ошибок, связанных с заносом личинок или куколок из других биотопов, и позволяет считать, что *Parochlus patagonicus* и *Neoplasta* sp. являются постоянными обычными или массовыми обитателями изучаемых болот.

Род *Parochlus* Enderlein, 1912 (Chironomidae: Podonominae), включающий около 50 видов, широко распространен в Южном Полушарии (Южная Америка, юг Африки, Австралия, Новая Зеландия, острова Южного Океана), но виды рода встречаются преимущественно в умеренной зоне и горных районах [Brundin, 1966; Ashe, O'Connor, 2009]. Один вид – *P. kiefferi* (Garrett, 1925) – широко распространен в Северном Полушарии, он встречается на севере и в горных районах Палеарктики и Неарктики. Личинки и куколки абсолютного большинства видов *Parochlus* известны только из водотоков, преимущественно из холодных и быстрых рек и

ручьев [Brundin, 1966]. Три вида – *P. montivagus* Brundin, 1966, *P. nigrinus peruvianus* Brundin, 1966 и *P. steineni* (Gercke, 1889), в дополнение к водотокам, отмечались как обитатели прибрежной зоны высокоширотных и горных озёр, а также луж по берегам таких озёр [Brundin, 1966, 1970; Convey, Block, 1996].

Вид *P. patagonicus* относится к группе видов *araucanus*, которая широко распространена на юге Южного Полушария и также включает голарктический вид *P. kiefferi* [Brun-

din, 1966; Cranston et al., 2010]. Вид *P. patagonicus* был описан по единственному экземпляру из реки Рио Ниреко (Барилоче, Аргентина) [Brundin, 1966], и не удалось найти какие-либо последующие указания этого вида. Наиболее близко родственные к *P. patagonicus* виды – *P. aotearoae* Brundin, 1966 и *P. spinosus* Brundin, 1966 – описаны из рек и ручьев в Новой Зеландии [Brundin, 1966]. Облик имаго, куколки и личинки *P. patagonicus* типичен для рода *Parochlus* (рис. 6, 7, 9).



Рис. 11. *Neoplasta* sp., личинка (вид сверху и сбоку). Фото: А.А. Пржиборо.

Fig. 11. *Neoplasta* sp., larva (dorsolateral view). Photo: A.A. Przhiboro.



Рис. 12. *Neoplasta* sp., личинка (вид сверху). Фото: А.А. Пржиборо.

Fig. 12. *Neoplasta* sp., larva (dorsal view). Photo: A.A. Przhiboro.



Рис. 13. *Neoplasta* sp., экзувий куколки самки. Фото: А.А. Пржиборо.

Fig. 13. *Neoplasta* sp., exuviae of female pupa. Photo: A.A. Przhiboro.



Рис. 14. *Neoplasta* sp., имаго самка. Фото: А.А. Пржиборо.

Fig. 14. *Neoplasta* sp., adult female. Photo: A.A. Przhiboro.

Подсемейство Podonominae включает 15 современных родов [Ashe, O'Connor, 2009]; личинки большинства из них известны только как обитатели холодных водотоков [Brundin, 1966; Макаrenchенко, 1985 (Makarchenko, 1985); Sæther, Andersen, 2013; etc.]. Исключения из этого правила немногочисленны: это личинки наиболее архаичных родов *Afrochilus* Freeman, 1964, *Archaeochilus* Brundin, 1966 и *Austrochilus* Cranston, 2002, развивающиеся в гигропетрической зоне преимущественно или исключительно временных водотоков [Cranston et al., 1987; Cranston, Edward, 1998; Cranston et al., 2002], личинки рода *Trichotanyptus* Kieffer, 1906, обитающие, кроме водотоков, в прибрежной зоне тундровых и горных озёр [Макаrenchенко, 1985 (Makarchenko, 1985); Зеленцов, Шилова, 1996

(Zelentsov, Shilova, 1996) и др.], и, наконец, личинки рода *Lasiodiamesa* Kieffer, 1924, которые являются специализированными обитателями водных биотопов сфагновых болот [Wrubleski, 1987; Moller Pillot, 2013].

Условия обитания личинок *Lasiodiamesa* достаточно близки к тому, что наблюдалось нами для *P. patagonicus*; однако, род *Lasiodiamesa*, распространенный только в Голарктике, не является близкородственным к роду *Parochlus* [Cranston et al., 2010], поэтому очевидно, что переход представителей этих родов к обитанию в сфагновых биотопах произошел независимо. Кроме того, Тинеманн [цит. по Brundin, 1966] указывает на эвритопность широко распространенного вида *Lasiodiamesa sphagnicola* (Kieffer, 1925) в шведской Лапландии. Отмеча-

ется, что в отличие от центральной Европы, личинки *L. sphagnicola* живут в Лапландии не только в гумифицированных стоячих водоёмах сфагновых болот, но также в олигогумозных озёрах, лужах, ручьях и родниках [Brundin, 1966].

Род *Neoplasta* Coquillett, 1895 (Empididae: Hemerodromiinae), включающий около 40 видов, имеет неарктическое и неотропическое распространение [Yang et al., 2007; Plant, 2010; Câmara, Rafael, 2016]. Личинки *Neoplasta* пока известны лишь как обитатели холодных и быстрых водотоков [Courtney et al., 1996; Harkrider, 2000; Brammer et al., 2008]. Форма тела личинок *Neoplasta* из болот Патагонии (рис. 11–12) резко отличается от типичной для этого рода и для подсемейства Hemerodromiinae в целом: она не цилиндрическая в сечении, а уплощенная и значительно менее удлинённая; ложноножки брюшных сегментов короткие и малозаметные. По-видимому, необычная форма тела является адаптацией для обитания в полуводных субстратах.

Подсемейство Hemerodromiinae включает 15 родов [Yang et al., 2007]. Обитание личинок в водотоках, включая гигропетрическую зону, характерно для подавляющего большинства видов Hemerodromiinae, для которых известна биология личинок [Vaillant, 1978; Courtney et al., 1996; Wagner, 1997; Niesiolowski, 2003; Brammer et al., 2008; Ivkovic et al., 2013; etc.]. Личинки неплавающие, ползают по дну и водной растительности. В отличие от подавляющего большинства короткоусых двукрылых, личинки которых развиваются в воде, окукливание Hemerodromiinae происходит не по урезу воды, а под водой в биотопе развития личинок [Brammer et al., 2008; Пржиборо, неопубл.].

Отклонения от реофильного образа жизни среди Hemerodromiinae немногочисленны: это личинки некоторых видов рода *Hemerodromia* Meigen, 1822, которые достоверно известны как обитатели мелководной части литорали озёр, в первую очередь – северных олиготрофных озёр [Przhiboro, 1999; Przhiboro, Shamshev, 2007], и личинки рода *Phyllodromia* Zetterstedt, 1837, которые являются специализированными полуводными формами, проходящими развитие не на дне водоёмов, а во влажной почве и сходных субстратах [Trehen, 1971].

Род *Phyllodromia* имеет широкое распространение, но неизвестен из Неотропической области [Yang et al., 2007]. Форма тела личинок европейского вида *Phyllodromia melanocephala* (Fabricius, 1794) [Trehen, 1971] в значительной степени напоминает форму тела личинок *Neoplasta* из болот Патагонии. Эти два рода принад-

лежат к различным трибам подсемейства Hemerodromiinae (Chelipodini и Hemerodromiini соответственно), поэтому вероятно конвергентное сходство личинок в связи с переходом к полуводному образу жизни.

Необходимо отметить, что *Neoplasta* – единственный представитель семейства Empididae, а *Parochlus* – единственный представитель подсемейства Podonominae (Chironomidae), найденный в изученных болотах Патагонии. При исследовании двух сфагновых болот в пределах Северо-Запада России [подробнее см.: Пржиборо и др., 2016 (Przhiboro et al., 2016a); Przhiboro et al., 2016b] и трёх сфагновых болот Кавказа в пределах Северной и Южной Осетии (Тарское болото, болото Кубус и болото на берегу оз. Эрцо; Пржиборо, неопубликованные данные) была использована та же схема работ и изучены сходные типы биотопов. Однако, при этом не были найдены какие-либо представители Podonominae и «водных» подсемейств Empididae. Какие-либо литературные данные о присутствии этих групп в болотах (за исключением родов *Lasiodiamesa* и *Phyllodromia*) также не найдены.

Для некоторых групп двукрылых, личинки которых приурочены преимущественно к водотокам, известен переход к обитанию в прибрежной зоне северных и горных озёр и в мелких стоячих водоёмах тундровой зоны Палеарктики. Это явление известно, в частности, для представителей Tipulidae (*Arctotipula* Alexander, 1934) [Hofsvang, 1979; Ланцов, Чернов, 1987 (Lantsov, Chernov, 1987)], Pediciidae (*Dicranota* Zetterstedt, 1838), Empididae (*Hemerodromia*) и Tabanidae (*Chrysops* Meigen, 1803) [Przhiboro, 1999]. В прибрежной зоне холодных, богатых кислородом олиготрофных северных озёр и мелких стоячих водоёмов тундры (лужи, мочажины) кислородный режим оказывается пригоден для обитания этих личинок.

Однако, сфагновые болотные биотопы высокоспецифичны по ряду условий (pH, состав и структура субстрата и т.д.), и, на наш взгляд, по условиям они гораздо сильнее отличаются от водотоков, чем литораль олиготрофных озёр. Изученные нами биотопы с доминированием *Sphagnum cuspidatum* и *S. magellanicum* – это сфагновые подушки или дернины с различным уровнем обводнённости, то есть, по существу, полуводные мезобиотопы. Присутствие личинок и куколок *Parochlus* и *Neoplasta* в слабо обводнённом биотопе *S. magellanicum*, в котором по численности и биомассе преобладает не водная, а скорее наземная и почвенная фауна (Enchytraeidae, личинки Elateridae, Сосцинея), свидетельствует о некоторой эвригиг-

ричности этих форм и об их способности проходить развитие за пределами водных мезобиотопов.

Анализируя видовой состав «водных» насекомых для болот Канады, Дэнкс и Розенберг [Danks, Rosenberg, 1987] указывают, что в составе фауны преобладают «генералисты», то есть эвритопные формы, способные обитать, в частности, в болотных биотопах, и кроме того, небольшим числом видов представлены «спе-

циалисты», то есть стенотопные болотные виды – тирфофилы или тирфобионты. Вероятно, *Parochlus patagonicus* принадлежит к числу эвритопных форм, обитающих как в реках [Brundin, 1966], так и в болотных биотопах (наши данные). В то же время, морфологические особенности личинок *Neoplasta* sp. позволяют предположить, что это специализированная полуводная форма, относящаяся к тирфофилам или тирфобионтам.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен Ю.А. Дунаевой (ЗИН РАН), Р.В. Латынцеву (ТюмГУ), А.А. Прокину и Д.А. Филиппову (ИБВВ РАН) за неоценимую помощь в организации и проведении полевых работ, Д.А. Филиппову также за помощь при подготовке описаний болот, И.В. Шамшеву за предоставление копий работ по роду *Neoplasta*, недоступных автору. Полевые работы А.А. Пржиборо были поддержаны грантом РНФ (проект № 14-14-011340); обработка материала выполнена при поддержке гранта РФФИ (проект № 15-04-00732).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зеленцов Н.И., Шилова А.И. Фауна хирономид (Diptera, Chironomidae) Усть-Ленского государственного заповедника // Биология внутренних вод. 1996. № 1. С. 54–61.
- Ланцов В.И., Чернов Ю.И. Типулоидные двукрылые в тундровой зоне. М.: Наука, 1987. 174 с.
- Макарченко Е.А. Хирономиды Дальнего Востока СССР. Подсемейства Podonominae, Diamesinae и Prodiamesinae (Diptera, Chironomidae). Владивосток, 1985. 200 с.
- Пржиборо А.А., Прокин А.А., Филиппов Д.А. Сообщества макробеспозвоночных болотных биоплярно-распространённых видов *Sphagnum* как модельный объект для изучения роли исторических и экологических факторов в эволюции сообществ: предварительные результаты сравнительного исследования болот Северо-Запада России и юга Чили // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран: Материалы VI Всероссийского симп. (с междунар. участием) по амфибиотическим и водным насекомым, посвящ. памяти известного российского учёного-энтомолога Л.И. Жильцовой. Владикавказ: Изд-во СОГУ, 2016а. С. 104–108.
- Филиппов Д.А., Прокин А.А., Пржиборо А.А. Методы и методики гидробиологического исследования болот: учебное пособие. Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та, 2017. 207 с.
- Ashe P., O'Connor J.P. A world catalogue of Chironomidae (Diptera). Part 1. Buchonomyiinae, Chilenomyiinae, Podonominae, Aphroteniinae, Tanypodinae, Usambaromyiinae, Diamesinae, Prodiamesinae and Telmatogetoninae. The Irish Biogeographical Society, 2009. 445 p.
- Brammer C.A., Harkrider J.R., Macdonald J.F. Differentiation of larvae and pupae of aquatic genera of Nearctic Hemerodromiinae (Diptera: Empididae) // Zootaxa. 2009. Vol. 2069. P. 59–68.
- Brundin L. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges with a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the Austral Hertagyiinae. Kungliga Svenska Vetenskapsakademien Handlingar, Fjärde Serien. 1966. Vol. 11, № 1. P. 1–472.
- Brundin L. Diptera: Chironomidae of South Georgia // Pacific Insect Monograph. 1970. Vol. 23. P. 276.
- Câmara J.T., Rafael J.A. *Neoplasta* Coquillett (Diptera: Empididae: Hemerodromiinae) from Brazil: new species and male description of *N. fortiseta* Smith // Zootaxa. 2016. Vol. 4084, № 2. P. 218–232.
- Collin J.E. Empididae // Diptera of Patagonia and South Chile based mainly on material in the British Museum (Natural History). Part IV. London: British Museum (Natural History) and Oxford University Press, 1933. 8+334 p.
- Convey P., Block W. Antarctic Diptera: ecology, physiology and distribution // European Journal of Entomology. 1996. Vol. 93. P. 1–13.
- Courtney G.W., Merritt R.W., Cummins K.W., Foote B.A., Webb D.W. Table 22B. Summary of ecological and distributional data for larval aquatic Diptera // Merritt R.W., Cummins K.W. (eds.). An introduction to the aquatic insects of North America. Third edition. Dubuque, Iowa: Kendall/Hunt Publishing Company, 1996. P. 537–548.
- Cranston P.S., Edward D.H.D. *Afrochilus* Freeman – an African gondwanan midge, and the phylogeny of the Podonominae (Diptera; Chironomidae) // Systematic Entomology. 1998. Vol. 23. P. 77–90.
- Cranston P.S., Edward D.H.D., Colless D.H. *Archaeochilus* Brundin: a midge out of time (Diptera: Chironomidae) // Systematic Entomology. 1987. Vol. 12. P. 313–334.
- Cranston P.S., Edward D.H.D., Cook L.G. New status, species, distribution records and phylogeny for Australian mandibulate Chironomidae (Diptera) // Australian Journal of Entomology. 2002. Vol. 41. P. 357–366.
- Cranston P.S., Hardy N.B., Morse G.E., Puslednik L., McCluen S.R. When molecules and morphology concur: the “Gondwanan” midges (Diptera: Chironomidae) // Systematic Entomology. 2010. Vol. 35. P. 636–648.

- Danks H.V., Rosenberg D.M. Aquatic insects of peatlands and marshes in Canada: synthesis of information and identification of needs for research // Rosenberg D.M., Danks H.V. (eds.). Aquatic insects of peatlands and marshes in Canada. Memoirs of the Entomological Society of Canada. 1987. Vol. 140. P. 163–174.
- Harkrider J.R. Predation of *Neoplasta* Coquillett larvae (Diptera: Empididae) on larval midges in the genus *Rheotanytarsus* Bause (Diptera: Chironomidae) // Pan-Pacific Entomologist. 2000. Vol. 76. P. 176–183.
- Hofsvang T. The larvae of *Tipula* (*Arctotipula*) *salicetorum* Siebke, 1870 (Diptera: Tipulidae) // Entomologica Scandinavica. 1979. Vol. 10. P. 238–240.
- Ivković M., Gračan R., Horvat B. Croatian aquatic dance flies (Diptera: Empididae: Clinocerinae and Hemerodromiinae): species diversity, distribution and relationship to surrounding countries // Zootaxa. 2013. Vol. 3686, № 2. P. 255–276.
- Moller Pillot H.K.M. Chironomidae larvae III – biology and ecology of the aquatic Orthoclaadiinae. Zeist: KNNV Publishing, 2013. 312 p.
- Niesiołowski S. Empididae aquatica wodne wujkowate (Insecta: Diptera) // Fauna Poloniae. 1992. Vol. 14. P. 1–128.
- Plant A.R. Hemerodromiinae (Diptera: Empididae): a tentative phylogeny and biogeographical discussion // Systematic Entomology. 2010. Vol. 36. P. 83–103.
- Przhiboro A.A. The quantitative characteristics of Diptera (Insecta) of the shallow littoral zone of small lakes in North Karelia // Trudy Zoologicheskogo Instituta Rossijskoj Akademii Nauk. 1999. Vol. 281. P. 129–134.
- Przhiboro A.A., Prokin A.A., Philippov D.A. Communities of macroinvertebrates in habitats of bipolar-distributed *Sphagnum* species as a model to evaluate the relationships of historical and ecological factors in the evolution of communities: a preliminary comparison of bogs in European Russia and Southern Chile // Proceedings of the VI International Field Symposium «Biology of *Sphagnum*» (Saint Petersburg; Khanty-Mansiysk, July 28 – August 11, 2016). Tomsk: Publ. House of Tomsk State Univ., 2016b. P. 59–62.
- Przhiboro A.A., Shamshev I.V. Dance flies from the shore zone of Lake Krivoe, Northern Karelia (Diptera: Empididae, Hybotidae) // Zoosystematica Rossica. 2007. Vol. 15, № 2. P. 333–334.
- Sæther O.A., Andersen T. The larvae of Podonominae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic Region – Keys and diagnoses // Andersen T., Cranston P.S., Epler J.H. (Sci. eds). The larvae of Chironomidae (Diptera) of the Holarctic Region – Keys and diagnoses. Insect Systematics & Evolution. 2013. Suppl. 66. P. 29–38.
- Trehen P. Recherches sur les Empidides a larves edaphiques. These présentée devant l'Université de Rennes U. E. R. des sciences biologiques pour obtenir le grade de docteur es-sciences naturelles. Université de Rennes, 1971. 5+280 s.
- Vaillant F. Empididae // Illies J. (ed.). Limnofauna Europaea. Second edition. Stuttgart, New York, Amsterdam: Gustav Fischer Verlag, Swets & Zeitlinger B.V., 1978. P. 465–469.
- Wagner R. Diptera Empididae, dance flies // Nilsson A. (ed.). The aquatic insects of North Europe. Vol. 2. Stenstrup: Apollo Books, 1997. P. 333–344.
- Wrubleski D.A. Chironomidae (Diptera) of peatlands and marshes in Canada // Rosenberg D.M., Danks H.V. (eds.). Aquatic insects of peatlands and marshes in Canada. Memoirs of the Entomological Society of Canada. 1987. Vol. 140. P. 141–161.
- Yang D., Zhang K., Yao G., Zhang J. World catalog of Empididae (Insecta: Diptera). Beijing: China Agricultural University Press, 2007. 599 p.

REFERENCES

- Ashe P., O'Connor J.P. 2009. A world catalogue of Chironomidae (Diptera). Part 1. Buchonomyiinae, Chilenomyiinae, Podonominae, Aphroteniinae, Tanypodinae, Usambaromyiinae, Diamesinae, Prodiamesinae and Telmatogetoninae. The Irish Biogeographical Society. 445 p.
- Brammer C.A., Harkrider J.R., Macdonald J.F. 2009. Differentiation of larvae and pupae of aquatic genera of Nearctic Hemerodromiinae (Diptera: Empididae) // Zootaxa. Vol. 2069. P. 59–68.
- Brundin L. 1966. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges with a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the Austral Hertagyiinae. Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Fjärde Serien. Vol. 11, № 1. P. 1–472.
- Brundin L. 1970. Diptera: Chironomidae of South Georgia // Pacific Insect Monograph. Vol. 23. P. 276.
- Câmara J.T., Rafael J.A. 2016. *Neoplasta* Coquillett (Diptera: Empididae: Hemerodromiinae) from Brazil: new species and male description of *N. fortiseta* Smith // Zootaxa. Vol. 4084, № 2. P. 218–232.
- Collin J.E. 1933. Empididae // Diptera of Patagonia and South Chile based mainly on material in the British Museum (Natural History). Part IV. London: British Museum (Natural History) and Oxford University Press. 8+334 p.
- Convey P., Block W. 1996. Antarctic Diptera: ecology, physiology and distribution // European Journal of Entomology. Vol. 93. P. 1–13.
- Courtney G.W., Merritt R.W., Cummins K.W., Foote B.A., Webb D.W. 1996. Table 22B. Summary of ecological and distributional data for larval aquatic Diptera // Merritt R.W., Cummins K.W. (eds.). An introduction to the aquatic insects of North America. Third edition. Dubuque, Iowa: Kendall/Hunt Publishing Company. P. 537–548.
- Cranston P.S., Edward D.H.D. *Afrochilus* Freeman – an African gondwanan midge, and the phylogeny of the Podonominae (Diptera; Chironomidae) // Systematic Entomology. 1998. Vol. 23. P. 77–90.
- Cranston P.S., Edward D.H.D., Colless D.H. 1987. *Archaeochilus* Brundin: a midge out of time (Diptera: Chironomidae) // Systematic Entomology. Vol. 12. P. 313–334.

- Cranston P.S., Edward D.H.D., Cook L.G. 2002. New status, species, distribution records and phylogeny for Australian mandibulate Chironomidae (Diptera) // Australian Journal of Entomology. Vol. 41. P. 357–366.
- Cranston P.S., Hardy N.B., Morse G.E., Puslednik L., McCluen S.R. 2010. When molecules and morphology concur: the “Gondwanan” midges (Diptera: Chironomidae) // Systematic Entomology. Vol. 35. P. 636–648.
- Danks H.V., Rosenberg D.M. 1987. Aquatic insects of peatlands and marshes in Canada: synthesis of information and identification of needs for research // Rosenberg D.M., Danks H.V. (eds.). Aquatic insects of peatlands and marshes in Canada. Memoirs of the Entomological Society of Canada. Vol. 140. P. 163–174.
- Harkrider J.R. 2000. Predation of *Neoplasta* Coquillett larvae (Diptera: Empididae) on larval midges in the genus *Rheotanytarsus* Bause (Diptera: Chironomidae) // Pan-Pacific Entomologist. Vol. 76. P. 176–183.
- Hofsvang T. 1979. The larvae of *Tipula* (*Arctotipula*) *salicetorum* Siebke, 1870 (Diptera: Tipulidae) // Entomologica Scandinavica. Vol. 10. P. 238–240.
- Ivković M., Gračan R., Horvat B. 2013. Croatian aquatic dance flies (Diptera: Empididae: Clinocerinae and Hemerodromiinae): species diversity, distribution and relationship to surrounding countries // Zootaxa. Vol. 3686, № 2. P. 255–276.
- Lantsov V.I., Chernov Yu.I. 1987. Tipuloidnye dvukrylye v tundrovoy zone [Tipuloid Diptera in the tundra zone]. Moskva: Nauka. 174 s. [In Russian]
- Makarchenko E.A. 1985. Khironomidy Dal'nego Vostoka SSSR. Podsemejstva Podonominae, Diamesinae i Prodiamesinae (Diptera, Chironomidae) [Chironomids of the Far East of the USSR. The subfamilies Podonominae, Diamesinae and Prodiamesinae (Diptera, Chironomidae)]. Vladivostok. 200 s. [In Russian]
- Moller Pillot H.K.M. 2013. Chironomidae larvae III – biology and ecology of the aquatic Orthocladinae. Zeist: KNNV Publishing. 312 p.
- Niesiolowski S. 1992. Empididae aquatica wodne wujkowate (Insecta: Diptera) // Fauna Poloniae. Vol. 14. P. 1–128. [In Polish]
- Philippov D.A., Prokin A.A., Przhiboro A.A. 2017. Metody i metodiki gidrobiologicheskogo issledovaniya bolot: uchebnoe posobie. [Methods and methodology of hydrobiological study of mires: tutorial]. Tyumen': Izd-vo Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. 207 s. [In Russian]
- Plant A.R. 2010. Hemerodromiinae (Diptera: Empididae): a tentative phylogeny and biogeographical discussion // Systematic Entomology. Vol. 36. P. 83–103.
- Przhiboro A.A. 1999. The quantitative characteristics of Diptera (Insecta) of the shallow littoral zone of small lakes in North Karelia // Trudy Zoologicheskogo Instituta Rossijskoj Akademii Nauk. Vol. 281. P. 129–134.
- Przhiboro A.A., Prokin A.A., Philippov D.A. 2016a. Soobschestva makrobepozvonochnykh bolotnykh bipolyarnoraspstrostrannennykh vidov *Sphagnum* kak model'nyj ob'yekt dlya izucheniya roli istoricheskikh i ekologicheskikh faktorov v evolyutsii soobschestv: predvaritel'nyye rezul'taty sravnitel'nogo issledovaniya bolot Severo-Zapada Rossii i yuga Chili [Communities of macroinvertebrates in habitats of bipolar-distributed *Sphagnum* species as a model object to study the role of historical and ecological factors in the evolution of communities: a preliminary comparison of bogs in Northwestern Russia and Southern Chile] // Problemy vodnoj entomologii Rossii i sopredel'nykh stran: Materialy VI Vserossiyskogo simposiuma (s mezhdunarodnym uchastiyem) po amfibioticheskim i vodnym nasekomym, posvyaschyonnom pamyati izvestnogo rossijskogo uchyonogo-entomologa L.I. Zhil'tsovoy. Vladikavkaz: Izd-vo SOGU. S. 104–108. [In Russian]
- Przhiboro A.A., Prokin A.A., Philippov D.A. 2016b. Communities of macroinvertebrates in habitats of bipolar-distributed *Sphagnum* species as a model to evaluate the relationships of historical and ecological factors in the evolution of communities: a preliminary comparison of bogs in European Russia and Southern Chile // Proceedings of the VI International Field Symposium «Biology of *Sphagnum*» (Saint Petersburg; Khanty-Mansiysk, July 28 – August 11, 2016). Tomsk: Publ. House of Tomsk State Univ. P. 59–62.
- Przhiboro A.A., Shamshev I.V. 2007. Dance flies from the shore zone of Lake Krivoe, Northern Karelia (Diptera: Empididae, Hybotidae) // Zoosystematica Rossica. Vol. 15, № 2. P. 333–334.
- Sæther O.A., Andersen T. 2013. The larvae of Podonominae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic Region – Keys and diagnoses // Andersen T., Cranston P.S., Epler J.H. (Sci. eds). The larvae of Chironomidae (Diptera) of the Holarctic Region – Keys and diagnoses. Insect Systematics & Evolution. Suppl. 66. P. 29–38.
- Trehen P. 1971. Recherches sur les Empidides a larves edaphiques. These présentée devant l'Université de Rennes U. E. R. des sciences biologiques pour obtenir le grade de docteur es-sciences naturelles. Université de Rennes. 5+280 s. [In French]
- Vaillant F. 1978. Empididae // Illies J. (ed.). Limnofauna Europaea. Second edition. Stuttgart, New York, Amsterdam: Gustav Fischer Verlag, Swets & Zeitlinger B.V. P. 465–469.
- Wagner R. 1997. Diptera Empididae, dance flies // Nilsson A. (ed.). The aquatic insects of North Europe. Vol. 2. Stenstrup: Apollo Books. P. 333–344.
- Wrubleski D.A. 1987. Chironomidae (Diptera) of peatlands and marshes in Canada // Rosenberg D.M., Danks H.V. (eds.). Aquatic insects of peatlands and marshes in Canada. Memoirs of the Entomological Society of Canada. Vol. 140. P. 141–161.
- Yang D., Zhang K., Yao G., Zhang J. 2007. World catalog of Empididae (Insecta: Diptera). Beijing: China Agricultural University Press. 599 p.

Zelentsov N.I., Shilova A.I. 1996. Fauna khironomid (Diptera, Chironomidae) Ust'-Lenskogo gosudarstvennogo zapovednika [Fauna of Chironomidae (Diptera) of the Ust'-Lenskiy state nature reserve] // *Biologiya vnutrennikh vod*. № 1. S. 54-61. [In Russian]

**DIPTERA (INSECTA) OF RHEOPHILOUS ORIGIN
AS UNUSUAL FAUNAL ELEMENTS
IN *SPHAGNUM* BOGS OF SOUTHERN CHILE**

A. A. Przhiboro

*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences
Saint Petersburg, 199034, Russia, e-mail: dipteran@mail.ru*

The larvae and pupae of two dipteran species, *Parochlus patagonicus* (Chironomidae: Podonominae) and *Neoplasta* sp. (Empididae: Hemerodromiinae), are among the common or abundant inhabitants in the wet *Sphagnum cuspidatum* habitat in two bogs of southern Patagonia (Chile); they occur also in the drier *Sphagnum magellanicum* habitat of the same bogs. Previously, larvae in the genera *Parochlus* and *Neoplasta* were known to live mostly in cold running waters and apparently were not recorded from standing or semiaquatic habitats of bogs. The larvae of other genera in both subfamilies are confined mostly to cold running waters. Hence, in the conditions of low temperatures and depleted fauna, some taxa of predominantly rheophilous insects successfully colonized aquatic and semiaquatic habitats of bogs without any running water.

Keywords: Diptera, Chironomidae, Empididae, Podonominae, Hemerodromiinae, *Parochlus*, *Neoplasta*, *Sphagnum*, bog, Patagonia

ВОДНЫЕ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫЕ ТЕРРАСНЫХ И ВОДОРАЗДЕЛЬНЫХ БОЛОТ СРЕДНЕРУССКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

А. А. Прокин^{1,2}

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: prokina@mail.ru

²Воронежский государственный университет
394018 г. Воронеж, Университетская пл., д. 1

В работе представлены результаты исследования водных макробеспозвоночных восемнадцати болот Среднерусской лесостепи. Выявлены характерные особенности фауны: 1) наибольшее видовое богатство в классе Insecta, с доминированием двукрылых и жесткокрылых; 2) значительная доля полуводных и гигрофильных видов; 3) преобладание брюхоногих среди моллюсков; 4) низкое разнообразие мшанок, ракообразных, поденок, веснянок, клопов и ручейников. Максимальным видовым разнообразием, по сравнению с сообществами зоофитоса и торфа сфагновых ассоциаций, отличается макрозообентос. По мере увеличения сукцессионной зрелости болот разнообразие макрозообентоса снижается. В долготном отношении преобладают транспалеаркты и европейские виды, в широтном – ограниченные в своем распространении бореальным поясом. По мере сукцессионного развития болот возрастает доля видов, широко распространенных в долготном аспекте, и бореальных – в широтном. Описана экологическая, информационная и трофическая структура сообществ. Более четко сукцессионные тенденции в изменении информационной и трофической структуры сообществ макрозообентоса проявляются в относительно стабильных условиях Усманского бора, по сравнению с болотами остепненного Зоринского участка Центрально-Черноземного заповедника.

Ключевые слова: болота, болотные водоёмы, макробеспозвоночные, макрозообентос, зоофитос, Среднерусская лесостепь.

ВВЕДЕНИЕ

Среднерусская лесостепь расположена в южной половине Русской равнины, в верховьях рек Дона, Оки и левых притоков р. Днепра и представляет собой лесостепную часть Центрально-Черноземных областей России – Орловской, Липецкой, Тамбовской, Воронежской, Курской и Белгородской. Среднерусская лесостепь включает три лесостепных провинции – Среднерусской возвышенности, Окско-Донской низменности, Приволжской возвышенности [Мильков, 1961 (Mil'kov, 1961); Дроздов, 1978 (Drozdov, 1978)].

Лесостепная зона России по районированию на основе особенностей болот Н.Я. Кац [1948 (Kats, 1948)] относится к болотной зоне тростниковых и крупноосоковых болот (причем исследуемая территория выделяется в Верхне-Донскую провинцию тростниковых и крупноосоковых болот); по районированию М.С. Боч, В.В. Мазинга [1979 (Botch, Mazing, 1979)] – к зоне низинных осоковых и тростниковых болот, в которой европейская часть выделяется в особую Среднерусскую провинцию.

В монографии Н.Я. Каца [1971 (Kats, 1971)] исследуемая территория входит в состав Провинции евтрофных болот русской лесостепи, степи и пустыни; в составе которой – в Верхнедонскую провинцию лесостепи, тростниковых и крупноосоковых болот [в провинцию входят: Среднерусская возвышенность (Орловская и Курская области), Окско-Донская

низменность (Тамбовская, Липецкая, частью Пензенская и Воронежская области)].

Верхнедонская провинция включает первый и второй болотные районы (Среднерусской возвышенности и Окско-Донской низменности), выделенные Н.И. Пьявченко [1958 (Pyavchenko, 1958)], и запад Приволжской возвышенности. Заторфованность провинции всего от 0.1 до 0.2% частично объясняется дефицитом влажности.

Ботанико-географическому районированию болот Центрального Черноземья посвящена работа К.Ф. Хмелева [1975 (Khmelev, 1975)], в которой на основе изучения растительного покрова и стратиграфии болот выделены торфяно-болотные округа: 1) Торфяно-болотный округ Среднерусской возвышенности; 2) Торфяно-болотный округ Окско-Донской равнины; 3) Торфяно-болотный округ западных склонов Приволжской возвышенности. Первый делится на три торфяно-болотных района – Орловско-Хотынецкий, Курско-Обоянский, Окско-Донской. Второй делится также на три торфяно-болотных района: Липецко-Тамбовский, Аннинско-Воронежский, Боброво-Новохоперский. В третьем округе выделен лишь Кирсановский район [Хмелев, 1975 (Khmelev, 1975)].

Изученные нами болота относятся к Курско-Обоянскому району Торфяно-болотного округа Среднерусской возвышенности (Зорин-

ские болота, болота Белгородской области); Липецко-Тамбовскому (болота Липецкой области) и Аннинско-Воронежскому (болота Усманского бора) районам Торфяно-болотного округа Окско-Донской равнины.

Мы не принимаем во внимание нелепую попытку районирования болот Е.М. Волковой [2017 (Volkova, 2017)], в которой болота Усманского бора отнесены к Среднерусской возвышенности, что не только неверно, но и завышает оценку заторфованности территории этой возвышенности.

Цель работы заключалась в изучении состава и структуры сообществ водных макробеспозвоночных террасных и водораздельных болот различных сукцессионных стадий на территории Среднерусской лесостепи. Для её достижения были поставлены ряд задач:

– выявить таксономическую структуру, объём, зоогеографические и экологические особенности фауны;

– дать количественную характеристику зооценозов, отдельных систематических групп и массовых видов в водных подсистемах болот;

– проанализировать показатели информационной структуры донных зооценозов и их устойчивости;

– описать трофическую структуру сообществ макрозообентоса;

– определить особенности организации сообществ макрозообентоса в болотах открытых и лесных ландшафтов лесостепи.

Данная публикация представляет собой несколько переработанную версию автореферата кандидатской диссертации [Прокин, 2005 (Prokin, 2005)] и направлена на то, чтобы основные результаты исследования были доступны для широкого круга заинтересованных читателей.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для настоящей работы собирали в 1997–2004 гг. на 18 террасных и водораздельных болотах среднерусской лесостепи в пределах Липецкой, Воронежской, Курской и Белгородской областей России, из которых 10 (Добровские, Добринские, Клюквенное, Клюквенное-1, Зоринские, «Гора-Подол») внесены в перспективный список особо-охраняемых водно-болотных угодий Рамсарской конвенции [Krivenko, 2000].

Добровские болота расположены на надлуговой террасе р. Воронеж среди боровых лесов в окрестностях с. Преображенка. Бол. Карасевка имеет площадь 0.12 км² [Хмелев, 1970 (Khmelev, 1970)], мощность сфагнового слоя 200 см, общая мощность залежи 2.5 м [Камышев, 1972 (Kamyshev, 1972)]. Периферия занята осоково-пушицевым кочкарником, остальная часть – берёзово-сфагновой формацией, представленной берёзово-вахтово-сфагновой, ивово-сфагновой, берёзово-клюквенно-сфагновой и берёзово-пушицевой ассоциациями. Бол. Сосновка имеет площадь около 0.06 км², мощность сфагнового слоя торфа 1.75 м, общая мощность залежи – 2.0 м [Камышев, 1972 (Kamyshev, 1972)], рН воды=4.7 [Хмелев, 1970 (Khmelev, 1970)]. Растительность представлена сосново-сабельниково-сфагновой, сосново-осоково-сфагновой, сосново-клюквенно-сфагновой, сосново-вейниково-сфагновой, осоково-клюквенно-сфагновой, осоково-пушицево-сфагновой ассоциациями.

Бол. Клюквенное, площадью около 0.02 км², расположено на надпойменной террасе р. Матыра в сосновом бору в 2 км к северо-

востоку от с. Малей Грязинского района Липецкой области. Мощность сфагнового слоя торфа 5.1 м, общая мощность залежи – 6.75 м [Камышев, 1972 (Kamyshev, 1972)]. Преобладающие ассоциации: тростниково-сфагновая, берёзово-клюквенно-сфагновая, клюквенно-осоково-сфагновая. Бол. «Сошки» расположено в Грязинском районе Липецкой области, в 2 км севернее с. Сошки. Преобладают папоротниково-вахтово-сфагновая и рогозово-папоротниково-сфагновая ассоциации.

Болота Усманского бора исследовались на территории Воронежской области, преимущественно в окрестностях корд. Веневитиново и хут. Маклок. В ландшафтном отношении Усманский бор, площадью 610 км², включает участки пойменного, надпойменно-террасового и водораздельно-зандрового типов местности [Дроздов, Хмелев, 1983 (Drozdov, Khmelev, 1983)]. Бол. Клюквенное-1 имеет площадь ≈0.015 км², сплавинного типа. Характерны тростниково-сфагновая, вейниковая, тростниково-рогозово-кувшинковая ассоциации. Особенности гидрохимического режима: низкие значения рН при колебаниях сульфатов, высокое содержание железа, низкая жесткость, невысокое содержание растворённого кислорода, особенно в биоценозах сфагновой формации, высокие уровни БПК₅ и перманганатной окисляемости воды [Силина, Прокин, 2002 (Silina, Prokin, 2002)]. Бол. Клюквенное-2 имеет площадь ≈0.02 км². Сфагновый покров представлен пушицево-сфагновой, ивово-сфагновой, вахтово-сфагновой и берёзово-клюквенно-сфагновой ассоциациями. В воде отсутствует растворён-

ный кислород, на периферии $pH=6.44$, в центре – 5.70 [Животова, Коротева, 2002 (Zhivotova, Koroteyeva, 2002)]. Бол. Клюквенное-3 отделено невысоким возвышением от бол. Клюквенное-2, через которое проходит дренажная канава. В воде водоёма у дренажной канавы и сплавины в центре отсутствует растворённый кислород, значения БПК₅ высокие ($6.97–8.65$ мг/л), $pH=6.29–6.65$ [Животова, Коротева, 2002 (Zhivotova, Koroteyeva, 2002)]. На периферии преобладает осоково-сфагновая ассоциация, в центре – осоково-клюквенно-сфагновая. Бол. «Осоковое» расположено в небольшом междунном понижении, площадью около 0.005 км². Все болото покрыто крупным осоковым кочкарником, среди которого развиты сфагновые куртины и заросли вейника. Бол. «Синютино» расположено в Воронежском заповеднике близ д. Большая Приваловка, кочкарное осоковое, площадь 0.01 км².

Добринские болота расположены на водоразделе рек Плавутка и Чамлык в Добринском районе Липецкой области в окрестностях с. Среднее, среди сельскохозяйственных полей. Бол. Разрезное имеет площадь 0.0427 км² [Камышев, 1967 (Kamyshev, 1967)], сфагновый покров хорошо развит. Растительность представлена вейниково-сфагновой, берёзово-шейхцерицево-сфагновой, шейхцерицево-вахтово-сфагновой, клюквенно-сфагновой ассоциациями. Бол. Попово имеет площадь 0.0265 км² [Камышев, 1967 (Kamyshev, 1967)]. По краям развит ивовый пояс и пояс открытой воды. Центральная часть, заросшая берёзой пушистой и ивами, занята сфагновыми ассоциациями (берёзово-осоково-папоротниково-сфагновой, ивово-сабельниково-осоково-сфагновой, берёзово-вахтово-сфагновой, вахтово-сфагновой) и пространствами свободного от сфагнового покрова торфяника, зарастающего осоками и вахтой.

Зоринские болота находятся на Зоринском участке Центрально-Черноземного государственного заповедника, расположенном в Обоянском и Пристенском районах Курской области близ с. Зорино. Участок насчитывает 186 болот суффозионно-карстового происхождения, 40 из них – сфагновые, имеют индивидуальную нумерацию [Золотухин и др., 2001 (Zolotukhin et al., 2001)]. Бол. № 8: тростниково-сфагновое, 100×40 м; образование мочажин, возможно, связано с глубокими (более 1 м) выгораниями торфа. Бол. № 29: берёзово-тростниково-сфагновое, 150×80 м; в центре распространены сфагновые ассоциации (вахтово-сфагновая, ивово-сфагновая), на периферии – осоковый пояс. Бол. № 23: берёзово-

тростниково-сфагновое, диаметр ≈ 100 м, дренировано в конце XIX века.

Болота Белгородской области. Бол. «Замостье» расположено в д. Замостье, площадь ≈ 0.03 км², разнотравно-моховое, с небольшой площадью сфагновой ассоциации в центре. Бол. «Гора-Подол», площадь ≈ 0.015 км², расположено в глубокой западине на высокой правобережной террасе р. Ворскла в дубраве у с. Гора-Подол. Представляет собой выработанный торфяной карьер с глинистым дном, глубиной более 2 м, с затишной стороны сохранился участок сфагнового покрова. Бол. «Корноуховка» – травяное, площадь ≈ 0.075 км², расположено на песчаной надпойменной террасе р. Северский Донец в районе преобразования в Белгородское водохранилище, вблизи д. Корноуховка. Растительность представлена чередующимися ассоциациями с преобладанием рогоза узколистного, тростника, ежеголовника и камыша озёрного, встречаются формирующиеся гипновые сплавины.

По флористическому составу и преобладающей растительности исследованные болота были сгруппированы по принадлежности к сукцессионным стадиям развития болот региона, выделенным ведущими болотоведами [Сукачев, 1951 (Sukachev, 1951); Пьявченко, 1958 (Pyavchenko, 1958); Хмелев, 1985, 2000 (Khmelev, 1985, 2000)]: от осоковых и разнотравных стадий к сфагновым «верховым» через переходные, совмещающие черты тех и других (см. таблицу 1).

Бол. Клюквенное-1 обследовали летом 1997, в зимне-весенний период 1997–1998 гг., в течение вегетационных сезонов 1999–2001 гг.; бол. «Синютино» в 2000 г.; бол. Клюквенное-2, Клюквенное-3 – в 2002–2004 гг.; бол. «Осоковое» – в 2004 г. Зоринские болота исследовали в летний и осенний периоды 2001 г., в течение вегетационных сезонов 2002–2003 гг. В 2004 г. изучали Добровские болота, однократно в весенний период – бол. Клюквенное, в августе – болота «Корноуховка», «Замостье», «Гора-Подол», осенью – бол. «Сошки», Добринские болота.

Во всех болотах обследовали зоофитос и торф (очёс) наиболее типичных моховых ассоциаций, в некоторых случаях – сосудистых растений, макрозообентос мочажин и периферических постоянных водоёмов.

Всего за период исследований собрано и обработано 186 проб макрозообентоса, 3 – пагона, 162 – зоофитоса сфагновых и гипновых ассоциаций, 26 – зоофитоса сосудистых растений, 153 – торфа. Проанализировано 21975 экз. беспозвоночных.

Таблица 1. Типы обследованных болот

Table 1. Types of studied mires

Группы болот Groups of mires	Типы болот Mire types		
	Низинные Eutrophic	Переходные Mesotrophic	Сфагновые «верховые» <i>Sphagnum</i> “oligotrophic”
Усманского бора	«Синютино», «Осоковое»	Клюквенное-1	Клюквенное-2, Клюквенное-3
Добровские	—	Карасевка	Сосновка
Добринские	—	Попово	Разрезное
Грязинские	—	«Сошки»	Клюквенное
Зоринские	осоковый пояс бол. № 29	№ 8	№ 29, № 23
Белгородские	«Корноуховка»	«Замостье»	«Гора-Подол»

Количественные пробы макрозообентоса отбирали ковшевым дночерпателем Петерсена с площадью захвата 0.025 м², по два подъема в каждом биоценозе на пробу [Жадин, 1960 (Zhadin, 1960)]. Пробы зоофитоса моховых ассоциаций и пушицы собирали с помощью квадратной рамки площадью 0.025 м², дважды в определенной растительной ассоциации. Там же из-под слоя отобранного зоофитоса отбирали верхний слой торфа – очёс (около 5 см), с пересчётом беспозвоночных на 1 м². При изучении зоофитоса сосудистых растений учитывали их обводнённую часть вместе с корневой системой. Сырую массу растений для дальнейшего пересчёта обилия беспозвоночных на 1 кг определялся после подсушивания макрофитов на фильтровальной бумаге. Обработку проб проводили в лабораторных условиях по общепринятой методике [Жадин, 1960 (Zhadin, 1960)] с применением для промывки проб сита с размером ячеек 0.25 мм. Беспозвоночных фиксировали 4%-ным раствором формальдегида, 70%-ным или 96%-ным этиловым спиртом. Массу животных определяли прямым взвешиванием на торсионных весах [Филиппов и др., 2017 (Philippov et al., 2017)].

Для анализа зоогеографических элементов (типов ареалов) была использована схема зоогеографического районирования Палеарктики А.Ф. Емельянова [Yemel'yanov, 1974]. Для моллюсков типы ареалов по широте не выделялись, так как их зоогеография, основанная на бассейновом принципе, имеет значительную специфику [Старобогатов, 1970 (Starobogatov, 1970)].

При установлении трофической специализации видов использованы работы А.В. Монакова [2003 (Monakov, 2003)], Э.И. Извековой [1975, 1980 (Izvekova, 1975, 1980)], А.А. Пржиборо [2004 (Przhiboro, 2004)], А.Н. Нильссона [Nilsson, 1996a, 1996b, 1996c].

Анализ информационной и трофической структуры сообществ проводили для болот двух стационарно обследовавшихся участков –

Усманского бора и Зоринского участка Центрально-Черноземного заповедника.

Для выявления доминантной структуры сообществ было проведено ранжирование видов по индексу плотности [Арабина и др., 1988 (Arabina et al., 1988)]. При изучении структуры сообществ, кроме видового богатства (n), использовали индекс информационного разнообразия сообществ Шеннона (H , бит/экз.) с учётом mH , H_{max} , H_{min} ; показатель видового разнообразия Маргалефа (α); показатель доминирования Симпсона: C_N – по численности, C_B – по биомассе, $C_{б/зл}$ – по биомассе для гильдий; параметр организации системы Фон Фёрстера (F); вариабельность динамики биомассы ($ВДБ$) [Алимов, 2001 (Alimov, 2001)].

Для анализа трофической структуры сообществ использованы показатели: число трофических уровней с учётом продуцентов и верховных хищников; число трофических групп, выделенных по характеру потребляемой пищи; число гильдий, выделенных внутри трофической группы с учётом способа добычи пищи; биомасса и доля (%) каждой трофической группы и гильдии в сообществе; информационное разнообразие сообществ по трофическим группам (H_m , бит/экз. группы) и гильдиям ($H_{зл}$, бит/экз. гильдии); число «мирных» видов, к которым отнесены «мирные» полифаги, детритофаги и фитофаги; число хищных видов, к которым отнесены облигатные и факультативные хищники; доля хищных видов, %; соотношение числа хищных видов к «мирным» (X/M) как относительное значение конкуренции [Locke, Sprules, 1994]; общая «хищная» биомасса, состоящая из биомассы облигатных зоофагов и 50% биомассы факультативных хищников; доля «хищной» биомассы, %; число верховных хищников [Pimm et al., 1991], к которым отнесены крупные хищники высшего звена бентосной подсистемы; доля биомассы верховных хищников от общей «хищной» биомассы, %; уровень каннибализма (доля видов-каннибалов, %) [Locke, Sprules, 1994].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Водная макрофауна террасных и водораздельных болот среднерусской лесостепи представлена 530 видами и другими низшими таксонами беспозвоночных (382 определено до вида), относящимися к 5 типам, 9 классам, 24 отрядам, 111 семействам, 281 роду. Наиболее разнообразны членистоногие, большинство из которых относятся к классу Insecta (75% общего числа видов). Среди последних доминируют двукрылые – 62.6% насекомых (из них Nematocera – 162; Brachycera – 87 видов) и жесткокрылые – 26.9% (из которых Adephaga – 51; Polyphaga – 56 видов). [Прокин, 2005 (Prokin, 2005); Прокин, Силина, 2007а, 2007б (Prokin, Silina, 2007a, 2007b); Силина, Прокин, 2016 (Silina, Prokin, 2016)].

Характерные особенности фауны: доминирование среди насекомых двукрылых и же-

сткокрылых; значительная роль полуводных и гигрофильных видов среди олигохет, клещей, двукрылых и жесткокрылых; преобладание среди моллюсков брюхоногих; низкое разнообразие мшанок, ракообразных, поденок, веснянок, клопов и ручейников.

Видовое разнообразие макрозообентоса исследованных болот невелико и, как правило, составляет от 15 до 30 видов в среднем за вегетационный период. Отмечено снижение числа видов по мере сукцессионной зрелости болот. Болота определенных территориальных групп характеризуются высокой фаунистической общностью донных зооценозов. Видовое разнообразие сфагнового зоофитоса составляет обычно 5–15 видов, торфяных зооценозов – 5–10 видов (рис. 1).

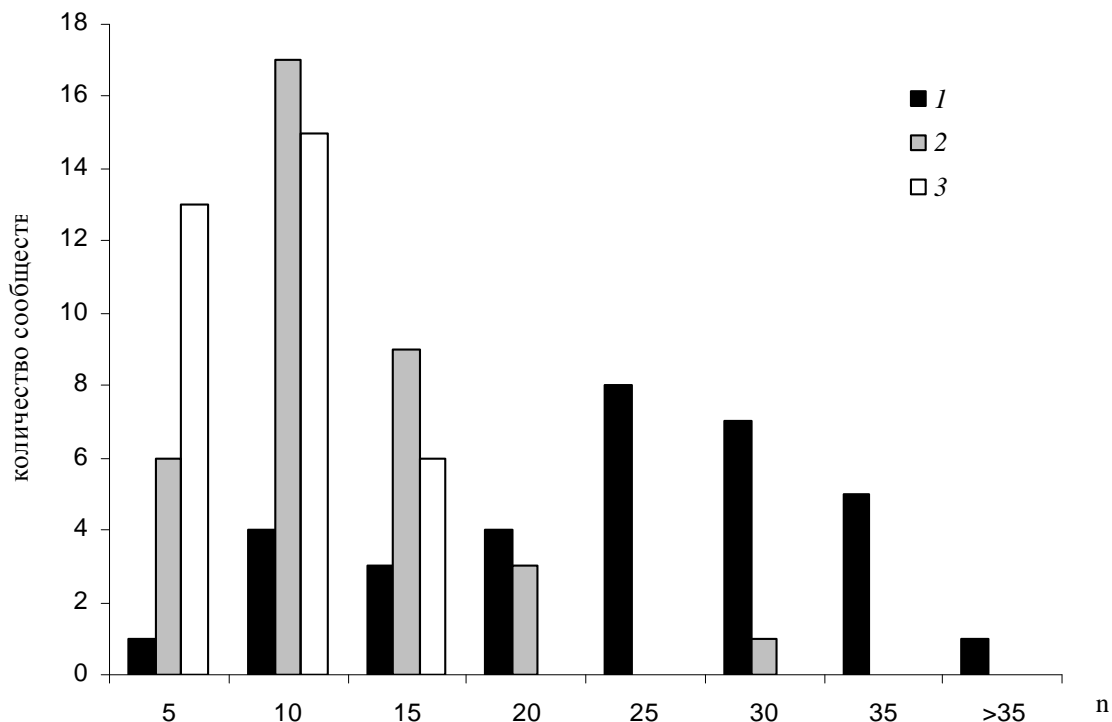


Рис. 1. Видовое богатство сообществ. 1 – макрозообентос, 2 – сфагновый зоофитос, 3 – торфяные зооценозы.

Fig. 1. Species richness of communities. 1 – macrozoobenthos, 2 – *Sphagnum* phytofauna, 3 – turf communities.

К фоновым видам, встречающимся в более чем 50% болот, в макрозообентосе относятся *Segmentina nitida* (Müller, 1774), *Lumbriculus variegatus* (Müller, 1773), *Anacaena lutescens* (Stephens, 1829), *Enochrus coarctatus* (Gredler, 1863), *Cyphon* spp., *Noterus crassicornis* (O.F. Müller, 1776), *Hydroporus tristis* (Paykull, 1798), *Chironomus uliginosus* Keyl, 1960; зоофитосе сфагновых ассоциаций – *Lumbricidae* spp., *Galumna* spp., *Nothrus pratensis* Sellnick, 1929, причем последний, вероятно, является единст-

венным представителем рода в сфагновых мхах лесной зоны европейской части России [Minor et al., 2016]; торфяных зооценозах, кроме собственных зоофитоса, – *Cyphon* spp., *Pseudorthocladus curtistilus* (Goetghebuer, 1921).

Виды, представленные в фауне и вошедшие в анализ, характеризуются широкими ареалами, при преобладании в долготном отношении транспалеарктов и европейских видов. В меридиональном отношении ареалы часто охватывают 2–3 ландшафтные зоны, однако

преобладают виды, ограниченные в своем распространении бореальным поясом (см. таблицу 2), что, вероятно, является особенностью болот как рефугиумов бореальных видов в лесостепи.

По мере сукцессионного развития болот увеличивается роль видов, распространенных шире Западной Палеарктики (в среднем от 48% в осоковом болоте до 53% в переходных и 66% в «верховых»), и «северных» (эвбореальных + аркто-эвбореальных) – в широтном (от 29% в осоковом до 39–37% в переходных и «верхо-

вых»). Возрастание роли широко распространенных видов наблюдается в сукцессионном ряду и среди «северных» (от 43% в осоковом до 49% в переходных и 54% – в «верховых»). Данные тенденции можно объяснить общностью терминальной стадии развития болот («верховое» сфагновое болото) в бореальной зоне Северного полушария, что обеспечивает благоприятные условия с одной стороны для распространения болотных видов, а с другой – для внедрения широко распространенных экологически более пластичных видов.

Таблица 2. Число (n) и доля (%) видов различных типов ареалов

Table 2. Number (n) and ratio (%) of species with different range types

Широтные типы ареалов Latitude range type	Долготные типы ареалов Longitude range type									Всего:
	Голарктический	Палеарктические					Космополитический	Субкосмополитический	Невыясненный	
		Транспалеарктический	Западнопалеарктический	Суператлантический	Панатлантический	Европейский				
аркто-субтропический	2(0.5)	1(0.3)	–	–	1 / 0.3	–	–	–	–	4(1.1)
аркто-суббореальный	1(0.3)	–	–	–	–	–	–	–	–	1(0.3)
аркто-эвбореальный	2(0.5)	2(0.5)	–	–	–	1(0.3)	–	–	–	5(1.3)
эвбореальный	14(3.7)	27(7.1)	16(4.2)	13(3.4)	–	45(11.8)	–	–	–	115(30.2)
эвбореально-суббореальный	16(4.2)	29(7.6)	9(2.4)	22(5.8)	–	10(2.6)	–	–	–	86(22.6)
эвбореально-субтропический	27(7.1)	35(9.2)	8(2.1)	15(3.9)	5(1.3)	–	–	–	–	90(23.6)
эвбореально-тропический	1(0.3)	1(0.3)	–	–	–	–	–	–	–	2(0.6)
суббореальный	–	–	–	2(0.5)	–	1(0.3)	–	–	–	3(0.8)
суббореально-субтропический	–	1(0.3)	–	4(1.1)	1(0.3)	–	–	–	–	6(1.6)
суббореально-тропический	–	–	–	1(0.3)	–	–	–	–	–	1(0.3)
невыясненный	1(0.3)	5(1.3)	11(2.9)	9(2.4)	1(0.3)	15(3.9)	17(4.5)	5(1.3)	5(1.3)	69(18.0)
Всего:	64(16.8)	101(26.4)	44(11.5)	66(17.3)	8(2.1)	72(18.8)	17(4.5)	5(1.3)	5(1.3)	382(100)

При анализе экологического облика фауны нами были использованы литературные данные по экологии рассматриваемых видов, как на территории среднерусской лесостепи, так и за её пределами, а также данные собственных исследований.

По отношению к обитанию в водных экосистемах были выделены группы *облигатных гидробионтов*, весь жизненный цикл или одна из стадий развития которых облигатно связана с водными экосистемами; и группа *факультативных гидробионтов*, в которую вошли виды обычные в переувлажненных местообитаниях, но не являющиеся облигатно водно-

развивающимися. Группа *облигатных гидробионтов* по характеру предпочитаемых типов водоёмов была разделена на: 1) *политопных*, встречающихся как в проточных, так и стоячих водоёмах; 2) *лимнофилов*, встречающихся в стоячих и слабопроточных водоёмах; 3) *лимнобионтов*, встречающихся исключительно в стоячих водоёмах различных типов; 4) *палюстробионтов* – обитателей болот [Силина, Прокин, 2008a (Silina, Prokin, 2008a)].

По характеристикам, не относящимся к проточности водоёма, в перечисленных группах были выделены подгруппы *широких*, не проявляющих каких-либо явных предпочтений;

тельматофильных (предпочитающих временные водоёмы); криофильных (холодноводных); и группа видов, предпочитающих мелкие водоёмы, как постоянные, так и временные, и литораль или рипаль более крупных. Для обозначения данной группы мы предлагаем термин *абатофильные* (от греч. *abathos* – мелководье) [Прокин, Петров, 2007 (Prokin, Petrov, 2007)].

Среди *палюстробионтов* были выделены подгруппы *облигатных палюстробионтов*, встречающихся только в болотах и *тельмато-палюстробионтов*, кроме болот встречающихся также во временных водоёмах. Среди *факультативных гидробионтов* были выделены *гемигидробионты* – облигатные обитатели заболоченных почв, зоны уреза водоёмов и торфа и *геобионты* (или *эдафобионты*) – почвенные беспозвоночные, не связанные облигатно с водной средой, однако достаточно обильные и постоянно встречавшиеся в ходе исследований, чтобы не исключать их из рассматриваемого объёма фауны.

Анализ состава и соотношения экологических групп в рассматриваемой фауне показал преобладание в ней лимнобионтов (39.5%), из которых 73 вида встречаются в различных стоячих водоёмах, другие предпочитают мелкие водоёмы и литораль крупных (63 вида), или временные (15 видов). Политопных видов несколько меньше (100), что составляет 26.2% фауны; лимнофилов – еще меньше (46 видов; 12.05%). Достаточно разнообразна группа гемигидробионтов (8.9%). Остальные группы представлены слабее, а нахождение некоторых таксонов, традиционно считающихся реофильными (*Boophthora erythrocephala* De Geer, 1776, *Greniera* sp., *Nemoura* sp.) является случайным [Силина, Прокин, 2008а (Silina, Prokin, 2008а)].

Собственно болотных видов (облигатных палюстробионтов) в составе фауны выявлено немного (17). Все они относятся к типу Arthropoda: Coleoptera – *Bidessus grossepunctatus* Vorbinger, 1907, *Hygrotus decoratus* (Gyllenhal, 1810), *Graptodytes granularis* (L., 1767), *Hydroporus tristis* (Paykull, 1798), *H. obscurus* Sturm, 1845, *Laccornis oblongus* (Stephens, 1835), *Agabus bifarius* (Kirby, 1837), *A. unguicularis* (C.G. Thomson, 1867), *A. affinis* (Paykull, 1798), *A. biguttulus* (C.G. Thomson, 1867); Heteroptera – *Hebrus ruficeps* Thomson, 1871, *Gerris sphagnetorum* (Zetterstedt, 1828); Diptera – *Dasychelea stellata* Remm, 1968, *Chrysops viduatus* (F., 1794); Acari – *Calypstoma brevirostris* Wainstein, 1976, *C. longirostris* Wainstein, 1976, *Piersigia intermedia* Williamson, 1912.

Рассматривая соотношения экологических групп видов в фаунах отдельных болот-

ных экосистем можно отметить общий для всех рассмотренных болот характер соотношений, выявленных на фауне в целом. Во всех случаях по числу видов в болотах доминируют лимнобионты (39.5%), составляющие в различных болотах от 19.05 до 46.2% фауны. Следующими по видовой представленности группой являются политопные виды (25.3%), составляющие от 18.2 до 66.7% фауны, и лимнофилы. Палюстробионты составляют в среднем около 10% фауны (от 4.5 до 19.05%), как и факультативные гидробионты (2.0–29.4%).

В сукцессионных рядах болот можно отметить относительное уменьшение роли политопных и лимнобионтных видов при некотором увеличении доли палюстробионтов и факультативных гидробионтов [Силина, Прокин, 2008а (Silina, Prokin, 2008а)].

В общем объёме фауны доля палюстробионтов составила 4.4%; палюстрофилов – 9.1%; палюстроксенов – 12.2%; тихотопных видов – 68.5%; видов с недостаточно изученной экологией – 5.7%. Таким образом, лишь 13.5% специфичны или преферентны к болотным сообществам, а 80.7% – индифферентны или являются случайными.

Рассматривая соотношения данных групп в исследуемых болотах можно отметить четко выраженную тенденции, заключающуюся в увеличении доли болотных видов, как за счёт специфичных палюстробионтов, так и за счёт преферентных палюстрофилов в ходе сукцессионного развития болот. В обратном направлении изменяется число более эврибионтных видов, в основном за счёт индифферентных к болотным местообитаниям (тихотопных). На начальных стадиях сукцессии (травяные болота) доля болотных видов составляет 12–14%, возрастая до 22–48% на терминальных. Общая доля тихотопных видов и палюстроксенов в этом ряду уменьшается с 80–86% до 40–60% [Силина, Прокин, 2008а (Silina, Prokin, 2008а)].

При сравнении соотношения групп беспозвоночных с различной степенью приуроченности к водной среде обитания в формировании фаун исследуемых болот в их сукцессионных рядах по мере приближения к терминальным стадиям можно отметить уменьшение доли видов из группы гомотопных гидробионтов (до 3–7%) и увеличение роли гемигеотопов, которые в сфагновых болотах могут составлять 20–30% фауны. Амфибиотические насекомые составляют в большинстве случаев 20–40% фауны и либо не проявляют выраженных сукцессионных тенденций в участии в формировании фауны (Усманский бор, Зоринские болота), либо становятся несколько более

значимыми на терминальных стадиях (Добровские, Добринские, болота Белгородской области). Гетеротопы составляют обычно около 20–30% фауны и так же как гемигидротопные виды, составляющие около 5–10% в отношении видовой представленности не реагируют на сукцессионные изменения болот. Группы ам-

фибиотических клещей и плейстонтов распространены спорадично, что вероятно является следствием их недоучёта применявшимися методами сбора материала, и не играют заметной роли в формировании фаунистических комплексов болот.

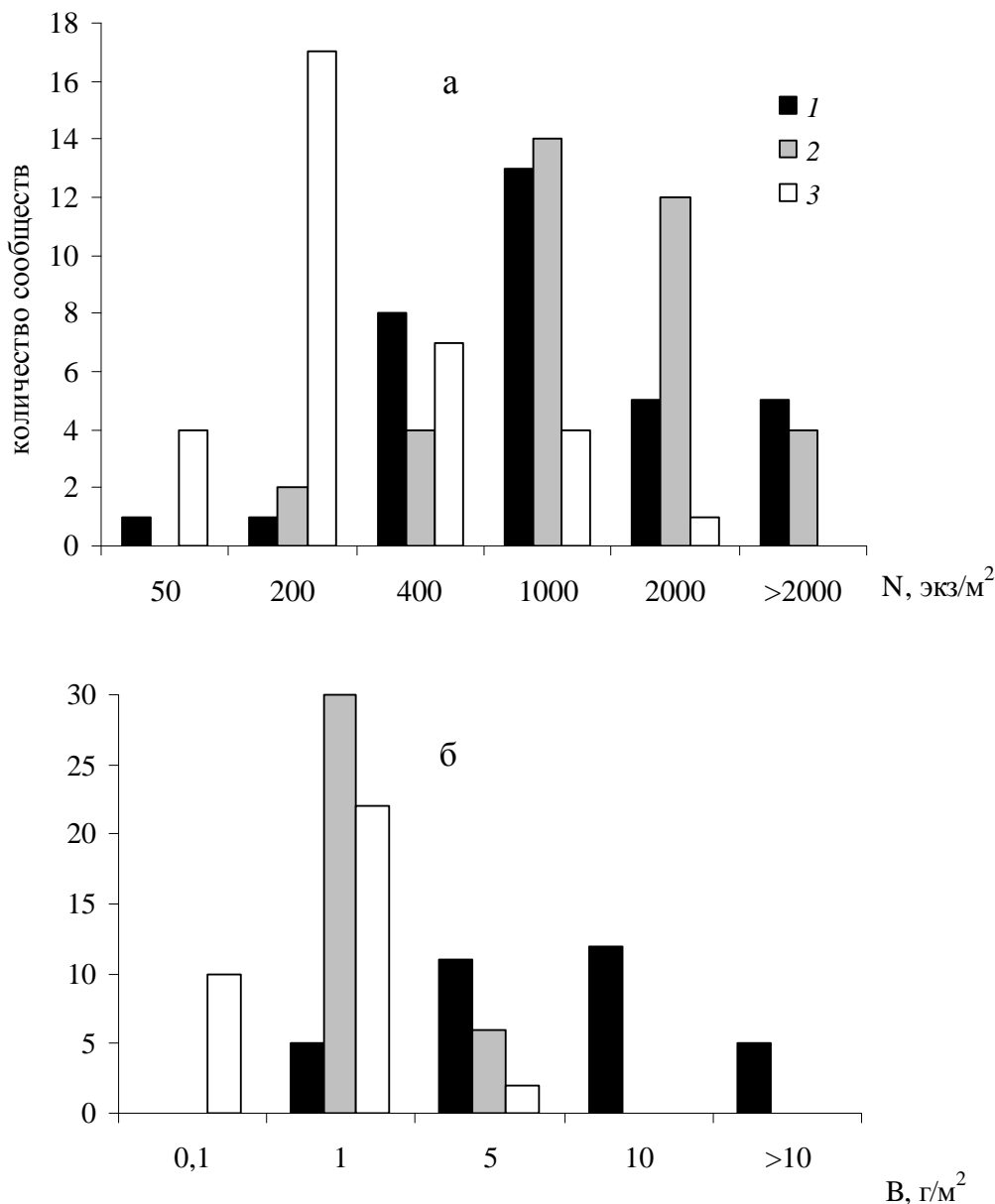


Рис. 2. Общая численность (а) и биомасса (б) сообществ. 1 – макрозообентос, 2 – сфагновый зоофитос, 3 – торфяные зооценозы.

Fig. 2. Total number (а) and biomass (б) of communities. 1 – macrozoobenthos, 2 – *Sphagnum* phytofauna, 3 – turf communities.

В основном численность макрозообентоса и зоофитоса сфагновых ассоциаций находилась в одинаковом диапазоне – 400–2000 экз./м², причем отмеченный максимум для макрозообентоса (9 тыс. экз./м²) выше, чем для зоофитоса (3 тыс. экз./м²). Общая численность беспозвоночных торфяных зооценозов в редких

случаях достигала величины 400 экз./м² (рис. 2а), при отмеченном максимуме – 1500 экз./м² [Прокин, 2005 (Prokin, 2005)].

Общая биомасса макрозообентоса, как правило, находилась в пределах 1–10 г/м², при отмеченном максимуме 46 г/м². В зоофитосе и торфяных зооценозах общая биомасса была в

среднем на порядок меньше, чем в макрозообентосе, – 0.1–1.0 г/м². При этом максимальная общая биомасса, отмеченная для зоофитоса, составила 3.3 г/м², торфяных зооценозов – 4 г/м² (рис. 2б), при обычных здесь значениях менее 0.05 г/м².

В отношении участия животных различных систематических групп в формировании фаунистических подсистем водного компонента болот следует отметить наибольшее их разнообразие в макрозообентосе. В этих сообществах наиболее значимыми группами являются

олигохеты, моллюски, хирономиды и жесткокрылые, при меньшей роли нехирономидных двукрылых, прочих групп насекомых, пиявок, нематод, ракообразных, клещей и паукообразных. В зоофитосе и торфяных зооценозах встречаются лишь представители олигохет, клещей (в основном – орибатид), насекомых из отрядов двукрылые и жесткокрылые, в исключительных случаях – моллюски, вероятно, как в станциях переживания засушливых условий (рис. 3).

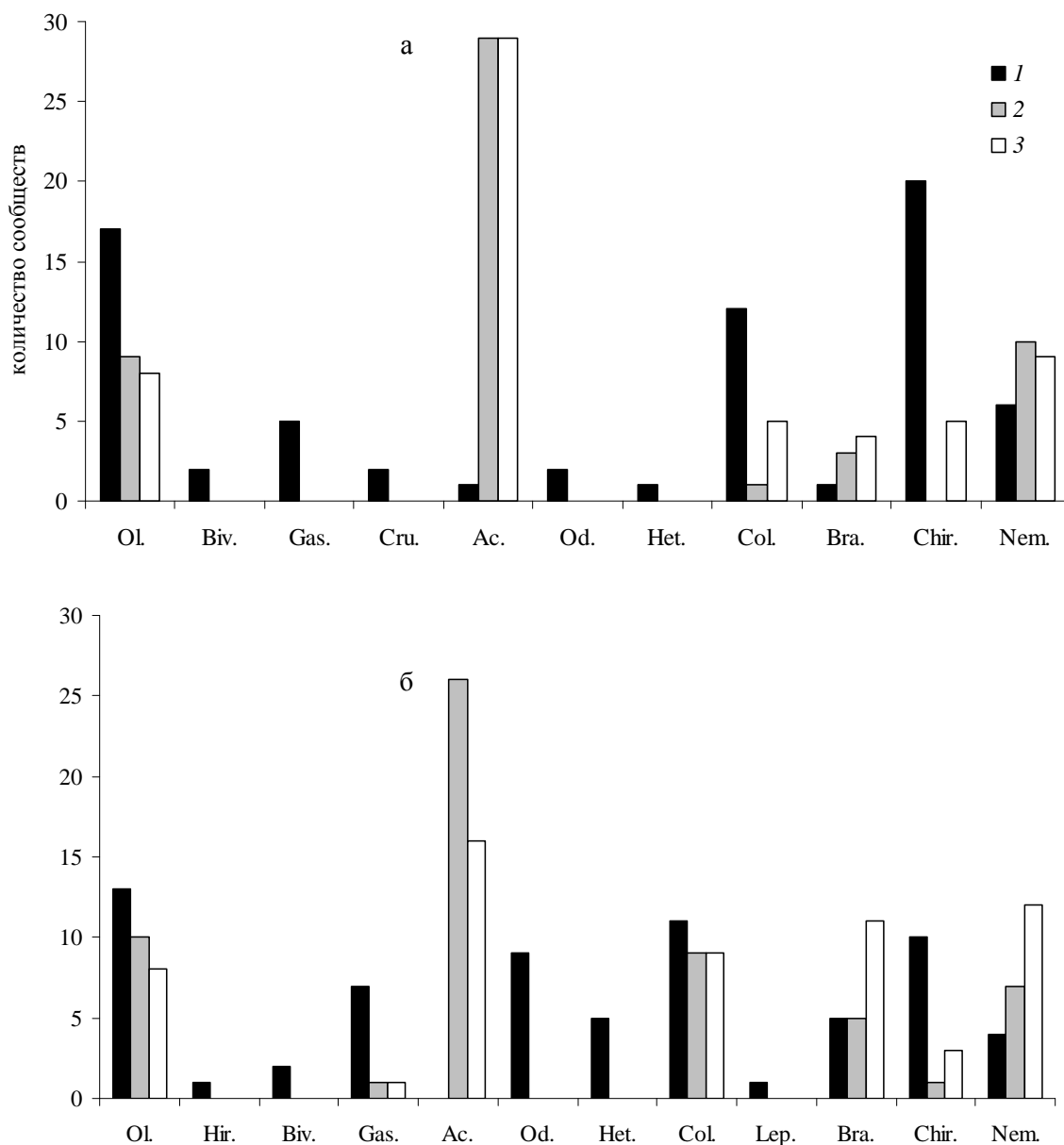


Рис. 3. Доминирующие группы по численности (а) и биомассе (б). 1 – макрозообентос, 2 – сфагновый зоофитос, 3 – торфяные зооценозы. Ol. – Oligochaeta, Hir. – Hirudinida, Biv. – Bivalvia, Gas. – Gastropoda, Cru – Crustacea, Ac. – Acari, Od. – Odonata, Het. – Heteroptera, Col. – Coleoptera, Lep. – Lepidoptera, Bra. – Brachycera, Chir. – Chironomidae, Nem. – прочие Nematocera.

Fig. 3. Dominant taxa on total number (a) and biomass (б). 1 – macrozoobenthos, 2 – *Sphagnum* phytofauna, 3 – turf communities. Ol. – Oligochaeta, Hir. – Hirudinida, Biv. – Bivalvia, Gas. – Gastropoda, Cru – Crustacea, Ac. – Acari, Od. – Odonata, Het. – Heteroptera, Col. – Coleoptera, Lep. – Lepidoptera, Bra. – Brachycera, Chir. – Chironomidae, Nem. – other Nematocera.

Наиболее высокие среднесезонные значения общей численности отмечены в 5 сообществах 3-х болот (15%). К ним относятся мочажины осокового бол. «Синютино», где высокая численность достигается за счёт наибольшего видового разнообразия, видимо обусловленного типом болота, при концентрации организмов – сгущении жизни [Залетаев, 1989 (Zaletaev, 1989); Крылов, 2005 (Krylov, 2005)] в непересыхающих в течение сезона мочажинах и эвтрофировании, вследствие существования здесь купален кабанов. В бол. Клюквенное-1, высокая численность в вейниковом биоценозе (за счёт супердоминанта *Polypedilum* gr. *convictum*) вызвана эвтрофированием копытными, в сфагново-тростниковом – своеобразием условий топи, где при низком видовом разнообразии беспозвоночных высокой численности достигает *Lumbriculus variegatus*. В центральной мочажине бол. № 23 в 2002 г. численность составляла 8766 экз./м² за счёт супердоминирования личинок *Cyphon* spp. Минимальные значения общей численности зарегистрированы в мочажинах осоково-сфагнового и вейниково-сфагнового биоценозов бол. Сосновка. Доля сообществ, имеющих по среднесезонным данным численность менее 400 экз./м², составила 24%. Такая численность организмов отмечена для этих сообществ в более многоводные годы, когда мочажины не пересыхают, и количество поступающей в водоёмы терригенной органики снижается при увеличении числа потенциально пригодных для зообентоса местообитаний – эффект биотических лакун [Залетаев, 1989 (Zaletaev, 1989); Крылов, 2005 (Krylov, 2005)].

Наиболее высокими значениями биомассы за счёт сгущений жизни отличался макрозообентос пяти биоценозов четырёх болот (15%): тростниково-сфагнового биоценоза бол. Клюквенное-1, центральной мочажины бол. «Осоковое», мочажин бол. «Синютино» и центральной мочажины бол. № 23 в 2002 г. В пяти биоценозах трёх болот (15%) общая биомасса макрозообентоса не достигала 1 г/м². В эту группу вошли некоторые «озёрные» биоценозы болот Усманского бора и мочажины осоково-сфагнового и вейниково-сфагнового биоценозов бол. Сосновка.

Максимальные значения (более 2000 экз./м²) общей численности беспозвоночных (за счёт орибатид) отмечены в трёх биоценозах трёх болот (8%). Общая численность зоофитоса менее 400 экз./м² наблюдалась в шести биоценозах трёх болот (17%) [Прокин, Силина, 2007б (Prokin, Silina, 2007b)].

По величине общей биомассы в отдельную группу можно объединить сообщества

зоофитоса, где она составляет от 1.5 до 3.3 г/м² (17%). В данную группу входят сообщества бол. «Осоковое», в периферической части которого в основном за счёт *Lumbriculus variegatus* и *Hybomitra bimaculata* (Macquart, 1826) отмечена максимальная биомасса сфагнового зоофитоса (3.3 г/м²); ивово-сфагнового биоценоза бол. № 29 в 2003 г. за счёт Lumbricidae spp.; осоково-сфагнового биоценоза бол. № 23 в 2002 г., за счёт орибатид; клюквенно-сфагнового (за счёт *Actenicerus sjaelandicus* (O.F. Müller, 1764), *Hybomitra lundbecki* Lyneborg, 1959) и осоково-сфагнового (за счёт *Prionocera* aff. *turcica*) биоценозов бол. Сосновка.

В 50% сообществ абсолютными доминантами по численности и биомассе являлись орибатиды, в некоторых случаях полностью слагая сообщество. Они не играют значимой роли лишь в обводнённом сфагнуме бол. «Осоковое», где их замещают олигохеты. В остальных случаях орибатиды, доминируя по численности, уступают по биомассе жесткокрылым, нехируномидным двукрылым, или олигохетам. На Зоринских болотах во всех изученных биоценозах наблюдается уменьшение обилия орибатид в многоводном 2003 г.

Численность животных ниже 50 экз./м² отмечена для 15% зооценозов, превышающая или равная 400 экз./м² тоже для 15%. Доля сообществ с общей биомассой не достигающей 1 г/м², выше (29%), чем в зоофитосе, а превосходящей – ниже (6%).

Орибатиды, никогда не достигающие в торфяных зооценозах столь высокой численности как в зоофитосе, в ряде случаев могут доминировать по численности и биомассе или являться единственным компонентом населения при отсутствии других групп беспозвоночных. Во многих случаях при численном доминировании орибатид, в биомассе ведущую роль играют олигохеты, жесткокрылые или двукрылые. Лишь в шести случаях орибатиды не доминировали в зооценозах по какому либо из показателей обилия [Прокин, Силина, 2007б (Prokin, Silina, 2007b)].

К доминантам были отнесены виды, согласно среднесезонным данным игравшие наиболее значимые роли в сообществах болотных биоценозов. Всего в различных болотных биоценозах выявлено 74 доминанта, из них по численности – 36, по биомассе – 53. В сообществах макрозообентоса отмечено равное количество видов, доминирующих по численности и биомассе (27). В зоофитосе сфагновых биоценозов 10 видов доминировали по численности, 21 по биомассе, в торфяных зооценозах сфагновых ассоциаций – соответственно 8 и 18 видов.

В сообществах макрозообентоса по численности и биомассе, доминирование отмечено для *Cyclocalyx scholtzii* (Clessin, 1871), *Cincinna pulchella* (Studer, 1820), *Segmentina nitida*, *Anisus strauchianus* (Clessin, 1884), *Chironomus uliginosus*; торфа – *Erioptera* aff. *flavata*, *Pseudorthocladius curtistilus*; зоофитоса и бентоса – *Lumbriculus variegatus*; зоофитоса и торфа – *Nothrus pratensis*, *Galumna* spp.; макрозообентоса, зоофитоса и торфа – *Lumbricidae* spp.

Случаи численного доминирования в трёх исследованных подсистемах регистрировалась для олигохет семейства *Enchytraeidae*; в бентосе и торфяных зооценозах – для *Cyphon* spp. Только в донных зооценозах по численности доминировали *Planorbis planorbis* (L., 1758), *Asellus aquaticus* (L., 1758), *Cypris pubera* O.F. Müller, 1776, *Piersigia intermedia*, *Hydryphantes ruber* (Geer, 1778), *Limnebius aluta* Bedel, 1881, *Hydraena palustris* Erichson, 1837, *Anacaena lutescens*, *Palpomyia lineata* (Meigen, 1804), *Bezzia leucogaster* (Zetterstedt, 1850), *Chaoborus crystallinus* (De Geer, 1776), *Procladius choreus* (Meigen, 1804), *Natarsia punctata* (F., 1805), *Psectrocladius obvius* (Walker, 1856), *Synendotendipes impar* (Walker, 1856), *Polypedilum* gr. *convictum*. Исключительно в зоофитосе по численности лидировали *Oxus ovalis* (Müller, 1776), *Hoplophthiracarus illinoisensis* (Ewing, 1909), *Bezzia xantogaster* (Kieffer, 1919), *Isohelea nitidulus* (Edwards, 1921).

Ведущую роль в сложении биомассы сообществ макрозообентоса и торфа играли *Planorbis planorbis*; зоофитоса и торфа – *Hydrobius fuscipes* (L., 1758), *Actenicerus sjaelandicus*, *Prionocera* aff. *turcica*, *Tipula* aff. *luna*, *Oplodontha viridula* (F., 1775), *Hybomitra* sp., личинки *Dolichopodidae* и других семейств короткоусых; зоофитоса, торфа и макрозообентоса – *Hybomitra bimaculata* и олигохеты семейства *Lumbricidae*. В донных зооценозах по биомассе лидировали – *Rynchelmis limosella* Hoffmeister, 1843, *Amesoda scaldiana* (Normand, 1844), *Musculium creplini* (Dunker, 1845), *Aplexa hypnorum* (L., 1758), *Leucorrhinia rubicunda* (L., 1758), *Libellula quadrimaculata* (L., 1758), *Hesperocorixa sahlbergi* (Fieber, 1848), *Notonecta glauca* L., 1758, *Nymphula stagnata* Donovan, 1806, *Hydaticus seminiger* (DeGeer, 1774), *Acilius canaliculatus* (Nicolai, 1822), *Dytiscus marginalis* L., 1758, *Helochares obscurus* (O.F. Müller, 1776), *Cyphon* spp., *Hybomitra distinguenda* (Verral, 1909), *Helophilus hybridus* (Loew, 1846), *H. trivittatus* (F., 1805). Доминирование по биомассе видов *Anisus septemgyratus* (Rossmassler, 1835), *Hydroporus scalesianus*, *H. tristis*, *Enochrus fuscipennis* C.G. Thomson, 1844, *Limoniidae* sp., *Hybomitra*

lundbecki, *Syrphydae* sp. отмечено лишь в сообществах зоофитоса с низкими значениями общей биомассы. Ведущую роль исключительно в торфяных зооценозах играли *Agabus biguttulus*, *Plateumaris braccata* (Scopoli, 1772), *Curculionidae* sp., *Tipulidae* sp., *Phylidorea* sp., *Pseudorthocladius curtistilus*, *Muscidae* sp.

В большинстве исследованных сообществ информационное разнообразие составляет 2–3.5 бит/экз., при избыточности 0.1–0.5, преобладании значений *ВДБ* от 1 до 4. Данные соотношения структурных характеристик типичны для донных сообществ водоёмов среднерусской лесостепи и уступают лишь некоторым более разнообразным сообществам.

В ряду болотных водоёмов Усманского бора проявляется тенденция разбалансировки структуры донных сообществ в ряду биоценозов от осоковой стадии через осоково- или тростниково-сфагновые либо к стадиям «озёрного» облика, либо – стадиям деградации болотных экосистем при переходе их в сушу (см. таблицу 6).

Наиболее оптимальной структурой в ряду Зоринских болот характеризуются сообщества мочажин дольше функционирующих как гидробиоценозы (см. таблицу 7).

Низкое разнообразие и устойчивость сообществ пересыхающих мочажин являются следствием резких изменений общей численности и биомассы либо за счёт существенного падения данных характеристик при пересыхании биотопа, либо за счёт массового развития некоторых видов.

В трофической структуре болотного макрозообентоса выделено 5 трофических групп: 1) *облигатные хищники* (гильдии хищников-хватателей; гемофагов моллюсков; эндопаразитов); 2) *факультативные хищники* (всеядные собиратели+хвататели, сапро-зоофаги собиратели+хвататели, сестоно-планктофаги фильтраторы); 3) «мирные» *полифаги* (сестоно-фитодетритофаги фильтраторы+собиратели, сестоно-фитодетритофаги фильтраторы, фитодетритофаги собиратели); 4) *детритофаги* (глотатели, собиратели); 5) *фитофаги* (жующие) [Silina, Prokin, 2008b].

В болотах Усманского бора из 12 выделенных гильдий отмечено 10. Число трофических уровней в большинство вегетационных сезонов было постоянным (5), за исключением двух сообществ, где отмечено 4 уровня при отсутствии факультативных хищников. Количество трофических групп также оставалось относительно постоянным и в большинстве случаев составляло 4–5.

Таблица 6. Примеры сукцессионной динамики информационной структуры сообществ макрозообентоса болот Усманского бора

Table 6. Examples of successional dynamics of macrozoobenthos communities informational structure in mires of the Usman pine-forest

Показатель / Index	Биоценозы Biocoenoses					
	глубокая мочажина	тростниково- сфагновый	осоково- сфагновый	«озёрный» тростниково- рогозово- кувшинковый	«деградирующие» тростнико- вый	вейнико- вый
	осоковое бол. «Синютино» <i>Anisus strauchianus</i> + <i>Asellus aquaticus</i>	<i>Lumbriculus variegatus</i> + <i>Libellula quadrifasciata</i>	переходное бол. <i>L. variegatus</i> + <i>Chironomus uliginosus</i>	Клюквенное-1, 1999 г. <i>Ch. uliginosus</i> + <i>Chaoborus crystallinus</i>	<i>L. variegatus</i> + <i>Cyphon</i> spp.	<i>Polypedilum gr. convi- ctum</i> + <i>L. variegatus</i>
<i>n</i>	46	29	33	17	30	23
<i>H</i>	3.58±0.02	3.24±0.05	3.02±0.05	2.18±0.08	2.00±0.03	0.56±0.03
<i>α</i>	5.18	3.79	4.25	2.46	3.55	2.64
<i>F</i>	0.35	0.33	0.40	0.47	0.52	0.88
<i>C_N</i>	0.13	0.21	0.24	0.42	0.38	0.89
<i>C_B</i>	0.11	0.19	0.19	0.33	0.52	0.17

Таблица 7. Примеры структуры сообществ макрозообентоса Зоринских болот

Table 7. Examples of macrozoobenthos communities structure in Zorinskiye mires

Показатель / Index	Глубокий непересыхающий биотоп Deep non-drying biotope		Мелкие пересыхающие биотопы Shallow drying out biotopes	
			массовое развитие вида numerous species devel- opment	пересыхание биотопа drying out of biotope
	№ 8, тростниковый, 2002 г. <i>Segmentina nitida</i> + <i>Lumbricidae</i> sp.	№ 8, тростниковый, 2003 г. <i>Planorbis planorbis</i> + <i>Cyphon</i> spp.	№ 23, сфагновая моча- жина, 2002 г. <i>Cyphon</i> spp. + <i>Lymnaea stagnalis</i>	№ 8, сфагновая моча- жина, 2003 г. <i>Cyclocalyx scholtzii</i> + <i>Anisus septemgyratus</i>
<i>n</i>	23	26	30	5
<i>H</i>	3.85±0.08	3.40±0.06	0.71±0.02	1.43±0.13
<i>α</i>	3.69	3.70	3.19	0.81
<i>F</i>	0.15	0.28	0.85	0.38
<i>C_N</i>	0.11	0.14	0.84	0.53
<i>C_B</i>	0.19	0.27	0.44	0.38

Максимальным числом гильдий, несмотря на различный объём слагающих сообщества видов, отличаются сообщества осокового бол. «Синютино» (по 8 из 9, выявленных в болоте), что обуславливает наивысший уровень трофического разнообразия – 2.2. В сообществах бол. «Осоковое» отмечено по 7 гильдий в каждом (из 8 выявленных), однако разнообразие резко отличается из-за супердоминирования крупных хищников в центральной мочажине. В результате, несмотря на высокий трофический потенциал сообщества, $H_{гил}$ падает с 2.1 в центре болота до 0.3 на периферии, при максимальной концентрации доминирования биомассы

($C_{6/21}=0.9$). В биоценозах бол. Клюквенное-1 число гильдий колебалось от 5 до 8, из 9 выявленных для болота. Уровень разнообразия как правило относительно стабилен, но невысок ($H_{гил}=1.4–1.9$). Минимальным трофическим разнообразием отличались сообщества бол. Клюквенное-3, где при наличии 8 выявленных для болота гильдий в разные годы в сообществах функционировали от 4 до 7 гильдий. При этом показатели разнообразия резко изменялись за счёт возрастания уровня хищничества – $H_{гил}=1.6–0.7$ на периферии, 1.2–0.5 в центре [Прокин, Силина, 2007a (Prokin, Silina, 2007a)].

Уровень конкуренции (X/M) возрастал от 0.7 в бол. «Синютино» до 3.2 в бол. Клюквенное-3. По сравнению с данными для нейтральных и закисленных малых озёр [Иванов, 1999, 2000 (Ivanov, 1999, 2000)], где соотношение значительно меньше единицы (0.6–0.5, редко до 1.25) и обычно снижается до 0.3 в более богатых видами сообществах зоопланктона, для болотных донных сообществ отмечен очень высокий уровень конкуренции.

Уровень каннибализма отличался в различных биоценозах и был стабильно высоким в тростниково-рогозово-кувшинковом биоценозе во все годы исследований (29–36%), тростниково-сфагновом биоценозе бол. Клюквенное-1 (27–32%) в 1999–2000 гг. и в более глубоких

центральных мочажинах других болот, что, очевидно, обусловлено оптимальностью гидрологических условий для обитания крупных хищников – разнокрылых стрекоз и крупных плавунцов.

Основные тенденции изменения трофической структуры в сукцессионном ряду болот Усманского бора следующие: снижение трофического разнообразия; возрастание конкуренции; увеличение доли «хищной» биомассы при снижении разнообразия облигатных хищников и возрастании роли факультативных хищников; снижение доли «мирных» полифагов и фитофагов; некоторое увеличение уровня детритофагии, особенно в переходных болотах (см. таблицу 8).

Таблица 8. Трофическая структура некоторых сообществ макрозообентоса болот Усманского бора

Table 8. Trophic structure of some macrozoobenthos communities in mires of the Usman pine-forest

Показатель Index	Болото, биотоп, год Mire, biotope, year		
	«Синютино», глубокая мочажина 2002 г. “Sinyutino”, deep hollow, 2002	Клюквенное-1, тростниково-сфагновый, 1999 г. Klyukvennoye-1, reed-Sphagnum, 1999	Клюквенное-3, центр водоёма окрайка, 2002 Klyukvennoye-3, central part of periphery pool, 2002
$H_{эл}$	2.2±0.02	1.4±0.06	1.1±0.01
X/M	0.9	0.8	1.8
n облигатных хищников	19	12	9
«Хищная» биомасса, %	18.0	66.6	78.0
B факультативных хищников, %	1.5	0.03	–
B детритофагов, %	21.5	26.0	7.3
B «мирных» полифагов, %	45.1	22.3	14.7
B фитофагов, %	14.7	6.4	–

В условиях болот Усманского бора проявляются сопряженные колебания обилия хищных и «мирных» видов, с многолетним ступенчатым шагом запаздывания, в отличие от малых кислых озёр [Иванов, 1999 (Ivanov, 1999)]. В одних случаях происходит резкая деградация общего видового спектра с исчезновением преимущественно «мирных» видов (предварительно их численность сокращается при том же разнообразии); в других – либо замещение видов жертв более мелкими представителями гильдии, либо без изменения числа мирных видов уменьшается их обилие. Это приводит к сокращению биомассы хищников, с проявлением lag-эффекта, в одних случаях с трофическим обеднением на уровне гильдий и даже групп, в других – без него. В отдельные годы, после сильного хищного прессинга, длина трофической цепи сокращается за счёт негенерализующих хищников, что характерно и для кислых озёр [Лазарева и др., 2003 (Lazareva et al., 2003)].

Число трофических уровней в большинстве сообществ составляло 5, иногда до 4, в ре-

зультате отсутствия факультативных либо верховных хищников. Число трофических групп также равнялось 5, в некоторых случаях снижаясь до 4 или 3.

Разнообразие трофических гильдий Зоринских болот, по сравнению с болотами Усманского бора, расширяется за счёт гильдий хищников – эндопаразитов (мермитиды) и гемофагов моллюсков (р. *Glossiphonia*), при отсутствии сестоно-фитодетритофагов-фильтраторов (р. *Musculium*). В условиях быстро пересыхающих микроводоёмов Зоринских болот двустворчатые моллюски представлены видами, способными, кроме фильтрации, к собиранию пищи с субстрата (р. *Amesoda*, эвгленсиды). Ежегодно в каждом из сообществ отмечено от 10 до 5 гильдий, при этом в постоянно функционирующих гидробиоценозах наблюдается сокращение числа гильдий в многоводном году (на 2–5) в результате образования биотических лакун на широкой обводнённой площади болот. Чаше элиминируют хищные полифаги [Silina, Prokin, 2008b].

Трофическое разнообразие сообществ было высоким (≈ 2 бит/экз. гильдии). Этот факт можно объяснить особенностью существования болот в условиях вторичной степи, где в местах длительного существования водоёмов происходит концентрация водных беспозвоночных. В осоковых и тростниковых биоценозах болот трофическое разнообразие находится в пределах 1.8–1.3. Минимальный его уровень отмечен в деградирующем в результате мелиорации бол. № 23, где на периферии $H_{эл}=0.53$. Во всех исследуемых сообществах трофическое разнообразие в многоводном году снижалось в 1.3–3.3 раза. В 60% случаев это было сопряжено с уменьшением видового разнообразия сообществ, в 40% – при постоянном либо возрастающем числе видов на фоне резкого доминирования биомассы отдельных гильдий (хищников-хватателей, фитодетритофагов собирателей, детритофагов собирателей).

Уровень конкуренции зависел от водности года и ценотических перестроек, о чем сви-

детельствует более резкая динамика в периферических сообществах. Значения X/M составляли 0.7–1.4 для сфагновых болот, при наибольшей амплитуде показателя в тростниково-сфагновом болоте (1.7–0.4). Уровень каннибализма наиболее стабилен в бол. № 29 (21–23%), его минимальное значение зарегистрировано в бол. № 23 – от 10–8%, до нуля.

В условиях остепненного Зоринского участка сукцессионные тенденции изменения трофической структуры выражены менее наглядно, чем в Усманском бору, или имеют противоположную направленность: трофическое разнообразие сообществ снижается от переходных к верховым болотам, при возрастании конкуренции; в сукцессионном ряду уменьшается доля «хищной» биомассы при увеличении роли факультативных хищников; снижение доли «мирных» полифагов выражено четче, чем фитодетритофагов; значительно возрастает уровень детритофагии (см. таблицу 9).

Таблица 9. Трофическая структура некоторых сообществ макрозообентоса Зоринских болот

Table 9. Trophic structure of some macrozoobenthos communities in Zorinskiye mires

Показатель Index	Болото, биотоп, год Mire, biotope, year		
	№ 29, осоковый пояс, 2003 г.	№ 8, тростниково- сфагновая мочажина, 2002 г.	№ 29, сфагновая мочажина 2003 г.
	No 29, sedge belt, 2003	No 8, reed- <i>Sphagnum</i> hollow, 2002	No 29, <i>Sphagnum</i> hollow, 2003
$H_{эл}$	1.48±0.03	1.83±0.01	1.93±0.06
X/M	1.4	1.7	0.8
n облигатных хищников	10	12	8
«Хищная» биомасса, %	63.0	51.1	18.4
B факультативных хищников, %	1.4	5.5	–
B детритофагов, %	–	26.0	43.8
B «мирных» полифагов, %	21.4	17.5	24.3
B фитофагов, %	14.9	2.3	13.5

Возрастание доли «хищной» биомассы в условиях Усманского бора, в отличие от снижения этой доли в сообществах Зоринских болот, очевидно, является следствием преобладания среди хищников в сообществах зрелых биоценозов крупных амфибиотических видов стрекоз. В Зоринских болотах «хищная» биомасса складывается преимущественно мелкими видами гетеротопных жесткокрылых, что харак-

терно для временных малых водоёмов. Постоянство гидрологического режима и значительная роль хищников определяют более четкую выраженность сукцессионных тенденций в изменении трофической структуры сообществ макрозообентоса Усманского бора, чем в сообществах болот остепненного Зоринского участка Центрально-Черноземного заповедника [Прокин, 2005 (Prokin, 2005)].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате наших исследований состав водной макрофауны террасных и водораздельных болот среднерусской лесостепи обнаружено 530 видов и групп беспозвоночных. Выявлены характерные особенности фауны: 1) наибольшее видовое богатство в классе In-

сеста (75%), с доминированием двукрылых и жесткокрылых; 2) значительная доля полуводных и гигрофильных видов; 3) преобладание брюхоногих среди моллюсков; 4) низкое разнообразие мшанок, ракообразных, поденок, веснянок, клопов и ручейников.

Максимальным видовым богатством и таксономическим разнообразием, по сравнению с сообществами зоофитоса и торфа сфагновых ассоциаций, отличается макрозообентос. В зоофитосе и торфяных зооценозах сфагновых ассоциаций фаунистический состав обедняется за счёт элиминации ракообразных, пиявок, большинства моллюсков и насекомых (за исключением двукрылых и жесткокрылых). По мере увеличения сукцессионной зрелости болот разнообразие макрозообентоса снижается.

В долготном отношении преобладают транспалеаркты и европейские виды, в широтном – ограниченные в своем распространении бореальным поясом, что характеризует болота как рефугиумы бореальных видов в лесостепи. По мере сукцессионного развития болот возрастает роль видов, широко распространенных в долготном аспекте, и бореальных – в широтном.

В фауне преобладают «широкие» и абатофильные лимнобионты, велика роль политопных видов и гемигидробионтов. Специфичны и преферентны к болотным сообществам 13.5% видов, индифферентны или являются случайными – 80.7%. Специфичные палюстробионты исследованной территории находятся на южных границах ареалов, что подтверждает формирование болотной фауны под влиянием бореальной зоны Палеарктики.

Наиболее разнообразны амфибиотические насекомые (42%), второстепенными являются гетеротопы (19%) и гомотопные гидробионты (15%). В сукцессионных рядах болот по мере их зрелости уменьшается роль гомотопных гидробионтов и увеличивается роль метакватопов.

Среднесезонная численность макрозообентоса и сфагнового зоофитоса, как правило, находились в пределах $400\text{--}2000 \text{ экз./м}^2$, в торфяных зооценозах – $50\text{--}400 \text{ экз./м}^2$. Среднесезонная биомасса макрозообентоса составляла $1\text{--}10 \text{ г/м}^2$, зоофитоса и торфяных зооценозов – $0.1\text{--}1.0 \text{ г/м}^2$.

В большинстве сообществ зообентоса информационное разнообразие составляет 2–3.5 бит/экз. В ряду болот Усманского бора проявляется тенденция разбалансировки структуры сообществ от осоковых стадий через осоково-или тростниково-сфагновые к стадиям «озёрного» облика или деградации болотных экосистем при переходе в сушу (метаклимат). В ряду Зоринских болот более оптимальной структурой характеризуются сообщества мочажин, дольше функционирующие как гидробиоценозы.

В трофической структуре сообществ наибольшее значение имели группы «мирных» по-

лифагов и зоофагов, наименьшее – фитофаги. Промежуточное положение занимали детритофаги и факультативные хищники. Трофическое разнообразие в различных сообществах составляло в большинстве случаев 1.0–2.0 бит/экз. гильдии. Отмечена тенденция снижения трофического разнообразия по мере возрастания сукцессионной зрелости биоценозов при увеличении конкуренции.

Более четко сукцессионные тенденции в информационной и трофической структурах сообществ макрозообентоса проявляются в «экстразонально бореальных» условиях Усманского бора. В условиях остепнённого Зоринского участка сообщества в большей степени зависят от внешних факторов, чем от естественных автогенных трансформаций.

В процессе болотообразования водная среда жизни преобразуется в наземную, и, таким образом, локальная болотная сукцессионная система представляет собой автогенный экотон экосистемного уровня [Прокин и др., 2012 (Prokin et al., 2012)]. М.В. Ермохиным [2007 (Ermokhin, 2007)] были предложены критерии для выделения экотонных для маргинальных биоценологических структур на границе раздела сред вода-суша: 1) переходных форм, 2) функционального контакта, 3) доминирования амфибионтов и гетеротопов, 4) полидоминантности сообществ, 5) краевого эффекта. Данные критерии оказались вполне применимы и к болотным экотонам. Большинство палюстробионтов, специфических обитателей болот, можно отнести к «переходным формам» – это атмосферно-дышащие на стадии личинки насекомые, устойчивые к низким рН. Функциональный контакт водной и наземной сред существует на протяжении всего процесса болотообразования и является его неотъемлемой частью. Доминирование амфибионтов и гетеротопов наблюдается как по видовому богатству в болотной фауне макробеспозвоночных, так и по количественным характеристикам (численности и биомассе) сообществ. Полидоминантность свойственна абсолютному большинству исследованных сообществ, случаи супердоминирования одного или двух видов крайне редки. Краевой эффект в сложении локальной болотной фауны в целом проявляется в сочетании беспозвоночных с различной приуроченностью к водной среде, которые сменяют друг друга в ходе сукцессии экосистемы. Буферность близко связанная с краевым эффектом, которую также следует считать критерием экотона, проявляется в том, что каждая стадия сукцессии более или менее благоприятна для групп с разной приуроченностью к водной среде. Следова-

тельно, полнота сукцессионного ряда обеспечивает максимальные буферность и краевой эффект, которые вероятно имеют зональные ограничения в связи с усечением сукцессионных рядов по механизму «ландшафтных фильтров».

Таким образом, изучение состава и структуры сообществ водных макробеспозво-

ночных лишний раз позволяет охарактеризовать болотные экосистемы как экотоны, что очевидно при изучении растительности и её автогенной сукцессии в процессе болотообразования, но было совсем не очевидно для комплексов животного населения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор сердечно благодарит А.Е. Силину и В.Б. Голуба (Воронежский государственный университет), под руководством которых выполнялась данное исследование, прошедшее этапы курсовых работ, бакалаврской, магистерской и кандидатской диссертаций. Также автор благодарит А.В. Крылова (ИБВВ РАН), с которым мы обсуждали эту работу. Кроме того, следует поблагодарить многочисленных коллег, помогавших мне на стадиях сбора материала и его дальнейшей обработки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2001. 147 с.
- Арабина И.П., Савицкий Б.П., Рыдний С.А. Бентос мелиоративных каналов Полесья. Минск: Ураджай, 1988. 40 с.
- Боч М.С., Мазинг В.В. Экосистемы болот СССР. Л.: Наука, 1979. 188 с.
- Волкова Е.М. Типы болот и их распространение на территории Среднерусской возвышенности // Материалы конф. «VIII Галкинские Чтения» (Санкт-Петербург, 2–3 февраля 2017 г.). СПб.: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2017. С. 21–22.
- Дроздов К.А. Ландшафтные парагенетические комплексы среднерусской лесостепи. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1978. 160 с.
- Дроздов К.А., Хмелев К.Ф. Усманский бор // Природа и ландшафты Подворонежья. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1983. С. 77–79.
- Ермохин М.В. Проблемы и перспективы исследований краевых структур биоценозов рек и водоёмов речных долин // Актуальные вопросы изучения микро-, мейозообентоса и фауны зарослей пресноводных водоёмов: Тематические лекции и материалы I Междунар. школы-конф., Россия, Борок, 2–7 октября. Н. Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 101–129.
- Жадин В.И. Методы гидробиологического исследования. М.: Высшая школа, 1960. 188 с.
- Животова Е.Н., Коротеева О.А. К изучению гидрохимического режима некоторых водоёмов Усманского бора // Гидробиологические исследования водоёмов Среднерусской лесостепи. Воронеж: Воронеж гос. ун-т, 2002. С. 221–228.
- Залетаев В.С. Экологически дестабилизированная среда: (Экосистемы аридных зон в изменяющемся гидрологическом режиме). М.: Наука, 1989. 150 с.
- Золотухин Н.И., Рыжков О.В., Филатова Т.Д. История организации, научные исследования и общие сведения о Зоринском участке Центрально-Черноземного заповедника // Природные условия и биологическое разнообразие Зоринского заповедного участка в Курской области. Тула, 2001. С. 7–30. (Тр. Центрально-Черноземного гос. запов.; вып. 17).
- Иванов В.К. Особенности взаимодействий хищник-жертва и горизонтальное распределение макрозообентоса малых озёр различной типологии // Экология. 2000. № 6. С. 426–431.
- Иванов В.К. Трофическая структура, пищевые сети макробентоса прибрежья мелководного озера и их пространственно-временные отличия в масштабе двух станций // Успехи современной биологии. 1999. Т. 119, № 5. С. 504–510.
- Извекова Э.И. Питание / Экология массовых видов донных беспозвоночных // Бентос Учинского водохранилища. М.: Наука, 1980. С. 39–121.
- Извекова Э.И. Питание и пищевые связи личинок массовых видов хирономид Учинского водохранилища. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1975. 20 с.
- Камышев Н.С. Водораздельные сфагновые болота Окско-Донской низменности // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1967. Т. 72, вып. 2. С. 66–75.
- Камышев Н.С. Сравнительная характеристика сфагновых болот Окско-Донской низменности // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77, вып. 3. С. 88–99.
- Кац Н.Я. Болота Земного шара. М.: Наука, 1971. 296 с.
- Кац Н.Я. Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. М.: Географгиз, 1948. 480 с.
- Крылов А.В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.
- Лазарева В.И., Жгарёва Н.Н., Гусаков В.А., Иванов В.К. Структура трофической сети сообществ беспозвоночных в трёх небольших озёрах с различным уровнем закисления вод: зообентос и литоральные зооценозы // Биология внутренних вод. 2003. № 4. С. 73–84.

- Мильков Ф.Н. (ред.). Физико-географическое районирование центральных черноземных областей. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1961. 264 с.
- Пржиборо А.А. Население двукрылых (Insecta, Diptera) в прибрежной зоне озёр Пионерского и Придорожного и количественная оценка его обилия // Закономерности гидробиологического режима водоёмов различного типа. М.: Научный мир, 2004. С. 102–121.
- Прокин А.А. Состав и структура сообществ водных макробеспозвоночных террасных и водораздельных болот среднерусской лесостепи. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2005. 24 с.
- Прокин А.А., Крылов А.В., Жгарева Н.Н., Цветков А.И., Дубов П.Г. Водные макробеспозвоночные и зоопланктон в составе авто- и аллогенных экотонных континентальных водоёмов: вопросы типизации // Проблемы изучения краевых структур биоценозов: материалы III Междунар. науч. конф. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2012. С. 98–104.
- Прокин А.А., Петров П.Н. Возможное адаптивное значение характера окраски имаго жуков-плавунцов (Coleoptera, Dytiscidae) // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран: Материалы III Всерос. симп. по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж: Изд.-полиграф. центр Воронеж. гос. ун-та, 2007. С. 260–265.
- Прокин А.А., Силина А.Е. К изучению макрозоофитоса болот среднерусской лесостепи // Актуальные вопросы изучения микро-, мейзообентоса и фауны зарослей пресноводных водоёмов: Тематические лекции и материалы I Междунар. шк.-конф., Россия, Борок, 2–7 октября. Н. Новгород: Вектор ТиС, 2007б. С. 244–249.
- Прокин А.А., Силина А.Е. Материалы к изучению террасных водоёмов Усманского бора (III): макрозообентос // Труды Воронеж. гос. заповедника. Вып. 24. Воронеж: ВГПУ, 2007а. С. 300–367.
- Пьявченко Н.И. Торфяники Русской лесостепи. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 191 с.
- Силина А.Е., Прокин А.А. Донная макрофауна болота Клюквенное-1 в Усманском бору // Гидробиологические исследования водоёмов Среднерусской лесостепи Воронеж: Воронеж. гос. ун-т, 2002. С. 151–220.
- Силина А.Е., Прокин А.А. Экологические группировки водных беспозвоночных террасных и водораздельных болот среднерусской лесостепи // Проблемы изучения краевых структур биоценозов: Материалы 2-й Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 2008а. С. 91–95.
- Силина А.Е., Прокин А.А. Эколого-фаунистический обзор макрозообентоса болотных водоёмов Зоринского участка Центрально-Черноземного заповедника // Труды Хопёрского гос. заповедника. Вып. 10. Воронеж: Изд.-полиграф. центр «Научная книга», 2016. С. 252–290.
- Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоёмов. Л.: Наука, 1970. 372 с.
- Сукачев В.Н. К истории растительного покрова Европейского лесостепья // Вопросы географии. 1951. Т. 24. С. 153–164.
- Филиппов Д.А., Прокин А.А., Пржиборо А.А. Методы и методики гидробиологического исследования болот: учебное пособие. Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та, 2017. 207 с.
- Хмелев К.Ф. Ботанико-географическое районирование болот Центрального Черноземья // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. 1975. № 6. С. 65–70.
- Хмелёв К.Ф. Закономерности развития болотных экосистем Центрального Черноземья. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1985. 168 с.
- Хмелев К.Ф. Растительность сфагновых болот бассейна р. Матыры (средняя часть Окско-Донской низменности) // Бот. журн. 1970. Т. 55, № 2. С. 292–299.
- Хмелев К.Ф. Травяные болота лесостепной и степной зон Европейской части России // Биоразнообразие и экологические особенности природы Русской лесостепи: Сб. науч. ст., посвящ. 75-летию гос. заповедника «Галичья гора». Воронеж, 2000. С. 111–115.
- Krivenko V.G. (ed.) Wetlands in Russia. Vol. 3. Wetlands on the Ramsar Shadow List. Moscow: Wetlands International Global Series 3, 2000. 490 p.
- Locke A., Sprules V.G. Effects of lake acidification and recovery on the stability of zooplankton food webs // Ecology. 1994. Vol. 75, № 2. P. 498–506.
- Minor M.A., Ermilov S.G., Philippov D.A., Prokin A.A. Relative importance of local habitat complexity and regional factors for assemblages of oribatid mites (Acari: Oribatida) in *Sphagnum* peat bogs // Experimental and Applied Acarology. 2016. Vol. 70, is. 3. P. 275–286. DOI: 10.1007/s10493-016-0075-9.
- Monakov A.V. Feeding of freshwater invertebrates. Ghent: Kenobi Productions, 2003. 373 p.
- Nilsson A.N. Coleoptera Gyrinidae, Whirligig beetles // Aquatic insects of North Europe – A taxonomic Handbook. Stenstrup, 1996a. P. 124–129.
- Nilsson A.N. Coleoptera Halipidae, Crawling water beetles // Aquatic insects of North Europe – A taxonomic Handbook. Stenstrup, 1996b. P. 131–138.
- Nilsson A.N. Coleoptera Dytiscidae, Diving water beetles // Aquatic insects of North Europe – A taxonomic Handbook. Stenstrup, 1996c. P. 145–172.
- Pimm S.L., Lawton J.H., Cohen J.E. Food web patterns and their consequences (a review) // Nature. 1991. Vol. 350. P. 669–674.
- Silina A.E., Prokin A.A. The trophic structure of macrozoobenthos in marsh water bodies of the Forest-Steppe zone in the Middle Russian Hills // Inland Water Biology. 2008b. Vol. 1, № 3. P. 231–240. DOI: 10.1134/S1995082908030061

REFERENCES

- Alimov A.F. 2001. Elementy teorii funktsionirovaniya vodnykh ekosistem [Elements of aquatic ecosystem function theory]. Sankt-Peterburg: Nauka. 147 s. [In Russian]
- Arabina I.P., Savitskiy B.P., Rydnyy S.A. 1988. Bentos meliorativnykh kanalov Poles'ya [Benthos of the meliorative channels in Polesye]. Minsk: Uradzhay. 40 s. [In Russian]
- Botch M.S., Mazing V.V. 1979. Ekosistemy bolot SSSR [Mire's ecosystems of the USSR]. Leningrad: Nauka. 188 s. [In Russian]
- Drozdov K.A. 1978. Landshaftnyye parageneticheskie komplekсы srednerusskoj lesostepi [Landscape paragenetic complexes of the Middle Russian forest-steppe]. Voronezh: Izd-vo Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. 160 s. [In Russian]
- Drozdov K.A., Khmelev K.F. 1983. Usmanskij bor [The Usman pine-forest] // Priroda i landshafty Podvoronezh'ya. Voronezh: Izd-vo Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. S. 77–79. [In Russian]
- Ermokhin M.V. 2007. Problemy i perspektivy issledovaniy krayevykh struktur biotsenozov rek i vodoyomov rechnykh dolin [Problems and perspectives of investigations of marginal structures of biocoenoses of rivers and water bodies in rivers valleys] // Aktual'nyye voprosy izucheniya mikro-, mezoobzobentosa i fauny zaroslej presnovodnykh vodoyomov: Tematicheskiye lektsii i materialy I Mezhdunarodnoj shkoly-konf., Rossiya, Borok, 2–7 oktyabrya. Nizhnij Novgorod: Vektor TiS. S. 101–129. [In Russian]
- Ivanov V.K. 1999. Troficheskaya struktura, pischevyye seti makrobentosa pribrezh'ya melkovodnogo ozero i ikh prostranstvenno-vremennyye otlichiya v masshtabe dvukh stantsiy [Trophic structure, food-webs of shallow water macrozoobenthos and its spatial-temporal differences in scale of two stations] // Uspekhi sovremennoj biologii. Vol. 119, № 5. S. 504–510. [In Russian]
- Ivanov V.K. 2000. Osobennosti vzaimodejstviya khishchnik-zhertva i gorizontall'noye raspredeleniye makrozoobentosa malykh ozer razlichnoj tipologii [Peculiarities of predator-prey interactions and horizontal distribution of macrozoobenthos in different-types lakes] // Ekologiya. № 6. S. 426–431. [In Russian]
- Izvekova E.I. 1975. Pitaniye i pischevyye svyazi lichinok massovykh vidov khironomid Uchinskogo vodokhranilisha [Feeding and food connections of larvae of Chironomids dominant species in Uchinskoye reservoir]. Avtoreferat dissertatsii na soiskanie uchenoj stepeni kandidata biol. nauk. Moskva. 20 s. [In Russian]
- Izvekova E.I. 1980. Pitaniye / Ekologiya massovykh vidov donnykh bespozvonochnykh [Feeding / Ecology of dominant species of benthic invertebrates] // Bentos Uchinskogo vodokhranilisha. Moskva: Nauka. S. 39–121. [In Russian]
- Kamyshev N.S. 1967. Vodorazdel'nyye sfagnovyye bolota Oksko-Donskoj nizmennosti [Watershed *Sphagnum* bogs of the Oka-Don lowland] // Byulleten' MOIP. Otdel biologicheskij. Vol. 72, issue 2. S. 66–75. [In Russian]
- Kamyshev N.S. 1972. Sravnitel'naya kharakteristika sfagnovykh bolot Oksko-Donskoj nizmennosti [Comparative characteristics of *Sphagnum* bogs in the Oka-Don lowland] // Byulleten' MOIP. Otdel biologicheskij. Vol. 77, is. 3. S. 88–99. [In Russian]
- Kats N.Ya. 1948. Tipy bolot SSSR i Zapadnoj Evropy i ikh geographicheskoye rasprostraneniye [Mire's types in USSR and Western Europe and its geographical distribution]. Moskva: Geografiz. 480 s. [In Russian]
- Kats N.Ya. 1971. Bolota Zemnogo shara [Swamps of the Earth]. Moskva: Nauka. 296 s. [In Russian]
- Khmelev K.F. 1970. Rastitel'nost' sfagnovykh bolot bassejna r. Matyry (srednyaya chast' Oksko-Donskoj nizmennosti) [Vegetation of *Sphagnum* mires of Matyre River basin (middle part of the Oka-Don lowland)] // Botanicheskij zhurnal. Vol. 55. № 2. S. 292–299. [In Russian]
- Khmelev K.F. 1975. Botaniko-geograficheskoye rajonirovaniye bolot Tsentral'nogo Chernozem'ya [Botanico-geographical zonation of mires of the Central Black-Soil region] // Nauchnye dokady vysshej shkoly. Biologicheskkiye nauki. № 6. S. 65–70. [In Russian]
- Khmelev K.F. 1985. Zakonomernosti razvitiya bolotnykh ekosistem Tsentral'nogo Chernozem'ya [Regularities of mires ecosystems development in the Central Chernozem Region]. Voronezh: Izd-vo Voronezhskogo universiteta. 168 s. [In Russian]
- Khmelev K.F. 2000. Travyanyye bolota lesostepnoj i stepnoj zon Yevropejskoj chasti Rossii [Grassy mires of forest-steppe and steppe zones of the European part of Russia] // Bioraznoobrazie i ekologicheskkiye osobennosti prirody Russkoj lesostepi: Sbornik nauch. statej, posvyaschennykh 75-letiyu gosudarstvennogo zapovednika "Galich'ya gora". Voronezh. S. 111–115. [In Russian]
- Krivenko V.G. (ed.) 2000. Wetlands in Russia. Vol. 3. Wetlands on the Ramsar Shadow List. Moscow: Wetlands International Global Series 3. 490 s.
- Krylov A.V. 2005. Zooplankton ravninnykh malykh rek [Zooplankton of plane's small rivers]. Moskva: Nauka. 263 s. [In Russian]
- Lazareva V.I., Zhigareva N.N., Gusakov V.A., Ivanov V.K. 2003. Struktura troficheskoy seti soobschestv bespozvonochnykh v trekh nebol'shikh ozerakh s razlichnym urovnem zakisleniya vod: zoobentos i litoral'nyye zootsenozy [The structure of trophic web of invertebrates communities in three small lakes with different level of acidification: zoobenthos and littoral zoocoenoses] // Biologiya vnutrennikh vod. № 4. S. 73–84. [In Russian]

- Locke A., Sprules V.G. 1994. Effects of lake acidification and recovery on the stability of zooplankton food webs // Ecology. Vol. 75, № 2. P. 498–506.
- Mil'kov F.N. (ed). 1961. Fiziko-geograficheskoye rajonirovaniye tsentral'nykh chernozemnykh oblastej [Physico-geographical zonation of Central Black-Soils Oblasts]. Voronezh: Izd-vo Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. 264 s. [In Russian]
- Minor M.A., Ermilov S.G., Philippov D.A., Prokin A.A. 2016. Relative importance of local habitat complexity and regional factors for assemblages of oribatid mites (Acari: Oribatida) in *Sphagnum* peat bogs // Experimental and Applied Acarology. Vol. 70, is. 3. P. 275–286. DOI: 10.1007/s10493-016-0075-9.
- Monakov A.V. 2003. Feeding of freshwater invertebrates. Ghent: Kenobi Productions. 373 p.
- Nilsson A.N. 1996a. Coleoptera Gyrinidae, Whirligig beetles // Aquatic insects of North Europe – A taxonomic Handbook. Stenstrup. P. 124–129.
- Nilsson A.N. 1996b. Coleoptera Haliplidae, Crawling water beetles // Aquatic insects of North Europe – A taxonomic Handbook. Stenstrup. P. 131–138.
- Nilsson A.N. 1996c. Coleoptera Dytiscidae, Diving water beetles // Aquatic insects of North Europe – A taxonomic Handbook. Stenstrup. P. 145–172.
- Philippov D.A., Prokin A.A., Przhiboro A.A. 2017. Metody i metodiki gidrobiologicheskogo issledovaniya bolot: uchebnoe posobie. [Methods and methodology of hydrobiological study of mires: tutorial]. Tyumen': Izd-vo Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. 207 s. [In Russian]
- Pimm S.L., Lawton J.H., Cohen J.E. 1991. Food web patterns and their consequences (a review) // Nature. Vol. 350. P. 669–674.
- Prokin A.A. 2005. Sostav i struktura soobshchestv vodnykh makrobespozvonochnykh terrasnykh i vodorazdel'nykh bolot srednerusskoj lesostepi [Composition and structure of water macroinvertebrates communities of terrace and watershed mires of the Middle Russian forest-steppe]. Avtoreferat dissertatsii na soiskanie uchenoj stepeni kandidata biol. nauk. Borok. 24 s. [In Russian]
- Prokin A.A., Krylov A.V., Zhigareva N.N., Tsvetkov A.I., Dubov P.G. 2012. Vodnyye makrobespozvonochnyye i zooplankton v sostave avto- i allogennykh ekotonov kontinental'nykh vodoyomov: voprosy tipizatsii [Water macroinvertebrates and zooplankton as a component of auto- and allogenic ecotones of continental waters: questions of typification] // Problemy izucheniya krayevykh struktur biotsenozov: materialy III Mezhdunarodnoj nauch. konf. Saratov: Izd-vo Saratovskogo universiteta. S. 98–104. [In Russian]
- Prokin A.A., Petrov P.N. 2007. Vozmozhnoe adaptivnoe znachenie kharaktera okraski imago zhukov-plavuntsov (Coleoptera, Dytiscidae) [Possible adaptive role of coloration type in adult diving beetles (Coleoptera, Dytiscidae)] // Problemy vodnoy entomologii Rossii i sopredel'nykh stran: Materialy III Vserossijskogo simpoziuma po amfibioticheskim i vodnym nasekomym. Voronezh: Izdatel'sko-poligraficheskij tsentr Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. S. 260–265. [In Russian]
- Prokin A.A., Silina A.Ye. 2007a. Materialy k izucheniyu terrasnykh vodoyomov Usmanskogo bora (III): makrozoobentos [Materials to study of terrace water bodies of the Usman pine-forest (III): macrozoobenthos] // Trudy Voronezhskogo gosudarstvennogo zapovednika. Vyp. 24. Voronezh: VGPU. S. 300–367. [In Russian]
- Prokin A.A., Silina A.Ye. 2007b. K izucheniyu makrozoofitosa bolot Srednerusskoj lesostepi [To study of phytofauna of mires of the Middle Russian forest-steppe] // Aktual'nyye voprosy izucheniya mikro-, meyozoobentosa i fauny zaroslej presnovodnykh vodoyomov: Tematicheskiye lektzii i materialy I Mezhdunarodnoj shkoly-konf., Rossiya, Borok, 2–7 oktyabrya. Nizhnij Novgorod: Vektor TiS. S. 244–249. [In Russian]
- Przhiboro A.A. 2004. Naseleniye dvukrylykh (Insecta, Diptera) v pribrezhnoj zone ozyor Pionerskogo i Pridorozhnogo i kolichestvennaya otsenka yego obiliya [Dipterans population (Insecta, Diptera) in shore zone of Pionerskoye and Pridorozhnoye lakes, and its quantitative estimation] // Zakonomernosti gidrobiologicheskogo rezhima vodoyomov razlichnogo tipa. Moskva: Nauchnyj mir. S. 102–121. [In Russian]
- Pyavchenko N.I. 1958. Torfyaniki Russkoj lesostepi [The moors of Russian forest-steppe]. Moskva: Izd-vo AN SSSR. 191 s. [In Russian]
- Silina A.E., Prokin A.A. 2008b. The trophic structure of macrozoobenthos in marsh water bodies of the Forest-Steppe zone in the Middle Russian Hills // Inland Water Biology. Vol. 1, № 3. P. 231–240. DOI: 10.1134/S1995082908030061
- Silina A.Ye., Prokin A.A. 2002. Donnaya makrofauna bolota Klyukvennoe-1 v Usmanskoy boru [Bottom macrofauna of mire Klyukvennoe-1 in the Usman pine-forest] // Gidrobiologicheskoye issledovaniya vodoyomov Srednerusskoj lesostepi. Voronezh: Voronezhskij gosudarstvennyj universitet. S. 151–220. [In Russian]
- Silina A.Ye., Prokin A.A. 2008a. Ekologicheskiye gruppirovki vodnykh bespozvonochnykh terrasnykh i vodorazdel'nykh bolot srednerusskoj lesostepi [Ecological groups of water invertebrates of terrace and watershed mires of the Middle Russian forest-steppe] // Problemy izucheniya krayevykh struktur biotsenozov: Materialy 2-j Vserossijskoj nauch. konf. s mezhdunarodnym uchastiyem. Saratov: Izd-vo Saratovskogo universiteta. S. 91–95. [In Russian]
- Silina A.Ye., Prokin A.A. 2016. Ekologo-faunisticheskij obzor makrozoobentosa bolotnykh vodoyomov Zorinskogo uchastka Tsentral'no-Chernozemnogo zapovednika [Ecologo-faunistic review of macrozoobenthos of mire's water bodies of Zorinsky cluster of the Tsentralno-Chernozemny Reserve] // Trudy Khoperskogo gosudarstvennogo zapovednika. Vyp. 10. Voronezh: Izdatel'sko-poligraficheskij tsentr «Nauchnaya kniga». S. 252–290. [In Russian]
- Starobogatov Ya.I. 1970. Fauna mollyuskov i zoogeograficheskoye rajonirovaniye kontinental'nykh vodoyomov [Fauna of mollusks and zoogeographical zonation of continental waters]. Leningrad: Nauka. 372 s. [In Russian]

- Sukachev V.N. 1951. K istorii rastitel'nogo pokrova Yevropejskogo lesostep'ya [To the history of vegetation cover of European forest-steppe] // Voprosy geografii. Vol. 24. S. 153–164. [In Russian]
- Volkova E.M. 2017. Tipy bolot i ikh rasprostraneniye na territorii Srednerusskoy vozvyshehnosti [The types of mires and their distribution on the Middle-Russian Upland] // Materialy konferentsii «VIII Galkinskiye Chteniya» (Sankt-Peterburg, 2–3 fevralya 2017 g.). Sankt-Peterburg.: Izd-vo SPbGETU «LETI». S. 21–22. [In Russian]
- Yemel'yanov A.F. 1974. Proposals on the classification and nomenclature of ranges // Entomological Review. Vol. 53, № 3. P. 11–26.
- Zaletayev V.S. 1989. Ekologicheski destabilizirovannaya sreda: (Ekosistemy aridnykh zon v izmenyayuschemsya gidrologicheskom rezhime) [Ecologically destabilized surroundings (Ecosystems of arid zones in changing hydrological regime)]. Moskva: Nauka. 150 s. [In Russian]
- Zhadin V.I. 1960. Metody gidrobiologicheskogo issledovaniya [Methods of hydrobiological investigation]. Moskva: Vysshaya shkola. 188 s. [In Russian]
- Zhivotova E.N., Koroteyeva O.A. 2002. K izucheniyu gidrokhimicheskogo rezhima nekotorykh vodoyomov Usmanskogo bora [To study of hydrochemical regime of some water bodies in the Usman pine-forest] // Gidrobiologicheskiye issledovaniya vodoyomov Srednerusskoj lesostepi. Voronezh: Voronezhskij gosudarstvennyj universitet. S. 221–228. [In Russian]
- Zolotukhin N.I., Ryzhkov O.V., Filatova T.D. 2001. Istoriya organizatsii, nauchnyye issledovaniya i obschiye svedeniya o Zorinskom uchastke Tsentral'no-Chernozemnogo zapovednika [History of organization, scientific researches and general information about Zorinsky cluster of the Tsentral'no-Chernozemny Nature Reserve] // Prirodnyye usloviya i biologicheskoye raznoobraziye Zorinskogo zapovednogo uchastka v Kurskoj oblasti: Trudy Tsentral'no-Chernozemnogo gos. zapovednika, vyp. 17. Tula. S. 7–30. [In Russian]

AQUATIC MACROINVERTEBRATES OF TERRACE AND WATERSHED MIRES OF THE MIDDLE RUSSIAN FOREST-STEPPE

A. A. Prokin^{1,2}

¹*Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences
Borok, 152742, Russia, e-mail: prokina@mail.ru*

²*Voronezh State University
Voronezh, 394018, Russia*

The paper presents the results of the study of aquatic macroinvertebrates in eighteen mires in the Middle Russian forest-steppe. The characteristic features of fauna are revealed: 1) the greatest species richness in the class Insecta, with the dominance of Diptera and Coleoptera; 2) a significant proportion of semiaquatic and hygrophilous species; 3) the predominance of gastropods among molluscs; 4) a low diversity of bryozoans, crustaceans, mayflies, stoneflies, bugs and caddisflies. Macrozoobenthos is characterized by the maximum species diversity, in comparison with the phytofauna and peat communities of *Sphagnum* associations. As the succession stage of mires increases, the diversity of macrozoobenthos decreases. In the longitude relation, Transpalearctic and European species predominate, in the latitudinal relation, species with the boreal ranges. As the succession in mires progresses, the proportion increases of species widely distributed in the longitude aspect as well as boreal species. Ecological, informational and trophic structure of the communities is discussed. The succession changes in the informational and trophic structure of the macrozoobenthic communities are manifested more clearly under relatively stable conditions of the Usman pine-forest, in comparison with the mires of the secondary stepped Zorinsky cluster of the Tsentralno-Chernozemny Reserve.

Keywords: mires, mire water bodies, macroinvertebrates, macrozoobenthos, phytofauna, Middle Russian forest-steppe

МАТЕРИАЛЫ О СВОБОДНОЖИВУЩИХ ГЕТЕРОТРОФНЫХ ЖГУТИКОНОСЦАХ БОЛОТ СЕВЕРНОЙ И ЮЖНОЙ ОСЕТИИ

К. И. Прокина, Д. А. Филиппов

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: kristin892@mail.ru, philippov_d@mail.ru

Исследования протистофауны проводилось в мае 2016 г. на 5 болотах Республики Северная Осетия – Алания и на оз. Эрцо в Республике Южная Осетия. В работе приводится список из 65 видов гетеротрофных жгутиконосцев, относящихся к четырём полифилетическим кластерам (SAR – 30, EXCAVATA – 28, OPISTHOKONTA – 4, AMOEBOZOA – 1), а также 2 вида имеют неопределённое систематическое положение. Все зафиксированные виды (кроме *Anisoneta acinus*) являются новыми для протистофауны кавказских болот. По всей видимости, большинство приводимых видов жгутиконосцев являются новыми для Северной и Южной Осетии. В травяных и сфагновых болотных биотопах наиболее часто встречаются *Neobodo designis* (16 станций), *Ancyromonas sigmoides* (12), *Bodo saltans* (11), *Protaspa simplex*, *Notosolenus apocamptus*, *Goniomonas truncata* (по 9).

Ключевые слова: гетеротрофные жгутиконосцы, протистофауна болот, Кавказ.

ВВЕДЕНИЕ

Гетеротрофные жгутиконосцы – полифилетическая группа одноклеточных свободноживущих эукариот, использующих один или несколько жгутиков для передвижения и гетеротрофного питания. Они встречаются практически во всех типах водных объектов всех континентов и являются неотъемлемой частью микробной пищевой сети [Arndt et al., 2000]. В болотных биотопах гетеротрофные жгутиконосцы имеют высокое обилие и видовое разнообразие [Šimek et al., 1998; Мазей и др., 2005 (Mazei et al., 2005)], следовательно, играют важную структуроформирующую роль в данных экосистемах. В последние годы нами проводится активная работа по изучению видового

состава жгутиконосцев разнотипных болотных водоёмов торфяных болот [Прокина и др., 2016а, 2017 (Prokina et al., 2016а, 2017); Prokina et al., 2016b; Prokina, Mylnikov, 2017].

Настоящая статья посвящена видовому богатству гетеротрофных жгутиконосцев и закономерностям распределения видов по травяным и сфагновым биотопам нескольких торфяных болот Северной и Южной Осетии. Научную новизну исследованию придаёт практически отсутствующие данные о протистофауне болот Кавказа [Тарноградский, 1947, 1957 и др. (Tarnogradsky, 1947, 1957 et al.)], а непосредственные сведения о жгутиконосцах ограничены указаниями единичных видов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Торфяные болота на Северном Кавказе, как правило, занимают небольшие площади, имеют малую мощность торфяных залежей (в среднем 0.4–3.0 м), облесённые, травяные, осоково-гипновые, осоково-сфагновые, реже сфагновые, евтрофные и/или мезотрофные [Кац, 1971 (Katz, 1971)]. История развития болот Северного Кавказа началась в среднем голоцене, тогда как верхние слои (с участием сфагновых мхов) торфяных залежей (<1.7 м) формировались в позднем голоцене. Было показано (на примере Тарского болота) [Нейштадт, 1957 (Neustadt, 1957)], что развитие болот проходило в облесённом (буком и позднее ольхой) районе и оно включало три последовательные стадии: травяно-тростниково-сфагновую (1.9–3.2 м), травяно-осоковую (0.7–1.9 м), травяно-осоково-сфагновую (0–0.7 м). На болотах, как правило, слабо развит микро-рельеф, болотные водоёмы представлены межкочьями, ручьями, небольшими мочажинами разной степени обводнённости, реже озёрками,

а также мелиоративными канавами. Последние были обнаружены нами на болоте Тарское.

Наши исследования проходили в мае 2016 г. на высоте от 800 до 2100 м н.у.м. Всего было изучено 5 болот в Республике Северная Осетия – Алания и заболоченные берега оз. Эрцо в Республике Южная Осетия. Полевые работы проводили в соответствии с методикой [Филиппов и др., 2017 (Philippov et al., 2017)].

Пробы воды отбирали в разнотипных болотных водоёмах и микробиотопах (см. таблицу) в пластиковые 15-мл пробирки и транспортировали в лабораторию при температуре 4°C. В камеральных условиях пробы помещали в чашки Петри, обогащали суспензией бактерий *Pseudomonas fluorescens* Migula из расчёта 0.15 мл суспензии на 5 мл пробы и выдерживали в термостате при температуре 21°C в полной темноте. Живых гетеротрофных жгутиконосцев просматривали в трёх повторностях в течение 10 дней после подкормки для выявления скрытого видового разнообразия. Для наблюдений

использовали микроскоп AxioScope A1 (Carl Zeiss, Германия) с фазовым и дифференциально-интегрированным контрастом и объективами водной иммерсии (общее увеличение $\times 1120$). Запись материала на видео производили с помощью аналоговой видеокамеры AVT HORN MC1009/S. Тотальные препараты гетеротрофных жгутиконосцев подготавливали со-

гласно общепринятой методике [Moestrup, Thomsen, 1980] и просматривали в трансмиссионном электронном микроскопе JEM-100C.

Фаунистическое сходство рассчитывали по методу одиночного присоединения на основе коэффициента фаунистического сходства Брея–Кертиса в программе PAST.

Характеристика исследованных болот

Characteristics of the studied mires

Местонахождение, болото Distribution, mire	Тип болота Mire type	t°C	pH	µS	ppM	№ пробы Sample №	Водоём, микробиотоп Water body, microbiotope	Дата Date
Северная Осетия, Алагирский район, окрестности с. Верхний Згид, болото без названия (42°52'03" с.ш., 43°57'41" в.д.; 2040 м н.у.м.)	(1) травяное евтрофное	18	7.7	317	157	1	выходы ключей	06.05.2016
						2	межкочья (глубина 10 см)	
Южная Осетия, Дзаукский район, берег оз. Эрцо (42°28'25" с.ш., 43°45'06" в.д.; 1692 м н.у.м.)	(2) травяно-сфагновое евтрофное	13	9.0	27	14	3	мелководье, открытая вода (глубина 10 см)	07.05.2016
						4	мелководье, детрит	
						5	мелководье, выжимки <i>Sphagnum platyphyllum</i>	
там же, окрестности оз. Эрцо (42°27'58" с.ш., 43°54'22" в.д.; 1654 м н.у.м.)	(3) травяное евтрофное	10	7.3	346	174	6	обводнённый участок, выжимки <i>S. platyphyllum</i>	08.05.2016
						7	межкочья, открытые участки (глубина 10 см)	
						8	межкочья, детрит	
Северная Осетия, Дигорский район, гора Кубус, болото без названия 1 (42°53'37" с.ш., 43°34'38" в.д.; 2069 м н.у.м.)	(4) травяно-сфагновое слабо облепённое мезотрофное	6	9.0	22	15	9	межкочья, среди <i>Carex</i> ssp., <i>Equisetum fluviatile</i>	09.05.2016
						10	озерко (на дне – <i>Polytrichum</i> sp.)	
						11	сфагновая мочажина	
там же, болото без названия 2 (42°53'35" с.ш., 43°34'42" в.д.; 2082 м н.у.м.)	(5) травяно-сфагновое мезотрофное	5	7.8	18	9	12	озерко (на дне – опад с деревьев и осоки)	09.05.2016
						13	мочажина	
		19	7.8	46	22	14	мочажина (глубина 10 см)	
						15	озерко	
		7	7.5	22	11	16	озерко (на дне – <i>Sphagnum</i> sp.)	
						17	болотный ручей	
там же, болото без названия 3 (42°53'32" с.ш., 43°34'41" в.д.; 2057 м н.у.м.)	(6) травяно-сфагновое мезотрофное	9	7.4	18	9	18	обводнённая сфагновая мочажина	09.05.2016
Северная Осетия, Пригородный район, окр с. Тарское, болото Тарское (42°57'14" с.ш., 44°43'49" в.д.; 810 м н.у.м.)	(7) травяное евтрофное	18	7.5	55	27	19	межкочье, с обнажениями торфа	10.05.2016
		17	6.7	56	30	20	межкочье, заросшее <i>Carex</i> sp.	
		17	6.2	67	33	21	межкочье (слабо обводнённое)	
там же (42°57'48" с.ш., 44°43'38" в.д.; 812 м н.у.м.)	(8) травяно-сфагновое евтрофное	16	5.7	26	13	22	канава, зарастающая <i>Sphagnum</i> spp.	10.05.2016
		17	5.5	33	16	23	сфагновая мочажина	
						24	мочажина (глубина 10 см)	
		17	5.8	28	14	25	канава, более обводнённая часть	

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ниже приводится список всех обнаруженных на болотах Северной и Южной Осетии видов гетеротрофных жгутиконосцев. Использована современная макросистема эукариот [Adl et al., 2012], система хоанофлагеллят представлена в соответствии с работой Ницше и др. [Nitsche et al., 2011]. Звездочками отмечен условный ранг таксонов в системе эукариот. После названия вида перечислены номера проб (см. таблицу), в которых они зафиксированы.

АМОЕБОЗОА Lühе, 1913

***Archamoebae** Cavalier-Smith, 1983

****Mastigamoebae** Frenzel, 1892

Mastigamoeba simplex Kent, 1880 – 21.

ОПИСТХОКОНТА Cavalier-Smith, 1987

****Choanoflagellata** Cavalier-Smith, 1998

*****Craspedida** Cavalier-Smith, 1997

*****Salpingoecidae** Kent, 1880

Codosiga botrytis (Erhenberg, 1932) [bas.: *Epistylis botrytis* Erhenberg, 1932; syn.: *Codonosiga botrytis* Stein, 1878] – 16, 17, 22.

Salpingoeca clarki Stein, 1878 – 12.

S. urceolata Kent, 1880 – 15, 22.

S. vaginicola Stein, 1878 – 22.

SAR

***Stramenopiles** Patterson, 1989

****Bicosoecida** Grasse, 1926

Bicosoeca exilis Penard, 1921 – 1, 6, 23.

B. lacustris James-Clark, 1867 – 15, 22.

B. mignotii Moestrup, Thomsen et Hibberd in Vørs, 1992 – 12.

Cyathobodo crucifera Swale et Belcher, 1975 – 12.

****Chrysophyceae** Pascher, 1914

Spumella dinobryonis (Skuja, 1948) [bas.: *Monas dinobryonis* Skuja, 1948] – 10, 15.

Stokesiella acuminata (Stokes, 1888) [bas.: *Bicosoeca acuminata* Stokes, 1888] – 6, 15, 22, 23.

***Alveolata** Cavalier-Smith, 1991

****Protalveolata** Cavalier-Smith, 1991

*****Colpodellida** Cavalier-Smith, 1993

Colpodella sp. – 2.

***Rhizaria** Cavalier-Smith, 2002

****Cercozoa** Cavalier-Smith, 1998

*****Cercomonadidae** Kent, 1880

Cercomonas aff. *fastiga* Bass et Cavalier-Smith in Bass, Howe, Mylnikov, Vickerman, Chao, Smallbone, Snell, Cabral Jr et Cavalier-Smith, 2009 – 15, 16.

C. longicauda Dujardin, 1841 – 1, 19.

C. parvula Tikhonenkov, 2007 – 15.

C. aff. *phylloplana* Howe et Cavalier-Smith in Bass, Howe, Mylnikov, Vickerman, Chao, Smallbone, Snell, Cabral Jr et Cavalier-Smith, 2009 – 1.

C. radiatus (Klebs, 1892) [bas.: *Dimorpha radiata* Klebs, 1892] – 7, 16, 20.

Eocercomonas exploratorii Brabender, Kiss, Domonell, Nitsche et Arndt, 2012 – 1, 4.

Paracercomonas minima (Mylnikov, 1985) [bas.: *Cercomonas minima* Mylnikov, 1985] – 7.

*****Glissomonadida** Howe et Cavalier-Smith, 2009

Allanton tachyploon Sandon, 1924 – 2, 6, 15, 20, 21, 25.

Allapsa sp. 1 – 1, 19, 21, 23.

Allapsa sp. 2 – 6.

Allapsa sp. 3 – 18.

Sandona sp. 1 – 1.

Sandona sp. 2 – 25.

Teretomonas rotunda Howe et al., 2009 – 3, 7, 22, 23, 25.

*****Metromonadea** Cavalier-Smith, 2007

Metromonas simplex (Griessmann, 1913) [bas.: *Phyllomonas simplex* Griessmann, 1913] – 19.

*****Granofilosea** Cavalier-Smith et Bass, 2009

Massisteria sp. – 22.

*****Imbricatea** Cavalier-Smith, 2011

******Spongomonadida** Hibberd, 1983

Spongomonas uvella Stein, 1878 – 15, 19.

******Silicofilosea** Adl et al., 2005

*******Thaumatomonadida** Shirkina, 1987

*******Thaumatomonadidae** Hollande, 1952

Thaumatomonas seravini Mylnikov et Karpov, 1993 – 15, 17, 19, 21.

*****Thecofilosea** Cavalier-Smith, 2003

******Cryomonadida** Cavalier-Smith, 1993

Protaspa glans (Skuja, 1939) [bas.: *Protaspis glans* Skuja, 1939] – 19, 21.

P. simplex (Vørs, 1992) [bas.: *Protaspis simplex* Vørs, 1992] – 2, 3, 12, 14, 15, 16, 17, 22, 23, 24.

*****Incertae sedis Cercozoa**

Microcometes aculeata (Lauterborn, 1908) [bas.: *Microcometes paludosa* var. *aculeata* Lauterborn, 1908] – 25.

M. paludosa Cienkowski, 1876 – 12.

****Incertae sedis Rhizaria**

Helkesimastix faecicola Woodcock et Lapage, 1914 – 21.

EXCAVATA Cavalier-Smith, 2002

***Discoba** Simpson in Hampl et al., 2009

****Jakobida** Cavalier-Smith, 1993

*****Histionidae** Flavin et Nerad, 1993

Histiona aroides Pascher, 1943 – 6.

Reclinomonas americana Flavin et Nerad, 1993 – 12, 15.

****Discicristata** Cavalier-Smith, 1998

*****Euglenozoa** Cavalier-Smith, 1981

******Euglenida** Bütschli, 1884

*******Heteronematina** Leedale, 1967

Anisonema acinus Dujardin, 1841 – 2.

Dylakosoma symbioticum (Tschermak-Woess, 1950) [bas.: *Petalomonas symbiotica* Tschermak-Woess, 1950] – 22.

Enthosiphon sulcatum (Dujardin, 1841) [bas.: *Anisone-ma sulcatum* Dujardin, 1841] – 6.

Heteronema globulifera (Ehrenberg, 1838) Stein, 1878 [bas.: *Trachelius globulifer* Ehrenberg, 1838] – 19.

Jenningsia fusiforme (Larsen, 1987) [bas.: *Peranema fusiforme* Larsen, 1987] – 20.

Neoheteronema ovale (Kahl, 1928) [bas.: *Heteronema ovale* Kahl, 1928] – 7, 21.

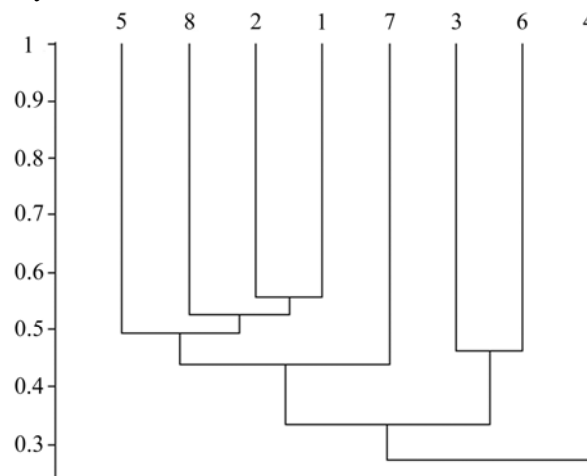
Notosolenus apocamptus Stokes, 1884 – **1, 6, 15, 19, 20, 21, 23, 24, 25.**
N. steini (Klebs, 1892) [bas.: *Petalomonas steini* Klebs, 1892] – **22.**
Notosolenus sp. – **1, 22.**
Peranema aff. *dolichonema* Larsen et Patterson, 1990 – **15.**
Petalomonas minor Larsen et Patterson, 1990 – **6, 11, 20.**
P. minuta Hollande, 1942 – **13, 19.**
P. platyrhyncha Skuja, 1948 – **15.**
P. pusilla Skuja, 1948 [syn.: *Petalomonas poosilla* Larsen et Patterson, 1990] – **19.**
Petalomonas sp. – **6, 7, 12, 18, 19, 20, 23.**
Ploeotia obliqua (Klebs, 1893) [bas.: *Entosiphon obliquum* Klebs, 1893] – **19, 21.**
******Aphagea** Cavalier-Smith, 1993
Distigma curvatum Pringsheim, 1936 – **22.**
******Kinetoplastea** Honigberg, 1963
*******Metakinetoplastina** Vickerman in Moreira et al., 2004
*******Neobodonida** Vickerman in Moreira et al., 2004
Dimastigella mimosa Frolov, Mylnikov et Malysheva, 1997 – **1, 2, 4, 15, 23.**
Neobodo curvifilus (Griessmann, 1914) [bas.: *Bodo curvifilus* Griessmann, 1914] – **19.**
N. designis (Skuja, 1948) [bas.: *Bodo designis* Skuja, 1948] – **1, 2, 3, 6, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 19, 20, 23, 25.**
Rhynchobodo simius Patterson et Simpson, 1996 – **7.**
Rhynchomonas nasuta (Stokes, 1888) [bas.: *Heteromita nasuta* Stokes, 1888] – **1, 2, 7, 15, 16, 19, 20.**
*******Parabodonida** Vickerman in Moreira et al., 2004
Parabodo caudatus (Dujardin, 1841) [bas.: *Amphimonas caudata* Dujardin, 1841] – **23.**
*******Eubodonida** Vickerman in Moreira et al., 2004
Bodo saltans Ehrenberg, 1832 [syn.: *Pleuromonas jaculans* Perty, 1852] – **2, 6, 7, 16, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24.**
******Incertae sedis Kinetoplastea**
Bordnamonas tropicana Larsen et Patterson, 1990 – **19, 21.**
Pseudophyllomitus apiculatus (Skuja, 1948) [bas.: *Phyllomitus apiculatus* Skuja, 1948] – **1, 6, 11, 21.**
Incertae sedis EUKARYOTA
***Ancyromonadida** Cavalier-Smith, 1998
Ancyromonas sigmoides Kent, 1880 [syn.: *Planomonas mylnikovi* Cavalier-Smith, 2008] – **1, 7, 10, 12, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 22, 25.**
***Cryptophyceae** Pascher, 1913
****Goniomonas** (Fresenius, 1858)
Goniomonas truncata (Fresenius, 1858) [bas.: *Monas truncata* Fresenius, 1858; syn.: *Cyathomonas truncata* (Fromentel, 1874)] – **2, 6, 12, 19, 20, 21, 23, 24, 25.**

В травяных и сфагновых местообитаниях торфяных болот Северной и Южной Осетии обнаружено 65 видов жгутиконосцев из четырёх полифилетических кластеров: SAR (объединяет макротаксоны Stramenopiles, Alveolata,

Rhizaria) – 30, EXCAVATA – 28, OPISTHOKONTA – 4, AMOEBOZOA – 1. Неопределённое систематическое положение имеют 2 вида.

Учитывая, что ранее только один вид из обнаруженных нами (*Anisonema acinus*) указывался из торфяных болот Кавказа [Тарноградский, 1957 (Tarnogradsky, 1957)], то остальные зафиксированные виды (64) являются новыми для протистофауны кавказских болот. По всей видимости, большинство приводимых нами видов гетеротрофных жгутиконосцев являются новыми для Северной и Южной Осетии. Также большинство видов можно считать новыми для пресноводной протистофауны Кавказа, так как нам известны только 7 видов жгутиконосцев из обнаруженных нами (*Allantion tachyploon*, *Thaumatomonas seravini*, *Protaspa simplex*, *Dimastigella mimosa*, *Neobodo designis*, *Rhynchomonas nasuta*, *Bodo saltans*) ранее указывавшихся для пресных водоёмов Воронцовской пещерной системы из окрестностей г. Сочи [Мыльников и др., 2006 (Mylnikov et al., 2006)].

Наиболее часто встречались *Neobodo designis* (16 станций), *Ancyromonas sigmoides* (12), *Bodo saltans* (11), *Protaspa simplex*, *Notosolenus apocamptus*, *Goniomonas truncata* (по 9). Эти же виды являются доминантами и в болотных водоёмах Архангельской [Прокина и др., 2017 (Prokina et al., 2017)] и Воронежской [Prokina, Mylnikov, 2017] областей.



Дендрограмма фаунистического сходства сообществ гетеротрофных жгутиконосцев разных типов болот (№ 1–8 – см. таблицу); по оси ОУ – коэффициент фаунистического сходства Брея-Кертиса.

Dendrogram of faunal similarity of communities of heterotrophic flagellates of different mire types (№ 1–8 – see table); OY axis – coefficient of faunistic similarity of Bray-Curtis.

Среднее количество видов в пробе – 8.4. Лишь в одной пробе обнаружены 32 вида и пока их нельзя рассматривать как истинно редкие. Максимальное богатство зафиксировано в

межкочьях травяных евтрофных участков болота Тарское (19 видов) и небольшом озере на одном из травяно-сфагновых мезотрофных болот горы Кубус (17).

Анализ фаунистического сходства сообществ жгутиконосцев разных типов болот

(см. рисунок) показал отсутствие явных различий между травяными и травяно-сфагновыми болотами. Скорее всего, это связано с ранним сроком отбора проб (растительность находилась в стадии начала вегетации, болотные воды имели сходные физико-химические свойства).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Уровень познания разнообразия биоты болотных водоёмов Кавказа за последние 50–60 лет (со времён исследований профессора Д.А. Тарноградского) не сильно изменился. Настоящая работа является лишь начальным этапом в познании гидробиоценозов горных и предгорных болот. Полученные сведения о со-

ставе гетеротрофных жгутиконосцев Южной и Северной Осетии не являются исчерпывающими. Дальнейшие полевые изыскания позволят не только расширить список видов, но и ответить на вопрос о том, являются ли гидробиоценозы сфагновых болот горных областей идентичными/схожими с равнинными болотами.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ (проект № 14-14-01134) и РФФИ (проект № 17-04-00565). Авторы благодарят А.А. Прокина (ИБВВ РАН), Г.А. Прокопова (КФУ имени В.И. Вернадского), А.А. Пржиборо (ЗИН РАН) за помощь в полевых исследованиях, а также А.П. Мыльникову (ИБВВ РАН) за обсуждение материалов и ценные советы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кац Н.Я. Болота земного шара. М.: Наука, 1971. 295 с.
- Мазей Ю.А., Тихоненков Д.В., Мыльников А.П. Видовая структура сообщества и обилие гетеротрофных жгутиконосцев в малых пресных водоёмах // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 9. С. 1027–1040.
- Мыльников А.П., Тихоненков Д.В., Симдянов Т.Г. Фауна и морфология гетеротрофных жгутиконосцев из Воронцовской пещеры (Краснодарский край) // Зоол. журн. 2006. Т. 85, № 10. С. 1164–1175.
- Нейштадт М.И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 404 с. + 8 л. вкл.
- Прокина К.И., Мыльников А.П., Галанина О.В., Филиппов Д.А. Первые сведения о гетеротрофных жгутиконосцах болот Архангельской области // Зоол. журн. 2017. Т. 96, № 5. С. 499–510. DOI: 10.7868/S0044513417050099
- Прокина К.И., Филиппов Д.А., Мыльников А.П. О гетеротрофных жгутиконосцах сфагновых мочажин верховых болот Европейского Севера России // Материалы VI Междунар. симп. «Биология сфагновых мхов» (Санкт-Петербург; Ханты-Мансийск. 28 июля – 11 августа 2016 г.). Томск: Изд. Дом Томск. гос. ун-та, 2016а. С. 56–58.
- Тарноградский Д.А. Микрофлора и микрофауна торфяников Кавказа. 6. Девдоракское сфагновое болотце // Тр. Северо-Осетинского с.-х. ин-та. Т. 18. Работы Северо-Кавказской Гидробиол. Станции. Т. 6, вып. 1–2. Орджоникидзе: Северо-Осетинское кн. изд-во, 1957. С. 3–56.
- Тарноградский Д.А. Микрофлора и микрофауна торфяников Кавказа. II. Тарское торфяное болото // Тр. Северо-Осетинского с.-х. ин-та. Т. 1(14). Работы Северо-Кавказской Гидробиол. Станции при Северо-Осетинском С.-х. Ин-те. Т. 5, вып. 1. Дзауджикау: Гос. Изд-во Северо-Осетинской АССР, 1947. С. 19–35.
- Филиппов Д.А., Прокин А.А., Пржиборо А.А. Методы и методики гидробиологического исследования болот: учебное пособие. Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та, 2017. 207 с.
- Adl S.M., Simpson A.G.B., Lane C.E., Lukes J., Bass D. et al. The revised classification of eukaryotes // Journal of Eukaryotic Microbiology. 2012. Vol. 59, № 5. P. 429–493. DOI: 10.1111/j.1550-7408.2012.00644.x
- Arndt H., Dietrich D., Auer B., Cleven E.-J., Grafenhan T., Wietere M., Mylnikov A. Functional diversity of heterotrophic flagellates in aquatic ecosystems // Leadbeater B.S.C., Green J.C. (eds.). The flagellates: Unity, diversity and evolution. London–New York: Taylor and Francis, 2000. P. 240–268.
- Moestrup Ø., Thomsen H.A. Preparations of shadow cast whole mounts // Handbook of Phycological Methods. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1980. P. 385–390.
- Nitsche F., Carr M., Arndt H., Leadbeater S.C. Higher level taxonomy and molecular phylogenetics of the Choanoflagellata // Journal of Eukaryotic Microbiology. 2011. Vol. 85, № 5. P. 452–462. DOI: 10.1111/j.1550-7408.2011.00572.x
- Prokina K.I., Mylnikov A.P. Heterotrophic flagellates of *Sphagnum* bogs and lakes in Usman pine forest, Voronezh oblast // Inland Water Biology. 2017. Vol. 10, № 2. P. 182–191. DOI: 10.1134/S1995082917020110
- Prokina K.I., Mylnikov A.P., Philippov D.A. Heterotrophic flagellates of *Sphagnum* bogs in South Patagonia, Chile // Protistology. 2016b. Vol. 16, № 2. P. 62.
- Šimek K., Babenzien D., Bittl T., Koschel R., Macek M., Nedoma J., Vrba J. Microbial food webs in an artificially divided acidic bog lake // Internat. Rev. Hydrobiol. 1998. Vol. 83, № 1. P. 3–18. DOI: 10.1002/iroh.19980830103
- Vørs N. Heterotrophic amoebae, flagellates and heliozoa from the Tvarminne Area, Gulf of Finland, in 1988–1990 // Ophelia. 1992. Vol. 36. P. 1–109. DOI: 10.1080/00785326.1992.10429930

REFERENCES

- Adl S.M., Simpson A.G.B., Lane C.E., Lukes J., Bass D. et al. 2012. The revised classification of eukaryotes // *Journal of Eukaryotic Microbiology*. Vol. 59, № 5. P. 429–493. DOI: 10.1111/j.1550-7408.2012.00644.x
- Arndt H., Dietrich D., Auer B., Cleven E.-J., Grafenhan T., Wietere M., Mylnikov A. 2000. Functional diversity of heterotrophic flagellates in aquatic ecosystems // Leadbeater B.S.C., Green J.C. (eds.). *The flagellates: Unity, diversity and evolution*. London–New York: Taylor and Francis. P. 240–268.
- Katz N.Ya. 1971. *Bolota zemnogo shara* [Swamps of the Earth]. Moskva: Nauka. 295 s. [In Russian]
- Mazei Yu.A., Tikhonenkov D.V., Mylnikov A.P. 2005. Vidovaya struktura soobshchestva i obilnye geterotrofnyykh zhgutikonostsev v mal'kikh presnykh vodoyomakh [The species structure of community and abundance of heterotrophic flagellates in small freshwater bodies] // *Zoologicheskij zhurnal*. Vol. 84, № 9. S. 1027–1040. [In Russian]
- Moestrup Ø., Thomsen H.A. 1980. Preparations of shadow cast whole mounts // *Handbook of Phycological Methods*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 385–390.
- Mylnikov A.P., Tikhonenkov D.V., Simdyanov T.G. 2006. Fauna i morfologiya geterotrofnyykh zhgutikonostsev iz Vorontsovskoj peschery (Krasnodarskij kraj) [The fauna and morphology of heterotrophic flagellates from the Vorontsovskaya cave (Krasnodar Krai)] // *Zoologicheskij zhurnal*. Vol. 85, № 10. S. 1164–1175. [In Russian]
- Neustadt M.I. 1957. *Istoriya lesov i paleogeografiya SSSR v golotsene* [History of forests and paleogeography of the USSR in the Holocene]. Moskva: Izd-vo AN SSSR. 404 s. [In Russian]
- Nitsche F., Carr M., Arndt H., Leadbeater S.C. 2011. Higher level taxonomy and molecular phylogenetics of the Choanoflagellata // *Journal of Eukaryotic Microbiology*. Vol. 85, № 5. P. 452–462.
- Philippov D.A., Prokin A.A., Przhiboro A.A. 2017. *Metody i metodiki gidrobiologicheskogo issledovaniya bolot: uchebnoe posobie*. [Methods and methodology of hydrobiological study of mires: tutorial]. Tyumen': Izd-vo Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. 207 s. [In Russian]
- Prokina K.I., Mylnikov A.P. 2017. Heterotrophic flagellates of *Sphagnum* bogs and lakes in Usman pine forest, Voronezh oblast // *Inland Water Biology*. Vol. 10, № 2. P. 182–191. DOI: 10.1134/S1995082917020110
- Prokina K.I., Mylnikov A.P., Galanina O.V., Philippov D.A. 2017. Pervye svedeniya o geterotrofnyykh zhgutikonostsakh bolot Arkhangel'skoi oblasti [First data on heterotrophic flagellates in the mires of Arkhangelsk Oblast', Russia] // *Zoologicheskij zhurnal*. Vol. 96, № 5. S. 499–510. DOI: 10.7868/S0044513417050099 [In Russian]
- Prokina K.I., Mylnikov A.P., Philippov D.A. 2016b. Heterotrophic flagellates of *Sphagnum* bogs in South Patagonia, Chile // *Protistology*. Vol. 16, № 2. P. 62.
- Prokina K.I., Philippov D.A., Mylnikov A.P. 2016a. O geterotrofnyykh zhgutikonostsakh sfagnovykh mochazhin verkhovykh bolot Evropejskogo Severa Rossii [On heterotrophic flagellates of raised bogs *Sphagnum* hollows in the North of European Russia] // *Materialy VI Mezhdunar. simpozium "Biologiya sfagnovykh mkhov"* (Sankt-Peterburg; Khanty-Mansiysk. 28 iyulya – 11 avgusta 2016 g.). Tomsk. S. 56–58 [In Russian]
- Šimek K., Babenzien D., Bittl T., Koschel R., Macek M., Nedoma J., Vrba J. 1998. Microbial food webs in an artificially divided acidic bog lake // *Internat. Rev. Hydrobiol.* Vol. 83, № 1. P. 3–18. DOI: 10.1002/iroh.19980830103
- Tarnogradsky D.A. 1947. Mikroflora i mikrofauna torfyannikov Kavkaza. II. Tarskoe torfyanoie boloto [Microflora and microfauna of the peats in Caucasus. II. "Tarskoe" peaty moor] // *Trudy Severo-Osetinskoj Gidrobiol. stantsii pri Severo-Osetinskom Sel'sko-khozyajstvennom institute*. T. 5, vol. 1. Dzaudzhikau. S. 19–35. [In Russian]
- Tarnogradsky D.A. 1957. Mikroflora i mikrofauna torfyannikov Kavkaza. 6. Devdorakskoe sfagnovoe bolotse [Microflora and microfauna of the peats in Caucasus. 6. Devdorakskoe *Sphagnum* mire] // *Trudy Severo-Osetinskogo Sel'sko-khozyajstvennogo instituta*. T. 18. Raboty Severo-Kavkazskoj gidrobiologicheskoy stantsii. T. 6, Vol. 1–2. Ordzhonikidze. S. 3–56. [In Russian]
- Vørs N. 1992. Heterotrophic amoebae, flagellates and heliozoa from the Tvarminne Area, Gulf of Finland, in 1988–1990 // *Ophelia*. Vol. 36. P. 1–109. DOI: 10.1080/00785326.1992.10429930

MATERIALS ON THE FREE-LIVING HETEROTROPHIC FLAGELLATES OF NORTH AND SOUTH OSSETIA MIRES

K. I. Prokina, D. A. Philippov

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences
Borok, 152742, Russia, e-mail: kristin892@mail.ru, philippov_d@mail.ru*

Species composition of Flagellata was studied in May 2016 in five mires in the Republic of North Ossetia-Alania and Lake Ertso, South Ossetia. The paper presents a list of 65 heterotrophic flagellate species belonging to four polyphyletic clusters (SAR – 30, EXCAVATA – 28, OPISTHOKONTA – 4, AMOEBOZOA – 1), and two species of uncertain systematic position. All these species except for *Anisonema acinus* are new for the Caucasian mires. Apparently most of the listed species are new for North Ossetia-Alania and South Ossetia. In herbaceous and *Sphagnum* mire habitats, the most common were *Neobodo designis* (16 sites), *Ancyromonas sigmoides* (12), *Bodo saltans* (11), *Protaspa simplex*, *Notosolenus apocamptus*, and *Goniomonas truncata* (9 each).

Keywords: heterotrophic flagellates, Flagellata of mires, Caucasus

О ЗАРАСТАНИИ БОЛОТНЫХ ОЗЁР ДАРВИНСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА

Д. О. Садоков¹, Д. А. Филиппов²

¹Дарвинский государственный природный биосферный заповедник
162606 г. Череповец, Вологодская обл., проспект Победы, д. 6, e-mail: baybaytuy@gmail.com

²Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: philippov_d@mail.ru

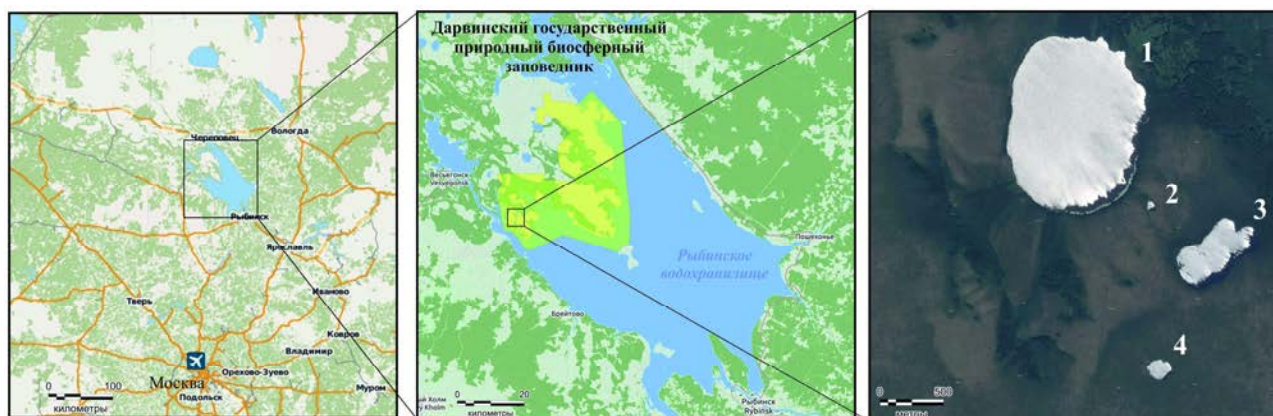
Исследования выполнены в 2016 г. на четырёх внутриболотных озёрах (Хотавец, Змеиное, Дубровское, Мотыкино) Дарвинского заповедника (Вологодская область). Флора болотных озёр насчитывает 36 видов макрофитов (Rhodophyta – 1, Bryophyta – 5, Equisetophyta и Polypodiophyta – по 1, Magnoliophyta – 28). Во флоре отдельных озёр отмечено от 9 до 23 видов. Для болотных озёр характерно 1) низкое общее видовое богатство; 2) значительное участие типично болотных, а не водных макрофитов; 3) малое количество общих видов для группы изученных озёр; 4) преобладание, как правило, маловидовых сообществ (среди ценозообразователей выделяется всего несколько видов, в особенности, *Nuphar lutea* (L.) Smith); 5) слабая степень зарастания (как правило, от 1–3 до 5–7% акватории); 6) влияние на зарастание прилегающих болот и их относительных размеров, а также гидрохимического режима и морфометрии озёр. Впервые для флоры Дарвинского государственного заповедника указываются *Batrachospermum turfosum* Vory (оз. Дубровское) и *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze (сплавина на оз. Хотавец).

Ключевые слова: болотные озёра, макрофиты, флора, растительность, зарастание озёр, Красная книга, Вологодская область.

ВВЕДЕНИЕ

Дарвинский заповедник был образован в 1945 г. с целью сохранения уникальных природных комплексов Молого-Шекснинского междуречья и изучения изменений природы, происходящих под влиянием, созданного в 1941–1947 гг., Рыбинского водохранилища. Заповедник имеет площадь 1126 км² (671 км² – суша, 455 км² – акватория водохранилища) и значительная часть его территории покрыта болотами или заболочена [Кузнецов и др., 2006 (Kuznetsov et al., 2006)]. Болота заповедника находятся на разных стадиях своего развития, но преобладают олиготрофные облесённые сосной пушицево-сфагновые и кустарничково-сфагновые магелланикум типа. Для верховых болот заповедника характерны внутриболотные озёра. Последних на территории заповедника насчитывается более двух десятков. Они силь-

но различаются по площади [от 0.005 км² до 6.7 (оз. Искрецкое) и 6.8 км² (оз. Мороцкое)], морфометрии, глубине и т.п. По всей видимости, все озёра имеют первичное происхождение, то есть представляют собой остаточные (после отступления покровного Валдайского ледника) водоёмы. Внутриболотные озёра и болота являются сопряжёнными системами. Например, гидрохимический состав озёрных вод во многом определяется именно ацидифицирующей ролью окружающих их болот [Комов, Степанова, 1994 (Kotov, Stepanova, 1994)]. Оказывают ли болота влияние на растительный покров болотных озёр? Ответу на данный вопрос посвящена настоящая статья, основное внимание в которой уделено флоре и особенностям зарастания нескольких болотных озёр и сравнению последних с зоной временного затопления.



Район исследований и изученные болотные озёра (1 – Хотавец, 2 – Змеиное, 3 – Дубровское, 4 – Мотыкино).
Survey area and studied intramire lakes (1 – Khotavets, 2 – Zmeinoe, 3 – Dubrovskoe, 4 – Motyokino).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые исследования проводились в августе 2016 г. маршрутно-ключевым методом, с предварительным дешифрированием данных дистанционного зондирования местности. Был изучен растительный покров (флора, растительность, особенности зарастания) четырёх внутриболотных озёр (болото «Большой мох») (см. рисунок), расположенных в юго-западной части Дарвинского заповедника (близ центральной усадьбы, д. Борок):

1) Хотавец (1.228 км², нейтральное (pH=6.29), эвтрофное, полигуозное);

2) Змеиное (0.003 км², ацидное (pH=4.25), мезотрофное, полигуозное);

3) Дубровское (0.196 км², ацидное (pH=4.43), дистрофное, ультраполигуозное);

4) Мотыкино (0.021 км², ацидное (pH=4.25), олиготрофное, мезогуозное).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Флора болотных озёр. Ниже приведён список видов, обнаруженных на болотных озёрах Дарвинского заповедника. Виды сгруппированы по семействам, семейства приведены в алфавитном порядке. Для каждого вида указана экологическая группа [Папченков, 2001 (Papchenkov, 2001)] (I – гидрофиты, II – гелофиты, III – гигрогелофиты, IV – гигрофиты, V – гигромезофиты) и встречаемость в конкретных озёрах (Д – Дубровское; З – Змеиное; М – Мотыкино; Х – Хотавец). Латинские названия сосудистых растений даны по сводке [Цвелёв, 2000 (Tzvelev, 2000)]. Звёздочкой (*) помечены охраняемые в Вологодской области виды [Постановление..., 2015 (Resolution..., 2015)].

Криптогамные макрофиты

Batrachospermaceae: **Batrachospermum turfosum* Bory – I, Д.

Calliergonaceae: *Warnstorfia fluitans* (Hedw.) Loeske – II, З, Д.

Sphagnaceae: *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm. – II, З, Д; *S. fallax* (H. Klinggr.) H. Klinggr. – III, X, З, Д; *S. riparium* Aongstr. – III, Д, М; *S. squarrosum* Crome – III, Д.

Сосудистые макрофиты

Apiaceae: *Cicuta virosa* L. – III, X; *Thyselinum palustre* (L.) Rafin. – IV, X.

Araceae: *Calla palustris* L. – III, X, Д.

Asteraceae: *Bidens tripartita* L. – IV, X.

Cyperaceae: *Carex acuta* L. – III, X; *C. lasiocarpa* Ehrh. – III, X, З, М; *C. paupercula* Michx. (*C. irrigua* (Wahlenb.) Hiit.) – III, З, Д, М; *C. rostrata* Stokes – III, X, Д, М; *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult. – III, Д; **Rhynchospora alba* (L.) Vahl – III, З.

Equisetaceae: *Equisetum fluviatile* L. – II, X.

Ericaceae: *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench – IV, X, З, Д, М; *Ledum palustre* L. – V, Д; *Oxycoccus palustris* Pers. – V, З, М.

Гидрохимический режим болотных озёр Дарвинского заповедника описан ранее [Комов, Степанова, 1994 (Komov, Stepanova, 1994)].

В работе придерживались ранее разработанной методики гидробиологических исследований болотных водоёмов [Филиппов и др., 2017 (Philippov et al., 2017)].

Для обсуждения использованы ботанические материалы, полученные Д.О. Садоковым и Н.Д. Немцевой в 2014–2016 гг. в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища, а также опубликованные ранее сведения по данной территории [Кутова, 1957, 1971 и др. (Kutova, 1957, 1971 et al.); Кутова, Немцева, 1980 (Kutova, Nemtseva, 1980); Немцева С., Немцева Н., 1987 (Nemtseva, Nemtseva, 1987); Немцева, 1996 (Nemtseva, 1996); Немцева, Садоков, 2015 (Nemtseva, Sadokov, 2015) др.].

Lamiaceae: *Lycopus europaeus* L. – IV, X; *Scutellaria galericulata* L. – IV, X.

Menyanthaceae: *Menyanthes trifoliata* L. – III, X, З.

Nymphaeaceae: *Nuphar lutea* (L.) Smith – I, X, Д, М.

Poaceae: *Agrostis stolonifera* L. – III, X; *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth – IV, X; *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. – II, X.

Polygonaceae: *Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray – I, Д.

Primulaceae: *Lysimachia vulgaris* L. – IV, X; *Naumburgia thysiflora* (L.) Reichb. – III, М.

Rhamnaceae: *Frangula alnus* Mill. – V, X.

Rosaceae: *Comarum palustre* L. – III, X, М.

Rubiaceae: *Galium palustre* L. – IV, X.

Scheuchzeriaceae: *Scheuchzeria palustris* L. – IV, З.

Thelypteridaceae: *Thelypteris palustris* Schott – III, X.

Typhaceae: *Typha latifolia* L. – II, X, Д.

Всего было обнаружено 36 видов макрофитов, из которых красных водорослей (Rhodophyta) – 1, мохообразных (Bryophyta) – 5, хвощевидных (Equisetophyta) и папоротникообразных (Polypodiophyta) – по 1, покрытосеменных (Magnoliophyta) – 28 (двудольных больше однодольных: 16 и 12 соответственно). Интересно, что во флоре изученных озёр отсутствуют целый ряд типичных водных растений (рдестовые, рясковые). Это можно объяснить, прежде всего, гидрохимическим режимом данных водоёмов и значительным влиянием прилегающих болот на их растительный покров. Данная особенность характерна и для многих других болотных озёр европейского Севера [Филиппов, 2014а, 2014б, 2015 (Philippov, 2014a, 2014b, 2015)].

Исследования позволили выявить во флоре болотных озёр два охраняемых в Вологодской области вида: *Batrachospermum turfosum* (включён в региональную Красную

книгу [Постановление..., 2015 (Resolution..., 2015)] со статусом 3/LC) и *Rhynchospora alba* (3/NT). Также на берегу оз. Хотавец (58°33'52" с.ш., 37°35'37" в.д.; травяно-сфагновая приозёрная сплавина) обнаружена охраняемая орхидея *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze (2/VU), что следует рассматривать в качестве первого указания и первой находки данного вида как для Дарвинского заповедника, так и Череповецкого муниципального района.

Во флоре отдельных озёр отмечено от 9 до 23 видов. Чем больше влияние болота, тем больше участие криптогамных макрофитов в растительном покрове (например, в оз. Змеиное 3 вида из 10, а в оз. Дубровское 6 из 15).

Заращение озёр. Рассмотрим заращение изученных болотных озёр более детально.

Оз. Хотавец отличается от остальных анализируемых озёр крупными размерами, что обуславливает неоднородность рисунка береговой линии и большее разнообразие прибрежно-водных макрофитов (23 вида). Озеро окружено болотами разных типов: с запада и востока – олиготрофным болотом разной степени облесённости, с юга – мезотрофным облесённым и открытым (сплавина) болотом, с севера – перемежаются естественные мезоолиготрофные болотные участки с облесёнными, подвергшимися мелиорации. В целом, растительностью занята небольшая часть водного зеркала (степень заращения до 5–7%). Центральная часть водоёма остаётся свободной от макрофитов, что обусловлено, вероятно, большой глубиной озёра и торфянистыми грунтами, не позволяющими растениям успешно закрепляться. Вдоль берега в виде пояса или на некотором удалении от него сформированы различной степени разреженности монодоминантные кубышковые заросли (от 20 до 400 м² и проективным покрытием до 80–90%, а максимальный размер пояса зафиксирован в юго-восточной части составлял 15×120 м). Значительная часть флоры была встречена в малом обилии в очень узкой (0.3–0.5 м) полосе и «бровке» вдоль уреза воды. Лишь *Phragmites australis* и *Typha latifolia* отмечены небольшими отдельными моновидовыми пятнами в микрозаливах озера.

Оз. Змеиное располагается в 150 м от оз. Хотавец, имеет наименьшую площадь из всех изученных озёр. По всему периметру озера подходит верховое болото и сформирована сплавина. По урезу воды (на глубине –5...+25 см) нами были описаны вытянутые вдоль берега вахтово-осоково-сфагновые сообщества, где преобладали *Carex paupercula*, *Menyanthes trifoliata*, *Sphagnum cuspidatum*, а также в меньшем обилии зафиксированы *Sphagnum*

fallax, *Scheuchzeria palustris* и *Oxycoccus palustris*. Сфагновые мхи в таких условиях часто формируют водные формы. Сплавинообразованию способствуют глубоководность водоёма, резко нарастающие глубины и торфяные и торфяно-илистые грунты. Эти же факторы лимитируют развитие собственно водной растительности. Озеро имеет крайне бедный состав (10 видов, большая часть которых – болотные, а не водные растения), и степень зарастания можно оценить не более 1%.

Оз. Дубровское располагается в 0.4 км к юго-востоку от оз. Змеиное, окружено лесным сосново-кустарничковым верховым болотом. Было обнаружено 15 видов макрофитов, а степень зарастания не превышает 5%. Как и на оз. Хотавец, в данном водоёме встречаются монодоминантные заросли кубышки жёлтой на некотором отдалении от берега (до 200 м² и проективным покрытием до 75%). Описаны также небольшие сплавины со *Sphagnum riparium*, *Carex rostrata*, *C. paupercula*. Важной находкой следует считать *Batrachospermum turfosum*, который был встречен на погружённых в воду веточках хамедафны {в этих же условиях вид встречается и в других типах болотных водоёмов [Чемерис, Филиппов, 2010 (Chemeris, Philippov, 2010)]}. Как правило, болотные озёра имеют относительно стабильный уровень воды и поэтому было крайне неожиданно встретить близ северо-западного берега частично пересыхающее мелководье. В результате понижения уровня воды в озере произошло обнажение торфянистых и вязких илистых грунтов. Эти мелководья оказались полезны для целого спектра растений разных экологических групп: гидрофиты (*Nuphar lutea*, наземная форма), гигрогелофиты (*Calla palustris*, *C. paupercula*, *C. rostrata*), гигрофиты (*Chamaedaphne calyculata*), гигромезофиты (*Ledum palustre*). Интересным было встретить на протяжении всей прибрежной отмели сфагновые сообщества (*Sphagnum cuspidatum* с проективным покрытием до 90%, в примеси *S. fallax*) с участием *Nuphar lutea* (!) и *Carex rostrata*.

Оз. Мотыкино располагается в 0.6 км южнее оз. Дубровское. Заращение не более 1–2%. Характерны сплавины по всему периметру. Их формированию способствуют илистые и торфяно-илистые грунты, а также то, что глубины от уреза воды сразу превышают 1.2–1.4 м. Собственно водная растительность представлена кубышковыми монофитоценозами («пятна» по 30–35 м² с проективным покрытием до 60%) в небольших заливах озера или близ зоны контакта воды и берега. Озеро не отличается особым видовым богатством (9 видов).

В целом, на внутриболотных озёрах заповедника отмечено относительно не много видов, для которых оптимумом индивидуального развития выступает полная или частичная погружённость в водную среду; наблюдается значительное количество видов, отмеченных в экотоне «вода–суша». Несмотря на довольно четкую границу болота на берегу озёр, определённую урезом воды, некоторые виды олиготрофных (*Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*) и евтрофных (*Carex rostrata*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*) болот неоднократно отмечались произрастающими прямо в воде, даже на удалении 1 м от берега, при этом их биоморфы не отличались от наземных экземпляров. Таким образом, экотонная зона даёт возможность целому ряду болотных растений адаптироваться к более обводнённым (по сравнению с болотом) условиям болотных озёр.

Сравнение болотных озёр с зоной временного зарастания водохранилища. Из четырёх изученных озер определённую степень подобия с зоной временного затопления имеет лишь флора илистой отмели оз. Дубровское. Подобные различия обусловлены особенностями гидрологического режима сравниваемых водных объектов. Во внутриболотных озёрах не происходит таких резких колебаний уровня воды, как в водохранилище, поэтому положение уреза воды сохраняется там относительно неизменным в течение многих лет, определяя и ограничивая участки развития водной и околоводной растительности. Учитывая этот факт, можно сказать, что зафиксированное авторами относительно небольшое количество видов-гигрофитов указывает на их постоянное присутствие на этих участках, и приуроченность конкретно к данным устоявшимся условиям местообитаний. В зоне временного затопления Рыбинского водохранилища, напротив, в разные годы обводнённость литорали существенно меняется и развитие макрофитов происходит разными темпами и на разных глубинах, что обуславливает наложение и замещение одних фитоценозов другими в достаточно быстром темпе. Подобные флуктуации и сезонные сукцессии могут наблюдаться в течение одного–двух лет. Так, если в полноводный год на участке с глубиной 40–50 см развиваются гелофи-

ты, то при наступлении маловодного года тот же самый участок может оказаться занятым гигрофитами или даже гигромезофитами. Примером таких смен могут служить наши наблюдения в проливе острова Демидиха [Немцева, Садоков, 2015 (Nemtseva, Sadokov, 2015)].

На зарастании сравниваемых двух типов водных объектов сказываются и другие экологические факторы. Для зоны временного затопления на первое место, вероятно, выходит искусственная зарегулированность уровня воды в водохранилище, от которой зависит и общая обводнённость литорали. Вторым важным фактором является степень защищённости биотопа от воздействия волн и ветра (макрофиты лучше всего развиваются в небольших заливах и углублениях береговой линии). Также свой вклад вносит характер береговой линии (её уклон, грунты, состав растительности на коренном берегу). Дальнейшее развитие определяется биотическими факторами (конкурентными отношениями между сообществами и внутри них).

В свою очередь, во внутриболотных озёрах приоритеты воздействия экологических факторов смещены. На первое место можно поставить одновременно уклон дна у берега и наличие заливов в береговой линии, которые обуславливают зарастание водоёма со стороны болота. Далее среди факторов следует характер болотной растительности, развитой на берегу озера. Также на характер зарастания болотных озёр накладывают отпечаток физико-химические свойства воды (прежде всего низкие значения pH, минерализации и т.п.).

Обращает на себя внимание, что в зоне временного затопления практически полностью отсутствуют виды растительности коренного берега (зоны подтопления и зоны воздействия Рыбинского водохранилища, для которой характерен повышенный уровень грунтовых вод), в отличие от растительности внутриболотных озер, где большая часть видов – представители близлежащих лесных и болотных растительных группировок. В целом, зарастание внутриболотных озёр и зоны временного затопления кардинально различается. В отличие от болотных озёр, зону временного затопления следует считать гораздо более открытой геосистемой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом исследования зарастания внутриболотных озёр Дарвинского заповедника подтвердили часть ранее высказанных нами положений [Филиппов, 2014б (Philippov, 2014b)] и позволили их уточнить. Для болотных озёр характерно 1) низкое общее видовое

богатство; 2) значительное участие типично болотных, а не водных макрофитов (при увеличении влияния болот на озёра повышается доля криптогамных растений); 3) малое количество общих видов; 4) преобладание, как правило, маловидовых сообществ (среди ценозообразо-

вателей выделяется всего несколько видов, в особенности, кубышка жёлтая); 5) слабая степень зарастания (как правило, от 1–3 до 5–7% акватории); 6) влияние на зарастание, прежде всего, относительных пропорций размеров во-

доёма по сравнению с общей площадью болота, а также гидрохимического режима и морфометрии (глубина, наличие заливов) данных водных объектов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 16-04-00290а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Комов В.Т., Степанова И.К. Гидрохимическая характеристика озёр Дарвинского заповедника // Труды Ин-та биологии внутренних вод РАН. 1994. Вып. 70(73). Структура и функционирование экосистем кислых озёр. С. 31–42.
- Кузнецов А.В., Зеленецкий Н.М., Рыбникова И.А., Немцева Н.Д., Калущкова Н.Н. Очерк природных условий Дарвинского заповедника // Тр. Дарвинского гос. природного биосферного заповедника. Вып. 16. Череповец, 2006. С. 5–21.
- Кутова Т.Н. Растительность Изможевского залива Рыбинского водохранилища // Труды Дарвинского гос. заповедника. Вып. 10. Материалы по изучению природных ресурсов Молого-Шекснинской низины. Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1971. С. 170–190 + 2 л. вкл.
- Кутова Т.Н. Экологическая характеристика растений зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Труды Дарвинского гос. заповедника. Вып. 4. Вологда, 1957. С. 403–466.
- Кутова Т.Н., Немцева С.Ф. Сукцессии растительных сообществ в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод. Информ. бюл. 1980. № 47. С. 15–20.
- Немцева Н.Д. Флора болот Дарвинского государственного заповедника. 1. Флора сосудистых растений // Флора и растительность Тверской области. Тверь, 1996. С. 69–81.
- Немцева Н.Д., Садоков Д.О. К вопросу о динамике растительности зоны временного затопления острова Демидиха в 2014–2015 гг. // Труды Дарвинского гос. природного биосферного заповедника. Вып. 17. Череповец: Печатный Дом «ЧПК», 2015. С. 143–156.
- Немцева С.Ф., Немцева Н.Д. Сосудистые растения Дарвинского заповедника (оперативно-информационный материал). М., 1987. 52 с.
- Папченко В.Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Средней Волги. Ярославль: Изд-во ЦМП МУБиНТ, 2001. 213 с.
- Постановление Правительства Вологодской области № 125 от 24.02.2015 «Об утверждении перечня (списка) редких и исчезающих видов (внутривидовых таксонов) растений и грибов, занесённых в Красную книгу Вологодской области».
- Филиппов Д.А. Гидрохимическая характеристика внутриболотных водоёмов (на примере Шиченгского верхового болота, Вологодская область) // Вода: химия и экология. 2014а. № 7(73). С. 10–17.
- Филиппов Д.А. О зарастании внутриболотных озёр Архангельской и Вологодской областей // XXI Всероссийская молодёжная науч. конф. «Актуальные проблемы биологии и экологии» (посвящ. 70-летию А.И. Таскаева): Материалы докл. 7–11 апреля 2014 г. Сыктывкар, Респ. Коми, Россия. Сыктывкар, 2014б. С. 91–95.
- Филиппов Д.А. Флора Шиченгского водно-болотного угодья (Вологодская область) // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2015. Т. 9, № 4. С. 86–117.
- Филиппов Д.А., Прокин А.А., Пржиборо А.А. Методы и методики гидробиологического исследования болот: учебное пособие. Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та, 2017. 207 с.
- Цвелёв Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Изд-во СПХФА, 2000. 781 с.
- Чемерис Е.В., Филиппов Д.А. *Batrachospermum turfosum* (Batrachospermaceae, Rhodophyta) в водоёмах верховых болот Вологодской области // Вестник Санкт-Петербургского ун-та. Сер. 3. Биология. 2010. Вып. 3. С. 49–53.

REFERENCES

- Chemeris E.V., Philippov D.A. 2010. *Batrachospermum turfosum* (Batrachospermaceae, Rhodophyta) v vodoyomakh verkhovykh bolot Vologodskoj oblasti [*Batrachospermum turfosum* (Batrachospermaceae, Rhodophyta) in waterbodies of raised bogs of the Vologda Region] // Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Ser. 3. Biologiya. Vyp. 3. S. 49–53. [In Russian]
- Komov V.T., Stepanova I.K. 1994. Gidrokhimicheskaya kharakteristika ozyor Darvinskogo zapovednika [Hydrochemical characteristics of lakes of Darvinskiy Reserve] // Trudy Instituta biologii vnutrennikh vod RAN. Vol. 70(73). Struktura i funktsionirovanie ekosistem atsidnykh ozyor. S. 31–42. [In Russian]
- Kutova T.N. 1957. Ekologicheskaya kharakteristika rastenij zony vremennogo zatopleniya Rybinskogo vodokhranilisha [Ecological characteristics of plants in the zone of temporary flooding of Rybinsk reservoir] // Trudy Darvinskogo gos. zapovednika. Vyp. 4. Vologda. S. 403–466. [In Russian]

- Kutova T.N. 1971. Rastitel'nost' Izmozhevskogo zaliva Rybinskogo vodokhranilisha [Vegetation of Izmozhevskiy bay of Rybinsk reservoir] // Trudy Darvinskogo gos. zapovednika. Vyp. 10. Materialy po izucheniyu prirodnikh resursov Mologo-Sheksninskoy niziny. Vologda. S. 170–190. [In Russian]
- Kutova T.N., Nemtseva S.F. 1980. Suktsessii rastitel'nykh soobshchestv v zone vremennogo zatopleniya Rybinskogo vodokhranilisha [Succession of plant communities in the zone of temporary flooding of Rybinsk reservoir] // Biologiya vnutrennikh vod. Informatsionnaya byulleten'. № 47. S. 15–20. [In Russian]
- Kuznetsov A.V., Zelenetskiy N.M., Rybnikova I.A., Nemtseva N.D., Kalutskova N.N. 2006. Ocherk prirodnikh uslovij Darvinskogo zapovednika [Essay on the natural conditions of the Darvinskiy Reserve] // Trudy Darvinskogo gos. prirodnogo biosfernogo zapovednika. Vyp. 16. Cherepovets. S. 5–21. [In Russian]
- Nemtseva N.D. 1996. Flora bolot Darvinskogo gosudarstvennogo zapovednika. 1. Flora sosudistyykh rastenij [Flora of Darvinskiy State Reserve mires. 1. Flora of vascular plants] // Flora i rastitel'nost' Tverskoj oblasti. Tver'. S. 69–81. [In Russian]
- Nemtseva N.D., Sadokov D.O. 2015. K voprosu o dinamike rastitel'nosti zony vremennogo zatopleniya ostrova Demidikha v 2014–2015 gg. [On the issue of vegetation dynamics in the zone of temporary flooding of Demidikha island in 2014–2015] // Trudy Darvinskogo gos. prirodnogo biosfernogo zapovednika. Vyp. 17. Cherepovets. S. 143–156. [In Russian]
- Nemtseva S.F., Nemtseva N.D. 1987. Sosudistyye rasteniya Darvinskogo zapovednika (operativno-informatsionnyj material) [Vascular plants of Darvinskiy Reserve (operational-information material)]. Moskva. 52 s. [In Russian]
- Papchenkov V.G. 2001. Pastitel'nyj pokrov vodoyomov i vodotokov Srednej Volgi [Vegetation cover of water bodies and watercourses of the Middle Volga region]. Yaroslavl': Izd-vo TsMP MUBiNT. 213 s. [In Russian]
- Philippov D.A. 2014a. Gidrokhimicheskaya kharakteristika vnutribolotnykh vodoyomov (na primere Shichenskogo verkhovogo bolota, Vologodskaya oblast') [Hydrochemical characteristics of mire water tracks (by the example of Shichenskoe raised bog, Vologda Region)] // Voda: khimiya i ekologiya. № 7(73). S. 10–17. [In Russian]
- Philippov D.A. 2014b. O zarastanii vnutribolotnykh ozyor Arkhangel'skoj i Vologodskoj oblastej [On overgrowing of intramire lakes in Arkhangel'sk and Vologda Regions] // XXI Vserossiyskaya molodyozhnaya nauchnaya konf. "Aktual'nye problem biologii i ekologii" (posvyaschyonnoy 70-letiyu A.I. Taskaeva): Materialy dokladov. 7–11 aprelya 2014 g. Syktyvkar, Respublika Komi, Rossiya. Syktyvkar. S. 91–95. [In Russian]
- Philippov D.A. 2015. Flora Shichenskogo vodno-bolotnogo ugod'ya (Vologodskaya oblast') [Flora of wetland "Shichenskoe" (Vologda Region, Russia)] // Fitoraznoobrazie Vostochnoj Evropy. Vol. 9, № 4. S. 86–117. [In Russian]
- Philippov D.A., Prokin A.A., Przhiboro A.A. 2017. Metody i metodiki gidrobiologicheskogo issledovaniya bolot: uchebnoe posobie. [Methods and methodology of hydrobiological study of mires: tutorial]. Tyumen': Izd-vo Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. 207 s. [In Russian]
- Postanovlenie Pravitel'stva Vologodskoj oblasti № 125 ot 24.02.2015 «Ob utverzhdenii perechnya (spiska) redkikh i ischezayushchikh vidov (vnutrividovikh taksonov) rastenij i gribov, zanesyonnykh v Krasnuyu knigu Vologodskoj oblasti» [Resolution of the Government of the Vologda Region from 24.02.2015 № 125 «On approval of list of rare and endangered species (intraspecific taxa) plants and fungi, which feature in the Red Data Book of the Vologda Region»] 2015. [In Russian]
- Tzvelev N.N. 2000. Opredelitel' sosudistyykh rastenij Severo-Zapadnoj Rossii (Leningradskaya, Pskovskaya i Novgorodskaya oblasti) [Manual of the vascular plants of North-West Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod provinces)]. Sankt-Peterburg: Izd-vo SPKhFA. 781 s. [In Russian]

ON OVERGROWING OF MIRE LAKES IN DARVINSKIY STATE RESERVE

D. O. Sadokov¹, D. A. Philippov²

¹Darvinskiy State Nature Biospheric Reserve

Cherepovets, 162606, Russia, e-mail: baybaytuy@gmail.com

²Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences

Borok, 152742, Russia, e-mail: philippov_d@mail.ru

The study was conducted in 2016 on the four intramire lakes (Khotavets, Zmeinoye, Dubrovskoye, Motykino) in the Darvinskiy State Reserve (Vologda Region). The estimated macrophyte flora of the lakes is 36 species (Rhodophyta – 1, Bryophyta – 5, Equisetophyta – 1, Polypodiophyta – 1, and Magnoliophyta – 28, with the 16 dicotyledons and 12 monocotyledons. The flora of individual lakes included from 9 to 23 species. The following features were typical of the studied lakes: (1) low total species richness; (2) dominance of typical mire macrophytes; (3) small amount of species common for all study lakes; (4) prevalence of communities with a low species number (only a few species played a role of a coenosis-forming ones, especially *Nuphar lutea* (L.) Smith); (5) low degree of overgrowing (as a rule, from 1–3 to 5–7% of water area); (6) overgrowing is influenced by the adjoining mires and their sizes, as well as the hydrochemical regimes and morphometric characteristics of the lakes. The following species are indicated for the Darvinskiy State Reserve for the first time: *Batrachospermum turfosum* Bory (Lake Dubrovskoye) and *Hammarbya paludosa* (L.) O. Kuntze (floating mire, Lake Khotavets).

Keywords: mire lakes, macrophytes, flora, vegetation, overgrowing of lakes, Red Data Book, Vologda Region

МАТЕРИАЛЫ К ФАУНЕ И ЭКОЛОГИИ ВОДНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (INSECTA: COLEOPTERA) БОБРОВЫХ ПРУДОВ МАЛЫХ ВОДОТОКОВ РДЕЙСКОГО ЗАПОВЕДНИКА В ПРЕДЕЛАХ ПОЛИСТОВО-ЛОВАТСКОЙ БОЛОТНОЙ СИСТЕМЫ (НОВГОРОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

А. С. Сажнев

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: sazh@list.ru

По результатам обследования 16 бобровых поселений представлена фауна и экология водных жесткокрылых бобровых прудов малых водотоков Рдейского заповедника в пределах Полистово-Ловатской болотной системы. Отмечено 63 вида жесткокрылых, среди которых выявлены доминанты и содоминанты. Отмечается лимнофильный характер фауны водных жуков с включением в сообщества ацидофильных видов. Для бобровых прудов отмечается полидоминантность сообществ водных жесткокрылых с преобладанием хищников широкого спектра питания. Различия между весенней и летней фаунами водных жесткокрылых по значимым таксонам невелики.

Ключевые слова: водные жесткокрылые, речной бобр, бобровые пруды, заповедник «Рдейский».

ВВЕДЕНИЕ

В результате средообразующей деятельности такого ключевого вида, как обыкновенный или речной бобр (*Castor fiber* Linnaeus, 1758), формируются новые ландшафтные единицы – бобровые пруды [Завьялов, 2015 (Zavyalov, 2015)], для которых характерно зоогенное эвтрофирование [Завьялов и др., 2005 (Zavyalov et al., 2005)]. Бобры заселяют широчайший спектр естественных и искусственных водных объектов – от горных рек и ручьев до копаней, берегов водохранилищ и болот. Отмечено, что плотины стабилизируют и повышают температуру воды, накапливают седименты, которые через детритные пищевые цепи вовлечены в трофические отношения беспозвоночных, а при пересыхании водных объектов пруды выступают в роли рефугиумов [Collen, Gibson, 2001]. Бобр не просто модифицирует среду путем динамического преобразования водотоков, но и поддерживает её в новом состоянии продолжительное время, увеличивая количество подходящих для водных жесткокрылых местообитаний, что вписывается в концепцию динамики пятен [Townsend, 1989], и было показано при изучении макрозообентоса [Прокин, 2012 (Prokin, 2012)].

Для подавляющего большинства поселений бобра характерно чередование периодов обитания и забрасывания, приблизительно равных по времени (3.5 ± 0.2 и 3.3 ± 0.3 года соот-

ветственно) [Завьялов и др., 2005 (Zavyalov et al., 2005)]. В связи с чем, бобровые пруды можно разделить на новые, заброшенные, часто дренированные и повторно заселённые.

Довольно антагонистично выглядит деятельность бобров в пределах болотной системы на фоне «регулирующей» роли болот [Завьялов, 2017 (Zavyalov, 2017)]. Повышенное испарение и транспирация с поверхности болот уменьшают среднюю величину стока ассоциированных с ними рек [Михеев, 2010 (Mikheev, 2010)]. С заболоченных территорий в реки поступает меньше стока, чем с сопредельных незаболоченных земель. Бобровые пруды сохраняют воду в меженный период, а созданные плотины на водотоках могут долгосрочно повышать уровень грунтовых вод в районе затопления. По химическому составу реки, берущие начало из верховых болот обычно имеют воды гидрокарбонатного класса. Но известно, что наличие бобровых плотин может снижать кислотность вод и иммобилизовывать алюминий [Collen, Gibson, 2001].

Цель исследования – определение видового состава водных жесткокрылых бобровых прудов на территории заповедника «Рдейский» по периферии Полистово-Ловатской болотной системы, выявление доли разных экологических группировок и основных доминантов в составе колеоптерофауны.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для статьи послужили качественные и количественные сборы водных жесткокрылых в заповеднике «Рдейский» (Новгородская область) и в его охранной зоне (южная и северо-восточная границы) на территории обширной Полистово-Ловатской болотной системы. В рамках настоящей работы за весенне-

летний период 2016 г. (27.04–2.05 и 6–14.06) обследовано 16 поселений обыкновенного бобра на ручьях, мелиоративных каналах и мелиорированных малых реках. Энтомологический материал отбирался в береговой зоне безрыбных бобровых прудов на разной стадии бобрового цикла в бассейнах рр. Редья, Порусья, на

малых реках и ручьях Холмской котловины около д. Фрюнино и д. Замошье. Качественные пробы отбирали кошением водным сачком (10 взмахов в тройной повторности, диаметр обруча 35 см) по прибрежной растительности и на мелководье. Для получения количественных данных на бобровых прудах устанавливали безприманочные вороночные ловушки типа «верши» в количестве 5 шт. (исключение составило одно поселение «Кладбищенский ручей» (КР), где было установлено 8 ловушек), время экспозиции 4–5 сут. Количественные сборы проведены на 9 бобровых прудах малых водотоков Рдейского заповедника.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для изученных бобровых прудов зарегистрировано 63 вида водных жесткокрылых, полный список приведён в работе [Сажнев, Завьялов, 2017 (Sazhnev, Zavyalov, 2017)]. При этом среднее количество видов (S_{med}) для каждого поселения составило 21 ± 3 вида ($S_{\text{min}} - 16$, $S_{\text{max}} - 39$), а среднее количество экземпляров (N_{med}) на пробу – 181 ± 5 ($N_{\text{min}} - 39$, $N_{\text{max}} - 640$).

Комплекс доминантов составили 15 видов жесткокрылых: *Acilius canaliculatus* (Nicolai, 1822), *A. sulcatus* (Linnaeus, 1758), *Agabus sturmi* (Gyllenhal, 1808), *A. uliginosus* (Linnaeus, 1761), *Copelatus haemorrhoidalis* (Fabricius, 1787), *Cybister laterimarginalis* (DeGeer, 1774), *Dytiscus circumcinctus* Ahrens, 1811, *D. dimidiatus* Bergsträsser, 1778, *D. marginalis* Linnaeus, 1758, *Graphoderus cinereus* (Linnaeus, 1758), *Hydaticus seminiger* (DeGeer, 1774), *H. transversalis* (Pontoppidan, 1763), *Hydrochara caraboides* (Linnaeus, 1758), *Ilybius ater* (DeGeer, 1774), *I. quadriguttatus* (Lacordaire, 1835) и *Noterus crassicornis* (O.F. Müller, 1776). Значения индекса Шеннона свидетельствовали об относительно высокой выравненности сообществ водных жесткокрылых по численности ($H_N = 1.72 - 3.71$). Показатели индекса по биомассе были значительно ниже, но варьировали в сходных пределах ($H_B = 0.71 - 2.36$).

Близость и влияние Полистово-Ловатской болотной системы можно проследить по составу фауны бобровых прудов, четверть которой (25.4%) составляют виды – обитатели травяных, облесённых и сфагновых торфяных болот, такие как *Haliplus fulvicollis* Erichson, 1837, *Agabus affinis* (Paykull, 1798), *A. unguicularis* C.G. Thomson, 1867, *Graptodytes granularis* (Linnaeus, 1767), *Hydroporus glabriusculus* Aubé, 1838, *H. obscurus* Sturm, 1835, *H. rufifrons* (O.F. Müller, 1776), *H. scalesianus* Stephens, 1828, *H. tristis* (Paykull, 1798), *Hygrotus decoratus* (Gyllenhal, 1810), *Ilybius aenescens*

За время исследования взяли 45 качественных проб, отработали 235 ловушко-суток. Общее количество жесткокрылых в пробах – 1757 экз. Для каждого поселения, где были отобраны количественные пробы, рассчитывали биомассу видов (B , г/пробу) в пересчёте на 100 ловушко-суток. Для оценки количественного доминирования видов применяли общепринятый в гидробиологии индекс плотности Бродской-Зенкевича (D), выраженный в процентах. Виды, доминирование которых в сообществах $\leq 5\%$, не учитывали. Для определения степени равномерности распределения видов в сообществах применяли индекс Шеннона.

C.G. Thomson, 1870, *I. angustior* (Gyllenhal, 1808), *I. guttiger* (Gyllenhal, 1808), среди которых присутствуют лимнофильные ацидофилы *Hydroporus erythrocephalus* (Linnaeus, 1758), *H. melanarius* Sturm, 1835, *Hydrochus elongatus* (Schaller, 1783) и *Enochrus ochropterus* (Marsham, 1802).

Средообразующая деятельность бобров на водотоках приводит к повышению разнообразия условий среды в пределах водного объекта и создает предпосылки для совместного обитания в нем видов с разным отношением к проточности, температуре и другим экологическим факторам [Дядичко, 2013 (Dyadichko, 2013)], однако, в бобровых прудах наблюдается элиминация реофильных форм.

В фауне изученных бобровых прудов преобладают лимнофильные виды, обитатели стоячих и медленно текущих водоёмов: *Haliplus immaculatus* Gerhardt, 1877, *Copelatus haemorrhoidalis*, *Cybister laterimarginalis*, виды родов *Dytiscus*, *Acilius*, *Hydaticus*, *Colymbetes* *paykulli* Erichson, 1837, *Graphoderus cinereus* (Linnaeus, 1758), *Hyphydrus ovatus* (Linnaeus, 1761), *Ilybius ater*, *Rhantus latitans* Sharp, 1882, представители Hydrochidae и Hydrophilidae, а также виды рода *Hydroporus*, характерные для мелководий и временных водных объектов, и др. Из этих видов лесные затененные водоёмы, которым соответствует часть исследованных бобровых прудов (например, поселение В38), предпочитают *Agabus uliginosus* (Linnaeus, 1761), *A. unguicularis* C.G. Thomson, 1867, *Hydroporus melanarius* Sturm, 1835.

Haliplus ruficollis (DeGeer, 1774), виды рода *Noterus*, *Hydroporus palustris* (Linnaeus, 1761), *H. striola* (Gyllenhal, 1826), *Hygrotus impressopunctatus* (Schaller, 1783) можно отнести к эвритопным элементам фауны с высокой степенью экологической пластичности. Часть из них, а также *Anacaena lutescens* (Stephens, 1829), *Berosus luridus* (Linnaeus, 1761), *Helo-*

chares obscurus (O.F. Müller, 1776) и *Hydrobius fuscipes* (Linnaeus, 1758) могут расцениваться как виды-индикаторы [Рындович, 2004 (Ryndevich, 2004)] зоогенной эвтрофикации и органического загрязнения [Крылов, 2002 (Krylov, 2002)]. Эти виды отмечены на заросших участках бобровых прудов без течения, при этом степень зарастания влияет на представленность отдельных групп жесткокрылых: например, миксофитофаги и детритофаги из родов *Haliphus*, *Hydrochus* и большинства *Hydrophilidae* приурочены к мелководьям с зарослями макрофитов, в том числе ряски, в заливах бобровых прудов и заброшенных каналах. Так, в хорошо освещенном мелководном и заросшем пруду поселения КР индекс доминирования для *Hydrochara caraboides* достигает максимальных величин ($D=61.8\%$).

Надо отметить, что в районе исследования почти все поселения бобров прошли через несколько циклов заселения-забрасывания, пруды при этом не имеют четких границ, а в ряде случаев образуют водно-болотные комплексы [Завьялов, 2015 (Zavyalov, 2015)].

Модифицирующая деятельность бобра формирует сложную высоко-динамичную мозаику биоценозов [Прокин, 2012 (Prokin, 2012)], что отражается на фауне водных жесткокрылых

прудов, включенных в бобровый цикл [Завьялов, 2015 (Zavyalov, 2015)]. В нашей работе бобровые пруды были представлены в основном новыми и вторично заселёнными стадиями, заброшенные пруды изучались качественно во время весеннего этапа исследований в период половодья, когда они не были дренированы.

В большинстве (6, $n=9$) бобровых прудов в фауне жесткокрылых по питанию преобладает группа хищников широкого спектра с присутствием миксофитофагов, а также отмечается полидоминантность сообществ (до 7 содоминантов). Наиболее богаты в видовом отношении ($S=22-39$) мелководные участки прудов с зарослями макрофитов.

Иная картина наблюдается на более глубоководных прудах, в которых доминируют виды рода *Dytiscus* и близкого к ним по экологии и биологии *Cybister laterimarginalis*, причем по степени доминирования в сообществе эти виды сопоставимы ($D=9.1-25.7\%$). Видовая представленность водных жесткокрылых в таких прудах незначительно, но ниже ($S=16-19$).

Различия между весенними и летними сообществами водных жесткокрылых по значимым таксонам незначительны, с преобладанием в сообществах весенней фауны видов рода *Hydroporus*, а летом – крупных *Dytiscidae*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Можно заключить, что не только по видовому составу, но также по встречаемости и биомассе среди водных жесткокрылых в бобровых прудах малых водотоков Рдейского заповедника доминируют обычные для европейской части России лентические виды с широкими ареалами. Наряду с этим происходит элиминация реофильных форм. Лимнофильный состав фауны формируется и за счёт того, что в районе исследования нет ненарушенных деятельностью человека и текущих в минеральных

берегах малых водотоков [Завьялов, 2015 (Zavyalov, 2015)].

В целом, для бобровых прудов отмечается полидоминантность сообществ водных жесткокрылых с преобладанием хищников широкого спектра питания. В районе исследования прослеживаются некоторые различия сообществ водных жесткокрылых в прудах разных стадий развития, когда на заключительных этапах бобрового цикла в фауне увеличивается доля миксофитофагов и детритоядных форм.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит за возможность работать на территории заповедника «Рдейский» директора В.В. Кроликова, за помощь в проведении экспедиций и сбор материала, а также ценные консультации – д.б.н. Н.А. Завьялова (ГПЗ «Рдейский») и профессора А.В. Крылова (ИБВВ РАН). За оказанную финансовую поддержку благодарю академика РАН Ю.Ю. Дгебуадзе (ИПЭЭ РАН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дядичко В.Г. Водные жуки подотряда Adepaga (Coleoptera) Полистово-Ловатской болотной системы: видовой состав, биотопическое распределение, особенности биологии // Труды Государственного природного заповедника «Рдейский». Вып. 2. Великий Новгород, 2013. С. 69–84.
- Завьялов Н.А. Особенности экологии и трудности изучения бобров на болотах // Труды ИБВВ РАН. 2017. Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. С. 63–75.
- Завьялов Н.А. Средообразующая деятельность бобра (*Castor fiber* L.) в европейской части России // Труды Государственного природного заповедника «Рдейский». Вып. 3. Великий Новгород, 2015. 320 с.
- Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А., Иванов В.К., Дгебуадзе Ю.Ю. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука, 2005. 186 с.
- Крылов А.В. Влияние деятельности бобров как экологического фактора на зоопланктон малых рек // Экология. 2002. № 5. С. 350–357.

- Михеев В.А. (ред.). Гидрология. Ульяновск: УлГТУ, 2010. 200 с.
- Прокин А.А. Зообентос // Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-террасного государственного биосферного природного заповедника). М.: Тов-во науч. изд. КМК. 2012. С. 77–100.
- Рындевич С.К. Фауна и экология водных жесткокрылых Беларуси (Haliplidae, Noteridae, Dytiscidae, Gyrinidae, Helophoridae, Georissidae Hydrochidae, Spercheidae, Hydrophilidae, Hydraenidae, Limnichidae, Dryopidae, Elmidae). Монография в 2-х частях. Ч. 1. Минск: УП “Технопринт”, 2004. 272 с.
- Сажнев А.С., Завьялов Н.А. Материалы к фауне и экологии водных жесткокрылых бобровых прудов заповедника «Рдейский» (Новгородская область) // Эволюционные и экологические аспекты изучения живой материи. Череповец, 2017. (в печати)
- Anderson C.B., Rosemond A.D. Ecosystem engineering by invasive exotic beavers reduces in-stream diversity and enhance ecosystem function in Cape Horn, Chile // *Oecologia*. 2007. № 154. P. 141–153. DOI: 10.1007/s00442-007-0757-4
- Collen P., Gibson R.J. The general ecology of beavers (*Castor* spp.), as related to their influence on stream ecosystems and riparian habitats, and subsequent effects on fish – a review // *Reviews in Fish Biology and Fishery*. 2001. Vol. 10. P. 439–461. DOI: 10.1023/A:1012262217012
- Townsend C.R. The patch dynamics concept of stream community ecology // *Journal of the North American Benthological Society*. 1989. Vol. 8, № 1. P. 36–50. DOI: 10.2307/1467400

REFERENCES

- Anderson C.B., Rosemond A.D. 2007. Ecosystem engineering by invasive exotic beavers reduces in-stream diversity and enhance ecosystem function in Cape Horn, Chile // *Oecologia*. № 154. P. 141–153. DOI: 10.1007/s00442-007-0757-4
- Collen P., Gibson R.J. 2001. The general ecology of beavers (*Castor* spp.), as related to their influence on stream ecosystems and riparian habitats, and subsequent effects on fish – a review // *Reviews in Fish Biology and Fishery*. Vol. 10. P. 439–461. DOI: 10.1023/A:1012262217012
- Dyadichko V.G. 2013. Vodnye zhuki podotryada Adephaga (Coleoptera) Polistovo-Lovatskoj bolotnoj sistemy: vidovoj sostav, biotopicheskoe raspredelenie, osobennosti biologii [The aquatic beetles of the suborder Adephaga (Coleoptera) of the Polist-Lovat mire system: species composition, biotope distribution, features of biology] // *Trudy Gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika “Rdejskij”*. Vol. 2. Velikij Novgorod. S. 69–84. [In Russian]
- Krylov A.V. 2002. Vliyanie deyatel'nosti bobrov kak ekologicheskogo faktora na zooplankton malyx rek [The influence of beavers as an ecological factor on the zooplankton of a small rivers] // *Ekologiya*. № 5. S. 350–357. [In Russian]
- Mikheev V.A. (ed.). 2010. Gidrologiya [Hydrology]. Ulyanovsk. 200 s. [In Russian]
- Prokin A.A. 2005. Zoobentos [Zoobenthos] // *European beavers (Castor fiber L.) as a key species of a small river ecosystem (Prioksko-Terrasnyi nature biosphere reserve)*. Moskva: KMK Scientific Press. S. 77–100. [In Russian]
- Ryndevich S.K. 2004. Fauna i ekologiya vodnykh zhestkokrylykh Belarusi (Haliplidae, Noteridae, Dytiscidae, Gyrinidae, Helophoridae, Georissidae Hydrochidae, Spercheidae, Hydrophilidae, Hydraenidae, Limnichidae, Dryopidae, Elmidae). [Fauna and ecology of aquatic beetles in Belarus]. Monograph in 2 parts. Part 1. Minsk: “Technoprint”. 272 s. [In Russian]
- Sazhnev A.S., Zavyalov N.A. 2017. Materialy k faune i ekologii vodnykh zhestkokrylykh bobrov prудov zapovednika «Rdejskij» (Novgorodskaya oblast') [Materials on the fauna and ecology of water beetles in the beaver ponds of the Rdeysky Nature Reserve (Novgorod Province)] // *Evolutsionnyye i ekologicheskiye aspekty izucheniya zhivoj materii*. Cherepovets. (in print). [In Russian]
- Townsend C.R. 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology // *Journal of the North American Benthological Society*. Vol. 8, № 1. P. 36–50. DOI: 10.2307/1467400
- Zavyalov N.A. 2015. Sredooobrazuyushchaya deyatel'nost' bobra (*Castor fiber* L.) v evropejskoj chaste Rossii [Ecosystem engineering of the beaver (*Castor fiber* L.) in the forest zone of European part of Russia] // *Trudy Gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika “Rdejskij”*. Vol. 3. Velikij Novgorod. 320 s. [In Russian]
- Zavyalov N.A. 2017. Osobennosti ekologii i trudnosti izucheniya bobrov na bolotakh [Peculiarities of ecology and difficulties in study of beavers in mires] // *Trudy IBVV RAN*. Vyp. 79(82). Gidrobiologicheskie issledovaniya bolot. S. 63–75. [In Russian]
- Zavyalov N.A., Krylov A.V., Bobrov A.A., Ivanov V.K., Dgebuadze Yu.Yu. 2005. Vliyanie rechnogo bobra na ekosistemy malyx rek [Influence of the river beaver on the ecosystems of a small rivers]. Moscow: Nauka. 186 s. [In Russian]

**CONTRIBUTION TO THE FAUNA AND ECOLOGY OF WATER BEETLES
(INSECTA: COLEOPTERA) OF BEAVER PONDS ON SMALL RUNNING WATERS
IN THE RDEYSKY NATURE RESERVE WITHIN THE POLIST-LOVAT MIRE SYSTEM
(NOVGOROD REGION, REGION)**

A. S. Sazhnev

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences
Borok, 152742, Russia, e-mail: sazh@list.ru*

The fauna and ecology of the water beetles (Coleoptera) was studied in the beaver ponds on small running waters of the Polist-Lovat mire system (Novgorod Region). In 2016, 16 beaver colonies in the Rdeysky Nature Reserve were examined. A total of 63 Coleoptera species were registered from ponds; dominant and codominant species were listed. The fauna of aquatic beetles has a limnophilic nature, with mire species present in the community. The differences between the spring and summer faunal aspects of the water Coleoptera communities are small, if significant taxa are considered. The communities of water beetles in beaver ponds are polydominant with prevalence of non-specialized predators.

Keywords: water beetles, Eurasian beaver, beaver ponds, Rdeysky Nature Reserve

О ВОДНЫХ И АМФИБИОТИЧЕСКИХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (INSECTA: COLEOPTERA) БОЛОТНЫХ ВОДОЁМОВ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

А. С. Сажнев, Д. А. Филиппов

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: sazh@list.ru, philippov_d@mail.ru

В работе представлены новые материалы по фауне водных и амфибиотических жесткокрылых (Dytiscidae, Hydrophilidae, Scirtidae, Chrysomelidae) болотных местообитаний Вологодской области. Приводится обобщенный аннотированный список таксонов. Впервые для региона отмечено 11 видов: *Acilius sulcatus* (Linnaeus, 1758), *Agabus clypealis* (C.G. Thomson, 1867), *Colymbetes paykulli* Erichson, 1837, *Ilybius quadriguttatus* (Lacordaire, 1835), *Rhantus exoletus* (Forster, 1771), *Anacaena lutescens* (Stephens, 1829), *Coelostoma orbiculare* (Fabricius, 1775), *Cymbiodyta marginella* Sharp, 1884, *Cyphon kongsbergensis* Munster, 1924, *C. punctipennis* Sharp, 1872, *Donacia dentata* Hoppe, 1795. Для значительного числа видов (12) болота являются лишь одним из возможных типов местообитаний, тогда как *Cyphon kongsbergensis* и *C. punctipennis* предпочитают болота и болотные водоёмы.

Ключевые слова: водные жесткокрылые, болотные водоёмы, болота, болото Шиченгское.

ВВЕДЕНИЕ

В Вологодской области болота занимают порядка 17% территории региона [Филоненко, Филиппов, 2013 (Filonenko, Philippov, 2013)], при этом изученность структурных компонентов болотных экосистем региона, в том числе и энтомофауны, остаётся достаточно фрагментарной. Стоит заметить, что не только в Вологодской области, но и в других регионах России, а также других странах водной энтомофауне болот уделяется относительно мало внимания. Так, водные жесткокрылые болот целенаправленно изучались на территории России в Республике Чувашия [Егоров, Подшивалина, 1998], Калининградской [Бесядка, Мороз, 1996 (Biesiadka, Moroz, 1996)], Воронежской [Прокин, 2001, 2005 (Prokin, 2001, 2005)], Тульской [Дорофеев, 2007 (Dorofeev, 2007)], частично в Новгородской [Дядичко, 2013 (Dyadichko, 2009)], Псковской [Дядичко, 2009 (Dyadichko, 2009); Дядичко и др., 2009 (Dyadichko et al., 2009)] и Вологодской [Филиппов, Пестов, 2014

(Philippov, Pestov, 2014)] областях. Из соседних стран наиболее изученной остаётся фауна Белорусского Поозерья [Рындевич, 1999 (Ryndevich, 1999); Сушко, Солодовников, 2000 (Sushko, Solodovnikov, 2000); Сушко, Кубиш, 2002 (Sushko, Kubish, 2002); Сушко, 2006 (Sushko, 2006); Дударев и др., 2011 (Dudarev et al., 2011) и др.]. Известны работы по колеоптерофауне болот Украины [Мателешко, 1987 (Mateleshko, 1987)], Эстонии [Маавара, 1959 (Maavara, 1959)], Канады [Larson, 1987].

Настоящее сообщение основано на сборах второго автора, а также литературных данные [Филиппов, Пестов, 2014 (Philippov, Pestov, 2014); Прокин и др., 2016 (Prokin et al., 2016)].

Цель работы заключалась в обобщении имеющихся сведений о водных и амфибиотических жесткокрылых (Insecta: Coleoptera) разнотипных болотных водных объектов Вологодской области.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал был собран в вегетационный период разных лет (2001, 2002, 2004, 2014, 2016, 2017 гг.) на болотах: Крестенское (Вытегорский район, охраняемый природный комплекс «Онежский»), Алексеевское-1 (Сокольский район, охраняемое болото), Шиченгское (Сямженский район, комплексный (ландшафтный) заказник «Шиченгский») и др. (в том числе в Усть-Кубинском и Череповецком районах).

Пробы отбирали при помощи общепринятых методик, включающих ручной сбор, ко-

шение водным энтомологическим сачком [Голуб и др., 2012 (Golub et al., 2012); Филиппов и др., 2017 (Philippov et al., 2017)].

Таксономия, порядок родов и видов даны по выпускам палеарктического каталога “Catalogue of Palaearctic Coleoptera” [Löbl, Smetana, 2003, 2010, 2016a, 2016b].

Для каждого вида приведены сведения о предпочитаемых типах болотных местообитаний, либо краткая экологическая справка на основе литературных источников.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ниже представлен аннотированный список видов водных жесткокрылых района исследований. Новые для региона и болотных место-

обитаний Вологодской области виды в списке отмечены звёздочкой (*). Для них приводится коллекционный материал. Количество коллек-

тированных экземпляров дано в скобках после даты сбора.

Dytiscidae Latreille, 1802

Acilius canaliculatus Nicolai, 1822 – верховые глядово-мочажинные и пушицево-сфагновые (топи, мочажины, озёрки), открытые и облесённые травяно-сфагновые и травяные переходные и низинные болота, берега заболоченных озёр (вероятно, сплавины). Нами отмечен для вторичных озёрков болота Алексеевское-1 (2014 г.) [Прокин и др., 2016 (Prokin et al., 2016)].

**Acilius sulcatus* (Linnaeus, 1758) – бионмия как у предыдущего вида, нередко встречаются синтопно.

Материал: Сямженский район, окрайка болота Шиченгское, 25.07.2000 (♀).

**Agabus* (*Acatodes*) *clypealis* (C.G. Thomson, 1867) – верховые глядово-мочажинные и пушицево-сфагновые (топи, мочажины, озёрки), открытые и облесённые травяно-сфагновые переходные болота.

Материал: Усть-Кубинский район, окр. д. Филисово, облесённое болото, 15–24.06.2001 (1 экз.).

Agabus (*Gaurodytes*) *bipustulatus* (Linnaeus, 1767) – верховые глядово-мочажинные и пушицево-сфагновые (топи, мочажины, озёрки) болота. Преимущественно в непроточных водоёмах с холодной водой. Нами вид отмечен в проточной топи болота Шиченгское (2014 г.) [Прокин и др., 2016 (Prokin et al., 2016)].

**Colymbetes paykulli* Erichson, 1837 – верховые глядово-мочажинные и пушицево-сфагновые (топи, мочажины), облесённые и открытые переходные и низинные болота (болотные водоёмы со стоячей водой).

Материал: Сямженский район, окрайка болота Шиченгское, 25.07.2000 (1 экз.).

Hygrotus (*Hygrotus*) *quinquelineatus* (Zetterstedt, 1828) – верховые глядово-мочажинные и пушицево-сфагновые (топи, мочажины) болота и их окрайки (лужи, «торфяные ямы»), внутриболотные озёра.

Материал: Череповецкий район, Дарвинский государственный заповедник, оз. Мотыкино, 27.08.2016 (1 экз.).

**Ilybius quadriguttatus* (Lacordaire, 1835) – верховые глядово-мочажинные и пушицево-сфагновые (топи, мочажины, озёрки), облесённые и открытые переходные и низинные болота, заболоченные водоёмы, а также во внеболотных биотопах (пруды, озёра, заливы рек).

Материал: Сямженский район, болото Шиченгское, окрайка верхового глядово-

мочажинного болота, обводнённая сфагновая мочажина, 28.05.2017 (♂, ♀).

**Rhantus* (*Rhantus*) *exsoletus* (Forster, 1771) – верховые глядово-мочажинные (озёрки), облесённые и открытые низинные болота. Чаще в разнообразных стоячих водоёмах и медленно текущих водотоках, в том числе временных.

Материал: Сямженский район, болото Шиченгское, озёрко, 30.04.2001 (1 экз.).

Hydrophilidae Latreille, 1802

**Anacaena lutescens* (Stephens, 1829) – верховые глядово-мочажинные и пушицево-сфагновые (топи, мочажины), облесённые и открытые переходные и низинные болота. Эвритопный полуводный вид, встречается в различных типах стоячих водоёмов и в мелководных частях водотоков (как правило, среди мхов, влажного опада или в наносах).

Материал: Сямженский район, окрестности д. Старая, евтрофное (ключевое) болото, водоём в месте выхода грунтовых вод, 27.05.2017 (1 экз.).

**Coelostoma orbiculare* (Fabricius, 1775) – верховые глядово-мочажинные и пушицево-сфагновые (топи, мочажины), облесённые и открытые переходные и низинные болота (чаще по берегам мелководных и временных водоёмов).

Материал: Сямженский район, болото Шиченгское, верховое болото, проточная топь, очеретниково-сфагновая мочажина (*Sphagnum subsecundum* Neels), 31.07.2016 (♀).

**Cymbiodyta marginella* Sharp, 1884 – верховые глядово-мочажинные и пушицево-сфагновые (топи, мочажины), открытые и облесённые переходные и низинные болота (по берегам стоячих водоёмов с обильной растительностью, среди мхов, влажного листового опада, наносов).

Материал: Сямженский район, болото Шиченгское, верховое глядово-мочажинное болото, сфагновая мочажина, 28.05.2017 (1 экз.).

Enochrus (*Methydrus*) *affinis* (Thunberg, 1794) – верховые глядово-мочажинные (топи, мочажины, озёрки), переходные и низинные болота (чаще в зарастающих болотных водоёмах с нормальными или кислыми водами). Нами отмечен во вторичных озёрках болота Алексеевское-1 (2014 г.), мочажинах и проточной топи болота Шиченгское (2014 г.) [Прокин и др., 2016 (Prokin et al., 2016)].

Scirtidae Fleming, 1821

Microcara testacea (Linnaeus, 1767) – окрайки верховых болот, облесённые переход-

ные и низинные болота (болотные водоёмы со слоем листового опада на дне).

**Cyphon kongsbergensis* Munster, 1924 – верховые грядово-мочажинные болота. Ацидофильный вид. Имаго на осоках (*Carex* spp.), пушицы (*Eriophorum* spp.) в топях и по краям сфагновых мочажин.

Материал: Сямженский район, оз. Шиченгское, верховое болото, край внутриболотного минерального острова, бруснично-сфагновая кочка (*Sphagnum wulfianum* Girg.), 31.07.2016 (♀).

Cyphon padi (Linnaeus, 1758) – верховые грядово-мочажинные и пушицево-сфагновые, открытые и облесённые переходные и низинные болота. Эвритопный вид.

**Cyphon punctipennis* Sharp, 1872 – стено-топный вид, обитатель сфагновых болот.

Материал: Сямженский район, окрестности д. Старая, евтрофное (ключевое) болото, водоём в месте выхода грунтовых вод, 27.05.2017 (♂).

Chrysomelidae Latreille, 1802

**Donacia dentata* Норре, 1795 – низинные болота, берега внутриболотных озёр, а также чаще – неболотных водоёмов и водотоков. Личинки развиваются в основном на стрелолисте (*Sagittaria sagittifolia* L.) [Беньковский, 2015 (Bieńkowski, 2015)].

Материал: Сямженский район, болото Шиченгское, берег оз. Шиченгское, 9.07.2001 (♀).

Donacia cinerea Herbst, 1784 – низинные болота, берега внутриболотных озёр и водоёмов неболотного генезиса (прибрежные заросли гелофитов). Основное кормовое растение – рогоз (*Typha* spp.) [Беньковский, 2015 (Bieńkowski, 2015)].

В обобщённой форме результаты энтомологических исследований водоёмов болот Вологодской области представлены ниже (см. таблицу).

В результате проведённых исследований в разнотипных болотных водоёмах Вологодской области отмечено 18 видов водных и амфибиотических жесткокрылых, относящихся к четырём семействам (Dytiscidae, Hydrophilidae,

Scirtidae, Chrysomelidae). Впервые для энтомофауны Вологодской области и для болот региона указывается 11 видов.

Разумеется, эти данные нельзя считать исчерпывающими и реальное видовое богатство болотных водоёмов области явно будет выше. Так, для болот Беларуси зарегистрировано 97 видов водных жесткокрылых [Рындевич, 1999 (Ryndevich, 1999)], для Полистово-Ловатской болотной системы отмечено обитание 90 видов Hydradeptera [Дядичко, 2013 (Dyadichko, 2013)]. Специализированные сборы на территории Вологодской области значительно расширят список фауны жесткокрылых болот региона.

Распределение водных и амфибиотических жесткокрылых Вологодской области по типам болот

Distribution of aquatic and amphibiotic beetles of the Vologda Region by mire type

Вид Species	Тип болота Mire type		
	Верховые Oligotrophic	Переходные Mesotrophic	Низинные Eutrophic
<i>Acilius canaliculatus</i>	+	+	+
<i>Acilius sulcatus</i>	+	+	+
<i>Agabus clypealis</i>	+	+	–
<i>Agabus bipustulatus</i>	+	+	+
<i>Colymbetes paykulli</i>	+	+	+
<i>Hygrotus quinquelineatus</i>	+	+	–
<i>Ilybius quadriguttatus</i>	+	+	+
<i>Rhantus exoletus</i>	+	+	+
<i>Anacaena lutescens</i>	+	+	+
<i>Coelostoma orbiculare</i>	+	+	+
<i>Cymbiodyta marginella</i>	+	+	+
<i>Enochrus affinis</i>	+	+	+
<i>Microcara testacea</i>	+	+	+
<i>Cyphon kongsbergensis</i>	+	+	–
<i>Cyphon padi</i>	+	+	+
<i>Cyphon punctipennis</i>	+	+	–
<i>Donacia dentata</i>	–	+	+
<i>Donacia cinerea</i>	–	+	+
Итого	16	18	14

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Настоящая работа позволила расширить наши представления об энтомофауне региональных болот [Филиппов, Пестов, 2014 (Philippov, Pestov, 2014)], которая насчитывает в данный момент 356 видов насекомых (для всех типов болот). При этом необходимо подчеркнуть, что в целом выявленность состава энто-

мофауны болот области достаточно низкая. Лишь расширение методов сбора материала и целенаправленные исследования в этом направлении смогут приблизить нас к пониманию сложных сообществ болотных биотопов, в частности оценки их биоразнообразия, как начального этапа изучения экосистем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беньковский А.О. Жизнь листоедов-радужниц (Coleoptera: Chrysomelidae: Donaciinae). Ливны: Изд. Мухометов Г.В., 2015. 378 с.
- Бесядка Э., Мороз М. Предварительная характеристика водных жуков (Coleoptera) болота Целау // Флора и фауна болота Целау: Тез. докл. междунар. науч. конф. Калининград, 1996. С. 12–15.
- Голуб В.Б., Цуриков М.Н., Прокин А.А. Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2012. 339 с.
- Дударев А.Н., Сушко Г.Г., Гоцкало В.Г. Новые данные по фауне водных жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) верховых болот Белорусского Поозерья // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. 2011. Т. 2, № 62. С. 50–53.
- Дядичко В.Г. Водные жуки подотряда Adepheg (Coleoptera) Полистово-Ловатской болотной системы: видовой состав, биотопическое распределение, особенности биологии // Труды Государственного природного заповедника «Рдейский». Вып. 2. Великий Новгород, 2013. С. 69–84.
- Дядичко В.Г. Новые данные о Hydradephaga (Coleoptera) водоёмов Полистовского заповедника и смежных территорий Псковской области (Российская Федерация) // Zoocenosis 2009: Биоразнообразие и роль животных в экосистемах. Материалы V междунар. науч. конф. Днепропетровск: ДНУ, 2009. С. 202–203.
- Дядичко В.Г., Грандова М.А., Прокин А.А. Предварительные итоги изучения водной энтомофауны (Insecta: Heteroptera, Coleoptera) государственного природного заповедника «Полистовский» и смежных территорий Псковской области (Россия) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2009. Т. 18, № 2. С. 168–176.
- Егоров Л.В., Подшивалина В.Н. Фауна жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) болота в Чувашском Заволжье // Сб. науч. трудов студентов, аспирантов и докторантов ЧПГУ им. И.Я. Яковлева. Т. 2, вып. 3. Чебоксары, 1998. С. 49–52.
- Маавара В. Экологическая характеристика энтомофауны верховых болот Эстонии // Entomologine kogumik. I. Тарту, 1959. С. 125–127.
- Мателешко М.Ф. Водные жесткокрылые болот Закарпатья // III съезд Украинского энтомологического о-ва: тез. докл., Канев, сент. 1987 г. Киев: Изд-во АН УССР, 1987. С. 121.
- Прокин А.А. Относительная приуроченность некоторых видов водных жесткокрылых (Coleoptera: Hydraenidae, Hydrophilidae) к сообществам макрозообентоса болота «Клюквенное-1» // Тр. молодых учёных ВГУ. Вып. 3. Воронеж, 2001. С. 140–145.
- Прокин А.А. Состав и структура макробеспозвоночных террасных и водораздельных болот среднерусской лесостепи: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2005. 24 с.
- Прокин А.А., Петров П.Н., Сажнев А.С., Столбов В.А., Филиппов Д.А. Новые указания водных жесткокрылых (Coleoptera: Dytiscidae, Gyrinidae, Hydrophilidae) для Вологодской и Тюменской областей // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран: Материалы VI Всероссийского симп. (с междунар. участием) по амфибиотическим и водным насекомым, посвящ. памяти известного российского учёного-энтомолога Л.И. Жильцовой. Владикавказ: Изд-во СОГУ, 2016. С. 114–117.
- Рындевич С.К. Водные жесткокрылые болот Беларуси (Coleoptera: Haliplidae, Noteridae, Dytiscidae, Gyrinidae, Hydraenidae, Hydrophilidae, Dryopidae) // Веснік Магілёўскага дзяржаўнага ўніверсітэта імя А.А. Куляшова. 1999. № 4(4). С. 20–26.
- Сушко Г.Г. Фауна и экология жесткокрылых (Ectognatha, Coleoptera) верховых болот Белорусского Поозерья (монография). Витебск: Изд-во ВГУ им. П.М. Машерова, 2006. 247 с.
- Сушко Г.Г., Кубиш Д. Эколого-фаунистические особенности жуков-трясинников (Coleoptera, Scirtidae) в условиях верховых болот Белорусского Поозерья // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. 2002. № 4(22). С. 110–112.
- Сушко Г.Г., Солодовников И.А. Водные жесткокрылые (Coleoptera) гидрологического заказника «Ельня» // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. 2000. № 3(17). С. 92–96.
- Филиппов Д.А., Пестов С.В. Предварительный список насекомых болотных местообитаний Вологодской области // Труды Инсторфа. 2014. № 10(63). С. 3–19.
- Филоненко И.В., Филиппов Д.А. Оценка площади болот Вологодской области // Труды Инсторфа. 2013. № 7(60). С. 3–11.
- Филиппов Д.А., Прокин А.А., Пржиборо А.А. Методы и методики гидробиологического исследования болот: учебное пособие. Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та, 2017. 207 с.
- Larson D.J. Aquatic Coleoptera of peatlands and marshes in Canada // Memoirs of the Entomological Society of Canada. Aquatic insects of peatlands and marshes in Canada. 1987. № 140. P. 99–132.
- Löbl I., Smetana A. (eds.). Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 1. Archostemata–Myxophaga–Adepheg. Stenstrup: Apollo Books, 2003. 819 p.
- Löbl I., Smetana A. (eds.). Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 6. Chrysomeloidea. Stenstrup: Apollo Books, 2010. 924 p.
- Löbl I., Smetana A. (eds.). Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 2. Hydrophiloidea–Staphylinoidea. Revised and Updated Edition. Brill, 2016a. 1702 p.
- Löbl I., Smetana A. (eds.). Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 3. Scarabaeoidea, Scirtoidea, Dascilloidea, Byrrhoidea and Byrrhoidea. Revised and Updated Edition. Brill, 2016b. 984 p.

REFERENCES

- Bieńkowski A.O. 2015. Zhizn' listoedov-raduzhnits (Coleoptera: Chrysomelidae: Donaciinae) [Life of Aquatic Leaf Beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Donaciinae)]. Livny: Izd. Mukhametov G.V. 378 s. [In Russian]
- Biesiadka E., Moroz M. 1996. Predvaritel'naya kharakteristika vodnykh zhukov (Coleoptera) bolota Tselau [A preliminary description of water beetles (Heteroptera) of the Zehlau peatbog] // Flora i fauna bolota Tselau: Tezisy dokladov mezhdunarodnoj konferentsii. Kaliningrad. S. 12–15. [In Russian]
- Dudarev A.N., Sushko G.G., Gotskalo V.G. 2011. Novye dannye po faune vodnykh zhestkokrylykh (Insecta, Coleoptera) verkhovykh bolot Belorusskogo Poozer'ya [New data of fauna of water Coleoptera (Insecta, Coleoptera) raised bogs of Belarusian Land O'Lakes] // Vesnik Vitsebskaga dzyarzhajna universiteta. Vol. 2, № 62. S. 50–53. [In Russian]
- Dyadichko V.G. 2009. Novye dannye o Hydradephaga (Coleoptera) vodoyomov Polistovskogo zapovednika i smezhnykh territorij Pskovskoj oblasti (Rossiyskaya Federatsiya) [New data on Hydradephaga (Coleoptera) water bodies of the Polistovsky Reserve and adjacent territories of the Pskov Region (Russian Federation)] // Zoocenosis 2009: Bioraznoobrazie i rol' zhivotnykh v ekosistemakh. Materialy V mezhdunarodnoj nauch. konf. Dnepropetrovsk: DNU. S. 202–203. [In Russian]
- Dyadichko V.G. 2013. Vodnye zhuki podotryada Adephaga (Coleoptera) Polistovo-Lovatskoj bolotnoj sistemy: vidovoj sostav, biotopicheskoe raspredelenie, osobennosti biologii [The aquatic beetles of the suborder Adephaga (Coleoptera) of the Polist-Lovat mire system: species composition, biotope distribution, features of biology] // Trudy Gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Rdejskij". Vol. 2. Velikij Novgorod. S. 69–84. [In Russian]
- Dyadichko V.G., Grandova M.A., Prokin A.A. 2009. Predvaritel'nye itogi izucheniya vodnoj entomofauny (Insecta: Heteroptera, Coleoptera) gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Polistovskij» i smezhnykh territorij Pskovskoj oblasti (Rossiya) [Preliminary results of studying water entomofauna (Insecta: Heteroptera, Coleoptera) the state natural reserve "Polystovsky" and adjacent territories of the Pskov Area (Russia)] // Samarskaya Luka: problemy regional'noj i global'noj ekologii. Vol. 18, № 2. S. 168–176. [In Russian]
- Egorov L.V., Podshivalina V.N. 1998. Fauna zhestkokrylykh (Insecta, Coleoptera) bolota v Chuvashskom Zavolzh'ye [Fauna of beetles (Insecta, Coleoptera) of mire in the Chuvash Zavolzhye] // Sbornik nauch. trudov studentov, aspirantov i doktorantov ChPGU im. I.Ya. Yakovleva. Tom 2, vyp. 3. Cheboksary. S. 49–52. [In Russian]
- Filonenko I.V., Philippov D.A. 2013. Otsenka ploschadi bolot Vologodskoj oblasti [Estimation of the area of mires in the Vologda Region] // Trudy Instorfa. № 7(60). S. 3–11. [In Russian]
- Golub V.B., Tsurikov M.N., Prokin A.A. 2012. Kollektzii nasekomykh: sbor, obrabotka i khranenie materiala [Collections of insects: collecting, processing and storage]. M.: Tov-tvo nauchnykh izdanij KMK. 339 s. [In Russian]
- Larson D.J. 1987. Aquatic Coleoptera of peatlands and marshes in Canada // Memoirs of the Entomological Society of Canada. Aquatic insects of peatlands and marshes in Canada. № 140. P. 99–132.
- Löbl I., Smetana A. (eds.). 2003. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 1. Archostemata–Myxophaga–Adephaga. Stenstrup: Apollo Books. 819 p.
- Löbl I., Smetana A. (eds.). 2010. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 6. Chrysomeloidea. Stenstrup: Apollo Books. 924 p.
- Löbl I., Smetana A. (eds.). 2016a. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 2. Hydrophiloidea–Staphylinoidea. Revised and Updated Edition. Brill. 1702 p.
- Löbl I., Smetana A. (eds.). 2016b. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 3. Scarabaeoidea, Scirtoidea, Dascilloidea, Buprestoidea and Byrrhoidea. Revised and Updated Edition. Brill. 984 p.
- Maavara V. 1959. Ekologicheskaya kharakteristika entomofauny verkhovykh bolot Estonii [Ecological characteristics of the entomofauna of the raised bogs of Estonia] // Entomologicheskoe obozrenie. I. Tartu. S. 125–127. [In Russian]
- Mateleshko M.F. 1987. Vodnye zhestkokrylye bolot Zakarpat'ya [Water beetles of mires of Transcarpathia] // III s'ezd Ukrainskogo entomologicheskogo obschestva: tezisy dokladov, Kanev, sentyabr' 1987 g. Kiev: Izd-vo AN USSR. S. 121. [In Russian]
- Philippov D.A., Pestov S.V. 2014. Predvaritel'nyj spisok nasekomykh bolotnykh mestoobitanij Vologodskoj oblasti [Preliminary checklist of insects of mire biotopes of the Vologda Region] // Trudy Instorfa. № 10(63). S. 3–19. [In Russian]
- Philippov D.A., Prokin A.A., Przhiboro A.A. 2017. Metody i metodiki gidrobiologicheskogo issledovaniya bolot: uchebnoe posobie. [Methods and methodology of hydrobiological study of mires: tutorial]. Tyumen': Izd-vo Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. 207 s. [In Russian]
- Prokin A.A. 2001. Otnositel'naya priurochennost' nekotorykh vidov vodnykh zhestkokrylykh (Coleoptera: Hydraenidae, Hydrophilidae) k soobschestvam makrozoobentosa bolota «Klyukvennoye-1» [The relative affinity of some species of aquatic beetles (Coleoptera: Hydraenidae, Hydrophilidae) to the macrozoobenthos communities of the mire "Klyukvennoye-1"] // Trudy molodykh uchyonnykh VGU. Vyp. 3. Voronezh. S. 140–145. [In Russian]
- Prokin A.A. 2005. Sostav i struktura soobschestv vodnykh makrobespozvonochnykh terrasnykh i vodorazdel'nykh bolot srednerusskoj lesostepi [Composition and structure of macroinvertebrates of terraced and watershed mires of Central Russian forest-steppe]. Avtoreferat dissertatsii na soiskanie uchenoj stepeni kandidata biol. nauk. Borok. 24 s. [In Russian]
- Prokin A.A., Petrov P.N., Sazhnev A.S., Stolbov V.A., Philippov D.A. 2016. Novye ukazaniya vodnykh zhestkokrylykh (Coleoptera: Dytiscidae, Gyrinidae, Hydrophilidae) dlya Vologodskoj i Tyumenskoj oblastej [New records of water beetles (Coleoptera: Dytiscidae, Gyrinidae, Hydrophilidae) from Vologda and Tyumen Oblasts, Russia] //

- Problemy vodnoj entomologii Rossii i sopredel'nykh stran: Materialy VI Vserossiyskogo simposiuma (s mezhdunarodnym uchastiyem) po amfibiotskim i vodnym nasekomym, posvyaschyonnomu pamyati izvestnogo rossijskogo uchyonogo-entomologa L.I. Zhil'tsovoy. Vladikavkaz: Izd-vo SOGU. S. 114–117. [In Russian]
- Ryndevich S.K. 1999. Vodnye zhestkokrylye bolot Belarusi (Coleoptera: Haliplidae, Noteridae, Dytiscidae, Gyrinidae, Hydraenidae, Hydrophilidae, Dryopidae) [Water beetles of mires of Belarus (Coleoptera: Haliplidae, Noteridae, Dytiscidae, Gyrinidae, Hydraenidae, Hydrophilidae, Dryopidae)] // Vesnik Magilouskaga dzyarzhajnaga univertsiteta imya A.A. Kulyashova. № 4 (4). S. 20–26. [In Russian]
- Sushko G.G. 2006. Fauna i ekologiya zhestkokrylykh (Ectognatha, Coleoptera) verkhovykh bolot Belorusskogo Poozer'ya (monografiya) [Fauna and ecology of beetles (Ectognatha, Coleoptera) of raised bog of the Belorussian Poozerie (monograph)]. Vitebsk: Izd-vo VGU im. P.M. Masherova. 247 s. [In Russian]
- Sushko G.G., Kubish D. 2002. Ekologo-faunisticheskie osobennosti zhukov-tryasinnikov (Coleoptera, Scirtidae) v usloviyakh verkhovykh bolot Belorusskogo Poozer'ya [Ecological-faunistic features of the bog beetles (Coleoptera, Scirtidae) in the conditions of the raised bogs of the Belarusian Land O'Lakes] // Vesnik Vitebskaga dzyarzhajnaga universiteta. № 4(22). S. 110–112. [In Russian]
- Sushko G.G., Solodovnikov I.A. 2000. Vodnyye zhestkokrylye (Coleoptera) gidrologicheskogo zakaznika «El'nya» [Water beetles (Coleoptera) of the hydrological reserve “El'nya”] // Vesnik Vitebskaga dzyarzhajnaga universiteta. № 3(17). S. 92–96. [In Russian]

ON AQUATIC AND AMPHIBIOTIC BEETLES (INSECTA: COLEOPTERA) OF MIRE WATER BODIES OF VOLOGDA REGION, RUSSIA

A. S. Sazhnev, D. A. Philippov

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences
Borok, 152742, Russia, e-mail: sazh@list.ru, philippov_d@mail.ru*

The study presents the new data on the fauna of aquatic and amphibiotic beetles (Dytiscidae, Hydrophilidae, Scirtidae, Chrysomelidae) of mire habitats in Vologda Region. An annotated list of taxa is given. Eleven species are recorded for the first time for the Vologda Region: *Acilius sulcatus* (Linnaeus, 1758), *Agabus (Acatodes) clypealis* (C.G. Thomson, 1867), *Colymbetes paykulli* Erichson, 1837, *Ilybius quadriguttatus* (Lacordaire, 1835), *Rhantus (Rhantus) exoletus* (Forster, 1771), *Anacaena lutescens* (Stephens, 1829), *Coelostoma orbiculare* (Fabricius, 1775), *Cymbiodyta marginella* Sharp, 1884, *Cyphon kongsbergensis* Munster, 1924, *C. punctipennis* Sharp, 1872, *Donacia dentata* Hoppe, 1795. Mires are among the other possible habitat types for a significant number of species (12), while *Cyphon kongsbergensis* and *C. punctipennis* prefer mires and mire water bodies above all.

Keywords: aquatic beetles, mire water bodies, mire, Shichengskoe mire

ОСОБЕННОСТИ БИОТРАНСФОРМАЦИИ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ В УСЛОВИЯХ БОЛОТНЫХ ЭКОСИСТЕМ СЕВЕРА (НА ПРИМЕРЕ ИЛАССКОГО БОЛОТНОГО МАССИВА)

С. Б. Селянина, М. В. Труфанова, О. Н. Ярыгина,
А. С. Орлов, Т. И. Пономарева, К. В. Титова, И. Н. Зубов

*Институт экологических проблем Севера, Федеральный исследовательский центр
комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова РАН
163000 г. Архангельск, набережная Северной Двины, д. 109, e-mail: gumin@fciarctic.ru*

Рассмотрены изменения свойств торфа и торфяной воды в зависимости от глубины залежи, обсуждён элементный состав торфа и его основных компонентов – гуминовых и фульвовых кислот, проанализирован компонентный состав торфа Иласского болотного массива (Архангельская область). На основании полученных данных предложена схема формирования структуры, состава и свойств торфа. Показано, что в процессе торфогенеза в верхних горизонтах происходит быстрое окисление наименее устойчивой части исходных растений – пигментов и витаминов, трансформация остальных экстрактивных веществ идёт медленнее, одновременно протекают гидролиз и ассимиляция микроорганизмами легкогидролизуемых соединений. Параллельно формируются новые конденсированные соединения – гумус. Разрушение капиллярно-пористой структуры растительного материала, обусловленной его клеточным строением, начинается с некоторым запаздыванием, после окисления сопутствующих и инкрустирующих веществ. В зоне выше уровня промерзания грунтов возможен вынос части гумифицированной массы в прилежащие водотоки.

Ключевые слова: верховой торф, трансформация органических веществ торфа, торфогенез, степень разложения торфа, гуминовые кислоты, фульвовые кислоты, битумы.

ВВЕДЕНИЕ

Болотные экосистемы выполняют важные экологические функции и имеют огромное промышленное значение, в силу того, что являются резервуарами углерода, органических веществ и пресной воды. В России наибольшее количество болот сосредоточено в центральных районах Западной Сибири и на северо-западе и севере Европейской части. Первые исследуются достаточно активно в последние десятилетия, тогда как вторые изучены крайне слабо.

Специфические характерные для болотных экосистем условия приводят к тому, что, наряду с нарастанием живой растительной массы, отмиранием части надземных и подземных органов растительности, их гумификации и минерализации, наблюдается аккумуляция растительных остатков в виде торфа. Перечисленные этапы трансформации происходят в разной степени, с различной скоростью и на разных

глубинах залегания – зонах колебания грунтовых вод, промерзания, консервации.

Сложность исследования торфогенеза состоит в том, что в большинстве случаев в реальных системах наблюдается наложение отдельных стадий процесса. Это не позволяет их выделить и выполнить эмпирически подтвержденное описание. Особенность торфообразования в геоклиматических зонах Севера (исключая зону мерзлоты) в том, что биогео-трансформация органической массы торфа протекает в замедленном режиме. Соответственно, опытные площадки, расположенные именно в таких регионах, пригодны для детального изучения механизмов торфообразования.

Таким образом, цель представляемого исследования состоит в изучении особенностей торфогенеза в условиях верховых болотных экосистем Севера.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве объекта исследования использовались репрезентативные послойно усреднённые образцы верхового торфа мохового типа. Они отбирались по глубине генетически однородной залежи грядово-мочажинного комплекса Иласского болотного массива, где с 1936 г. действует болотная станция Росгидромета («Брусовица»). Болото расположено в Приморском районе Архангельской области (64°19'43" с.ш., 40°36'45" в.д.) и является характерным для Прибеломорской провинции, представляя собой систему олиготрофных гряд-

дово-мочажинных болотных комплексов с озерково-мочажинными центральными частями. Подробно его описание представлено в [Parfenova et al., 2016]. Площадь болота около 89 км²; основные растения-торфообразователи – сфагновые мхи (*Sphagnum fuscum* (Schimp.) H. Klinggr., *S. magellanicum* Brid., *S. angustifolium* (C.E.O. Jensen. ex Russow) C.E.O. Jensen) [Чуракова, 2002 (Churakova, 2002)].

Отбор проб производился в период летней межени с 2010 по 2016 гг. на одних и тех же грядовых участках торфяным буром ТБ-5

согласно методике [ГОСТ..., 1983 (GOST..., 1983)] с градацией по горизонтам залегания, которые выделялись визуально на почвенном разрезе.

Оценку группового компонентного состава образцов торфа проводили методом последовательной разборки его полимерной матрицы с использованием растворителей различной природы [Пономарева, 2015 (Ponomareva, 2015)].

Степень разложения определялись в соответствии с рекомендациями в [Лиштван, Король, 1976 (Lishtvan, Korol, 1976)].

Микрофотоснимки образцов торфа получались при помощи лабораторного микроскопа Axio Scope A1 Zeiss в комплекте с цифровой камерой Canon G10.

При анализе торфяной воды отделение взвешенных веществ осуществлялось с помощью фильтрующих насадок МСЕ 0.45 мкм. Для измерения удельной электропроводности и pH

использовался комбинированный измеритель АНИОН-4151.

Определение соединений серы в виде сульфатов проводилось хроматографически на жидкостном хроматографе LC-20 Prominence с кондуктометрическим детектором согласно [ПНД ф..., 2008 (PND f..., 2008)] с идентификацией сульфатов по времени удерживания. Количественное содержание рассчитывалось по площадям пиков методом абсолютной калибровки. Обработка результатов осуществляли с помощью программы LC Solution.

Элементный состав определялся путем сжигания пробы в токе чистого кислорода при температуре печи 1200°C в трубке сжигания на установке Elementar Vario Micro CUBE. Разделение продуктов сжигания проводилось методом температурно-программируемой десорбции с последующим анализом широкодиапазонным детектором по теплопроводности газов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Визуальные и микроскопические исследования позволяют констатировать однородность залежи – весь разрез представлен верховым сфагновым торфом низкой и средней степени разложения. Для верхних малоуплотнённых слоёв залежи характерна губчатая структу-

ра с переходом к плейчатой структуре при увеличении глубины залегания. Параллельно наблюдается, хоть и не монотонное, но возрастание степени разложения торфа не только в аэробной, но и в анаэробной зонах (рис. 1).

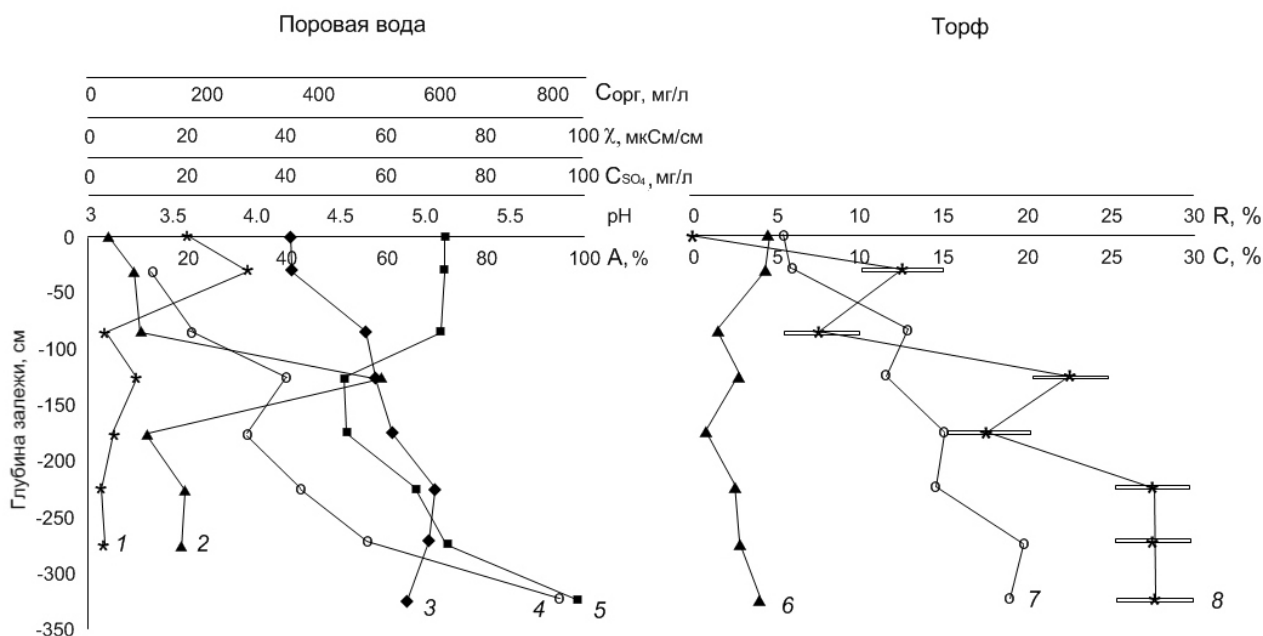


Рис. 1. Влияние глубины залегания на свойства торфа и поровой (торфяной) воды: 1 – содержание золы (A), % к сухим веществам; 2 – содержание (C_{SO_4}), мг/л; 3 – pH; 4 – удельная электропроводность (χ), мкСм/см; 5 – содержание фульвовых кислот (C), % от органических веществ; 6 – содержание гуминовых кислот (C), % от органических веществ; 7 – степень разложения (R), %.

Fig. 1. Influence of depth on the properties of peat and pore (peat) water: 1 – Ash content (A), % to dried samples; 2 – Content (C_{SO_4}), mg / l; 3 – pH; 4 – specific conductivity (χ), μS / cm; 5 – Content of fulvic acids (C), % of organic matters; 6 – Humic acid content (C), % of organic matters; 7 – Degree of decomposition (R), %.

Выявленные закономерности в некоторой степени противоречат распространённому взгляду на формирование структуры и свойств торфяных залежей. Следует отметить, что упомянутые выше выводы исследователей в области химии торфа о механизмах трансформации органических веществ при торфогенезе [Бамбалов, 2005, 2007 (Bambalov, 2005, 2007)] явились результатом изысканий в регионах с более тёплым климатом, где, естественно, биodeградация растительных остатков протекает много быстрее, чем в условиях Севера. Считается [Бамбалов, 2005 (Bambalov, 2005), Добровольская и

др., 2013 (Dobrovolskaya et al., 2013)], что основной торфогенез протекает в зоне аэрации, т.е. ниже уровня сезонных колебаний грунтовых вод происходит консервация органических веществ, и состав торфа практически не меняется с течением времени. Вариативность степени разложения в этом случае объясняется исключительно гидрологическими и климатическими факторами [Бамбалов, 2005 (Bambalov, 2005)]. Выявленная тенденция изменения степени разложения (рис. 1) подтверждается и микрофотоснимками (рис. 2).

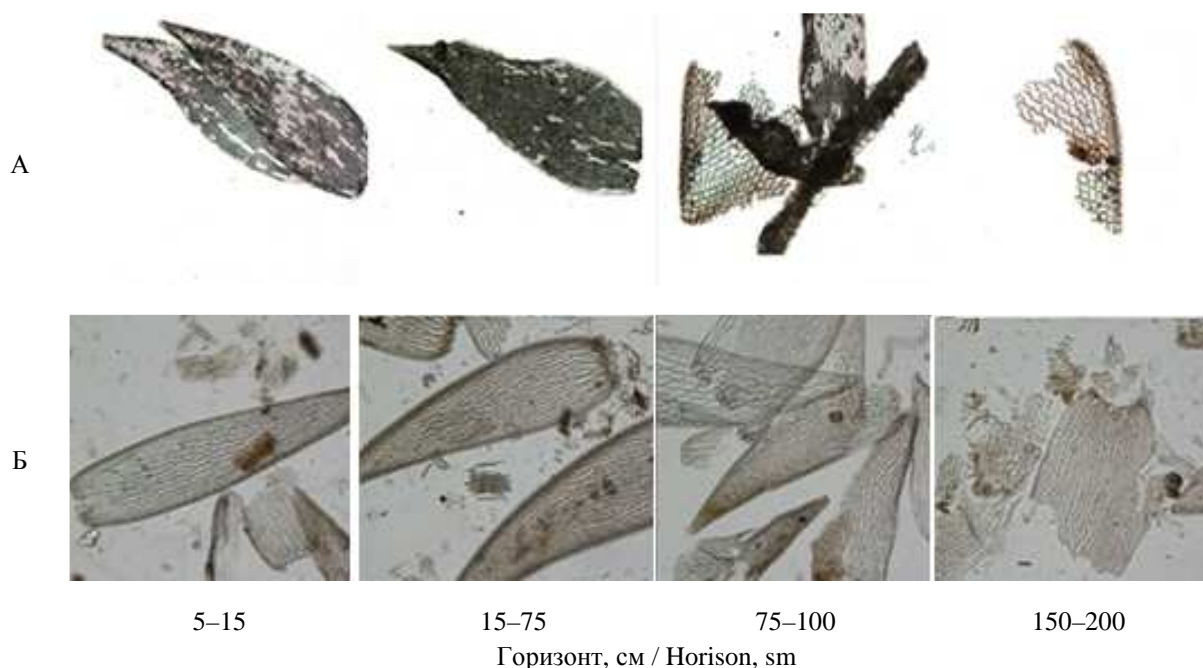


Рис. 2. Микрофотоснимки полимерной матрицы торфа: А – исходные образцы; Б – после извлечения гуминовых веществ.

Fig. 2. Microphotos of polymeric peat matrix: A – original samples; B – after extraction of humic substances.

Следует отметить, что после удаления гуминовой составляющей структура растительных остатков на горизонтах в зоне промерзания (до 75–80 см) мало отличается. По-видимому, происходит вымывание продуктов деструкции растительных тканей и вынос их с болотными водами.

Это согласуется с изменениями в представленном на рис. 1 составе торфяной (поровой) воды, отбиравшейся на различных горизонтах залегания. Таким образом, можно констатировать, что при трансформации органической части растительных матриц в процессе торфогенеза образуются водорастворимые соединения и тонкодисперсные частицы, которые могут вымываться и уноситься с водой, например, в периоды паводков. Логично ожидать, что более точно происходящие в природных матрицах изменения можно фиксировать при анализе элементного или компонентного состава.

Для выявления закономерностей формирования химического состава торфа изучен элементный состав исследуемых образцов торфа, так и выделенных из них новообразованных при торфогенезе субстанций – гуминовых и фульвовых кислот.

В образующемся в процессе биотрансформации гумусе доля кислорода выше, чем в целом в матрице, в 1.2–1.5 раза (см. таблицу). В отношении азота эта тенденция проявляется только у гуминовых кислот.

Для анализа структуры и степени окисленности молекул принято использовать атомные соотношения. Можно отметить ряд явно выраженных тенденций – преобладание алифатических структур во всех препаратах, снижение их доли с ростом степени разложения, сопровождающееся уменьшением содержания кислородсодержащих групп, существенные различия в составе фульвовых и гуминовых

кислот и пр. При этом изменение элементного состава в процессе трансформации органической части торфа вследствие разнонаправленного влияния множественных факторов (асси-

миляция микроорганизмами, окисление, конденсация и т.д.) характеризуется существенными колебаниями определяемых величин.

Элементный состав торфа и гуминовых веществ

Elemental composition of peat and humic substances

Характеристика образца Characteristics of samples			Содержание, % Content, %				H/C	C/O
№	Описание Description	Горизонт, см Horizon, sm	C	H	N	O+S		
1	Очёс / Tow	0–5	42.6	6.59	1.87	45.3	1.86	1.31
2	Верховой торф / High-moor peat (R=10–15%)	5–15	44.7	6.61	1.79	43.8	1.77	1.43
3	Верховой торф / High-moor peat (R=5–10%)	20–70	45.4	6.80	1.22	45.2	1.80	1.40
4	Гуминовые кислоты / Humic acids	0–5	35.90	5.89	3.91	54.30	1.97	0.92
5		5–15	26.19	2.56	2.93	68.32	1.17	0.53
6		15–75	35.44	5.05	4.14	55.37	1.71	0.89
7		75–100	33.12	4.82	3.35	58.71	1.75	0.78
8		150–200	27.77	3.77	2.08	66.38	1.63	0.58
9	Фульвовые кислоты / Fulvic acids	0–5	34.74	4.28	1.76	59.22	1.48	0.81
10		5–15	33.06	2.58	3.02	61.34	0.94	0.74
11		15–75	42.91	4.55	1.44	51.10	1.27	1.17
12		75–100	48.22	6.19	1.83	43.76	1.54	1.54
13		150–200	41.54	5.77	2.14	50.55	1.67	1.14

Поскольку процесс торфообразования связан с трансформацией растительных соединений и образованием нового класса веществ – гуминовых, представляется целесообразным рассмотреть групповой состав исследуемых образцов торфа. Согласно данным, представленным на рис. 3, значительные количествен-

ные изменения наблюдаются по всем позициям. Перераспределение групп веществ в составе органической массы происходит не линейно, что вполне объяснимо протеканием разнонаправленных окислительных процессов: минерализации, деполимеризации и конденсации.

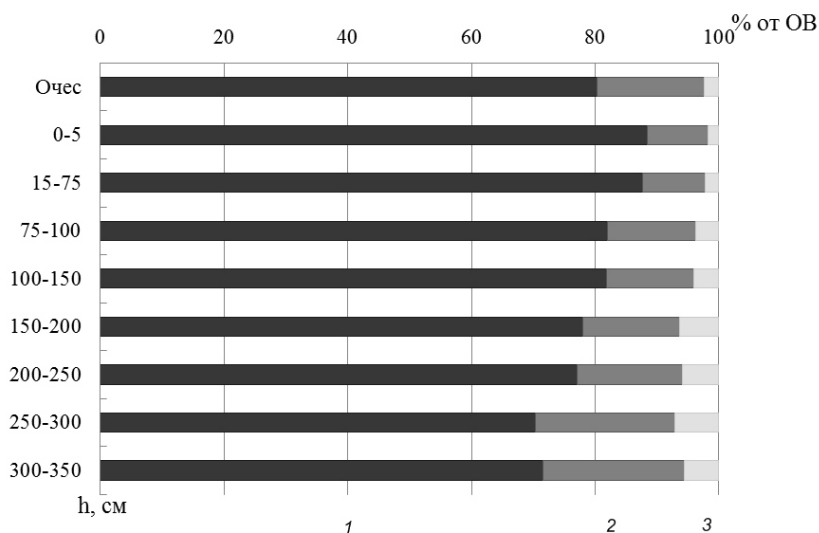


Рис. 3. Компонентный состав торфа Иласского болотного массива, % от органического вещества: 1 – гумин, 2 – гумусовые вещества, 3 – экстрактивные вещества (битумы).

Fig. 3. The component composition of peat of Ilas bog, % of organic matter: 1 – humin, 2 – humic substances, 3 – extractives (bitumens).

При рассмотрении отдельных групп веществ можно выделить ряд закономерностей. Например, достаточно отчетливо прослеживается тенденция роста содержания экстрактивных веществ (битумов) с глубиной залегания и повышением степени разложения. При этом битумы верхового торфа Европейского Севера России имеют изменчивую окраску: выделен-

ные из очёса – жёлтую с зеленоватым оттенком; с повышением степени разложения зелёный оттенок исчезает, жёлтая окраска переходит в желтовато-коричневую с постепенным увеличением интенсивности коричневого оттенка. В нижних горизонтах, близких к материнской породе, окраска битумов приобретает рыжевато-коричнево-красный (медный) отте-

нок и становится более насыщенной. Следует отметить, что битумы торфа, сформированного в более тёплых условиях, обычно имеют более тёмную красновато-коричневую окраску [Селянина и др., 2016 (Selyanina et al., 2016)].

Подобные изменения указывают на значительную трансформацию компонентного состава битумов в процессе торфообразования. В верхних слоях происходит интенсивное окисление наиболее лабильных биологически активных соединений, в том числе, пигментов и витаминов. При этом снижается доля свободных кислот и возрастает относительное содержание сложных эфиров – восков, более устойчивых к разложению соединений, чем другие компоненты экстрактивной части растительных материалов. Происходит накопление в составе битумов окисленных соединений. Причем процессы эти более интенсивно протекают в аэри-

рованном слое. Основной составляющей, образующейся в процессе торфообразования, являются гуминовые вещества. Из-за невозможности их селективного отделения от полифенолов, образующихся в процессе биосинтеза, в верхних горизонтах фиксируются высокие значения массовой доли гуминовых, несмотря на их отсутствие или низкую степень биогетрансформации органического материала. Следует отметить, что в составе гуминовых веществ преобладают конденсированные соединения, причем их доля растет с глубиной залегания.

Обобщая полученные результаты, а также выявленные ранее данные о различиях в механизмах сорбции торфом и его компонентами различных поллютантов, можно представить процесс формирования структуры, состава и свойств торфа в виде схемы (рис. 4).

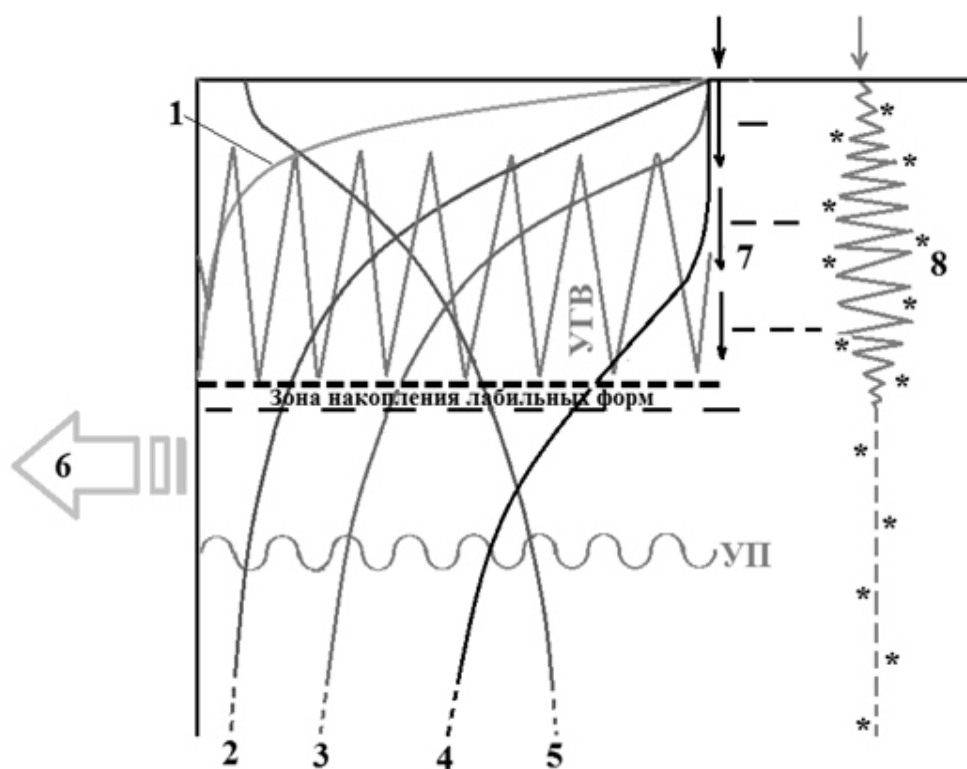


Рис. 4. Схема формирования структуры, состава и свойств торфа: 1 – разрушение лабильных биологически активных компонентов экстрактивных веществ; 2 – трансформация экстрактивных веществ; 3 – деструкция и ассимиляция легкогидролизуемых соединений; 4 – разрушение клеточной структуры растительного материала; 5 – образование конденсированных структур; 6 – вымывание части гумифицированной массы; 7 – транспорт и физическая адсорбция компонентов внешней среды; 8 – транспорт и хемсорбция компонентов внешней среды. УГВ – колебание уровня грунтовых вод; УП – колебание уровня промерзания.

Fig. 4. Scheme of formation of peat structure, composition and properties: 1 – destruction of labile biologically active components of extractive substances; 2 – transformation of extractive substances; 3 – degradation and assimilation of readily hydrolyzable compounds; 4 – destruction of the cellular structure of plant material; 5 – formation of condensed structures; 6 – washing out of a part of humified mass; 7 – transport and physical adsorption of components of the external environment; 8 – transport and chemisorption of components of external environment. УГВ – fluctuation of ground water level; УП – fluctuation of the freezing level.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши исследования на Иласском болотном массиве (Архангельская область) показали, что в процессе торфогенеза в верхних наиболее аэрированных горизонтах происходит быстрое окисление наименее устойчивой части исходных растений – пигментов и витаминов, определяемых аналитически в составе экстрактивных веществ, так, что в горизонтах ниже очёса их остаются следовые количества. Трансформация остальных экстрактивных веществ идет медленнее и состоит в окислении с образованием оксикислот и нейтральных соединений, гидролизе сложных эфиров, частичной ассимиляции микробиотой продуктов гидролиза. Одновременно протекают гидролиз и ассимиляция микроорганизмами легкогидролизуемых со-

единений. Эти процессы, хоть и протекают в основном в зоне аэрации, но отчасти идут и в горизонтах ниже уровня грунтовых вод при участии анаэробной биоты, а также, возможно, под действием экзоферментов или собственно кислой среды. Параллельно наблюдается формирование новых конденсированных соединений – гумуса. Разрушение капиллярно-пористой структуры растительного материала, обусловленной его клеточным строением, начинается с некоторым запаздыванием, после окисления сопутствующих и инкрустирующих веществ. При этом в зоне выше уровня промерзания грунтов возможен вынос части гумифицированной массы в прилежащие водотоки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 17-45-290682) и Программы фундаментальных исследований УрО РАН (проект № 0410-2015-0031), образцы торфа получены в рамках темы фундаментальных НИР ФАНО России № 0410-2014-0029.

Авторы выражают благодарность М.В. Сурсо (ФИЦКИА РАН) за помощь в получении микроснимков препаратов торфа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бамбалов Н.Н. Роль гидротермических факторов в разложении органического вещества растений-торфообразователей // Природные ресурсы. 2005 № 1. С. 44–52.
- Бамбалов Н.Н. Содержание лигнина в целинных и окультуренных торфяных почвах Белорусского Полесья // Почвоведение. 2007. № 11. С. 1316–1322.
- ГОСТ 17644-83 Торф. Методы отбора проб из залежи и обработки их для лабораторных испытаний. Введён с 01.07.1984. М.: Изд-во стандартов, 1983. 9 с.
- Добровольская Т.Г., Головченко А.В., Звягинцев Д.Г. Функционирование микробных комплексов в верховых торфяниках – анализ причин медленной деструкции торфа. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2013. 128 с.
- Лиштван И.И., Король Н.Т. Основные свойства торфа и методы их определения. Минск, 1976. 320 с.
- ПНД ф 14.1:2:4.132-98. Методика выполнения измерений массовой концентрации анионов: нитрита, нитрата, хлорида, фторида, сульфата и фосфата в пробах природной питьевой и сточной воды методом ионной хроматографии. Введён 02.04.1998. Переиздан 01.01.2008. М., 2008. 21 с.
- Пономарева Т.И., Селянина С.Б., Парфенова Л.Н., Ярыгина О.Н., Труфанова М.В., Пироговская Г.В., Соколова Т.В. К вопросу об анализе органического вещества торфа, сформированного в условиях западного сегмента Российской Арктики // Сб. науч. тр. Архангельского центра РГО. Вып. 3. Архангельск, 2015. С. 287–291.
- Селянина С.Б., Труфанова М.В., Забелина С.А., Богданов М.В., Боголицын К.Г., Соколова Т.В., Стригуцкий В.П., Пономарева Т.И., Ярыгина О.Н., Орлов А.С. Биологически активные экстракты верхового торфа Европейского Севера России // Вестник РФФИ. 2016. № 1. С. 33–39.
- Чуракова Е.Ю. Листостебельные мхи таёжной зоны Архангельской области // Arctoa. 2002. Vol. 11. С. 351–392. DOI: 10.15298/arctoa.11.24
- Parfenova L.N., Selyanina S.B., Trufanova M.V., Bogolitsyn K.G., Orlov A.S., Volkova N.N., Ponomareva T.I., Sokolova T.V. 2016. Influence of climatic and hydrological factors on structure and composition of peat from northern wetland territories with low anthropogenic impact // The Science of the Total Environment. 2016. № 551–552. P. 108–115. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2016.01.204

REFERENCES

- Bambalov N.N. 2005. Rol' gidrotermicheskikh faktorov v razlozhenii organicheskogo veschestva rastenij-torfoobrazovatelej [The role of hydrothermal factors by decomposition of organic matter of peat-forming plants] // Prirodnye resursy. № 1. S. 44–52. [In Russian]
- Bambalov N.N. 2007. Soderzhanie lignina v tselinnykh i okul'turenykh torfyanykh pochvakh Belorusskogo Poles'ya [The content of lignin in virgin and cultivated peat soils of the Belorussian Polesya] // Pochvovedenie. № 11. S. 1316–1322. [In Russian]
- Churakova E.Yu. 2002. Listostebel'nye mkhi taezhnoj zony Arhangel'skoj oblasti [Mosses of the taiga zone of the Arkhangelsk Province (Northern European Russia)] // Arctoa. Vol. 11. P. 351–392. DOI: 10.15298/arctoa.11.24 [In Russian]

- Dobrovol'skaya T.G., Golovchenko A.V., Zvyaginets D.G. 2013. Funktsionirovaniye mikrobnnykh kompleksov v verkhovykh torfyanikakh – analiz prichin medlennoy destruktzii torfa [Functioning of microbial complexes of high moor peat - analysis of causes of slow degradation of peat]. Moskva: Tov-vo nauch. izd. KMK. 128 s. [In Russian]
- GOST 17644-83. 1983. Torf. Metody otbora prob iz zalezhi i obrabotki ih dlya laboratornykh ispytaniy. Vvedyon s 01.07.1984. [Peat. Methods of sampling from the peat bog deposit and processing them for laboratory tests]. M.: Izd-vo standartov. 9 s. [In Russian]
- Lishtvan I.I., Korol' N.T. 1976. Osnovnye svoystva torfa i metody ikh opredeleniya [Basic properties of peat and methods for their determination]. Minsk. 320 s. [In Russian]
- Parfenova L.N., Selyanina S.B., Trufanova M.V., Bogolitsyn K.G., Orlov A.S., Volkova N.N., Ponomareva T.I., Sokolova T.V. 2016. Influence of climatic and hydrological factors on structure and composition of peat from northern wetland territories with low anthropogenic impact // The Science of the Total Environment. № 551–552. P. 108–115. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2016.01.204
- PND f 14.1:2.4.132-98. 2008. Metodika vypolneniya izmereniy massovoy kontsentratsii anionov: nitrita, nitrata, khlorida, ftorida, sul'fata i fosfata v probakh prirodnoy pit'evoj i stochnoy vody metodom ionnoy khromatografii. Vveden 02.04.1998. Pereizdan 01.01.2008 [Method for performing measurements of the mass concentration of anions: nitrite, nitrate, chloride, fluoride, sulfate and phosphate of samples of natural drinking and waste water by ion chromatography]. Moskva. 21 s. [In Russian]
- Ponomareva T.I., Selyanina S.B., Parfenova L.N., Yarygina O.N., Trufanova M.V., Pirogovskaya G.V., Sokolova T.V. 2015. K voprosu ob analize organicheskogo veshchestva torfa, sformirovannogo v usloviyakh zapadnogo segmenta Rossijskoj Arktiki [To the analysis of organic matter of peat formed in the western segment of Russian Arctic] // Sbornik nauchnykh trudov Arhangel'skogo tsentra RGO. Vyp 3. S. 287–291. [In Russian]
- Selyanina S.B., Trufanova M.V., Zabelina S.A., Bogdanov M.V., Bogolitsyn K.G., Sokolova T.V., Striguckij V.P., Ponomareva T.I., Yarygina O.N., Orlov A.S. 2016. Biologicheski aktivnye ekstrakty verkhovogo torfa Evropejskogo Severa Rossii [Biologically active extracts of high moor peat of the European North of Russia] // Vestnik RFFI. № 1. S. 33–39. [In Russian]

PECULIARITIES OF THE BIOTRANSFORMATION OF ORGANIC MATTER UNDER THE CONDITIONS OF NORTHERN MIRE ECOSYSTEMS (BY THE EXAMPLE OF ILASSKOE MIRE MASSIF, RUSSIA)

**S. B. Selyanina, M. V. Trufanova, O. N. Yarygina,
A. S. Orlov, T. I. Ponomareva, K. V. Titova, I. N. Zubov**

*Institute of Ecological Problems of the North N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research
Arkhangelsk, 163000, Russia, e-mail: gumin@fciaarctic.ru*

In this paper, the changes in the properties of peat and peat water are considered depending on the depth of the deposit, the elemental composition of peat and its main components, humic and fulvic acids, is discussed, and the component composition of the Ilasskoe mire (Arkhangelsk Region, Russia) peat is analyzed. Based on the obtained data, a scheme for the formation of structure, composition and properties of peat is proposed. It is demonstrated that in the process of peat bog genesis in the upper horizons, the least stable part of the initial plants - pigments and vitamins – is rapidly oxidized, the transformation of the remaining extractive substances is slower, and hydrolysis and assimilation of easily hydrolyzable compounds by the microorganisms proceed at the same time. In parallel with that, new condensed compounds, humus, are formed. The destruction of the capillary-porous structure of plant material, due to its cellular structure, begins with some delay, after the oxidation of the accompanying and inlaying substances. At the same time, in the zone above the freezing level of soils, it is possible that a part of the humified mass is transported into adjacent watercourses.

Keywords: high-moor peat, transformation of organic matters of peat, peat bog genesis, degree of peat decomposition, humic acids, fulvic acids, bitumens

СТРУКТУРА ВОДОРосЛЕЙ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ (НИЖНЕВАРТОВСКИЙ РАЙОН, ХМАО-ЮГРА)

О. Н. Скоробогатова¹, О. Ю. Гидора²

¹Нижевартовский государственный университет

628611 г. Нижневартовск, ул. Дзержинского, д. 11, e-mail: Olnics@yandex.ru

²Администрация сельского поселения Ларьяк

656650 пос. Ларьяк, ХМАО-Югра, Нижневартовский р-н, e-mail: olesya_ptuhina@mail.ru

На естественных и нарушенных верховых болотах Нижневартовского района ХМАО-Югра выявлен 201 вид водорослей, из 6 отделов, 13 классов, 60 семейств и 111 родов. Наибольшая доля водорослей, 58.2% от выявленных, отмечена в природном парке «Сибирские Увалы», в условиях отсутствия антропогенной нагрузки, в зоне локальных разработок торфа – 44.8, в районе природного парка «Югра», который располагается рядом с нефтяным месторождением – 29.8%. Коэффициент сходства состава водорослей по Чекановского-Съеренсена колеблется от 0.21 до 0.31. Общих водорослей для всех участков – 7 видов.

Ключевые слова: таксон, вид, разнообразие, болото, альгофлора болот, парк, сходство.

ВВЕДЕНИЕ

Нижневартовский район находится в восточной части ХМАО-Югры в районе Среднего Приобья (среднетаёжного пояса Западной Сибири), характеризуется континентальным климатом. Дата перехода среднесуточной температуры воздуха через 0°C приходится на 28 апреля. Продолжительность летнего периода составляет 85–95 дней. Устойчивый переход температуры воды водоёмов через плюс 10°C для средней тайги (начало лета) наблюдается во второй декаде июня. В тёплый период выпадает 70–80% годового количества осадков (350–400 мм). Заболоченность территории Нижневартовского района составляет 46 тыс. км² или 40% от всей территории района. Бедный минеральный состав грунтовых вод и наличие подзолистых почв обуславливает преимущественно сфагновый тип заболачивания региона [Толстограй, 2006 (Tolstogray, 2006)]. Изучаемые болота имеют умеренно развитый микрорель-

еф: гряды не превышают 0.5 м и покрыты сфагновыми мхами, багульниковым болотным, берёзой карликовой, хамедафной болотной, морошкой, клюквой, пушицей влагалищной; мочажины и другие понижения зарастают сфагновыми и гипновыми мхами, вахтой трёхлистной, сабельником болотным, различными видами осок и др. С 70-х гг. XX в. на территории Нижневартовского района активно ведётся нефтедобыча, лесозаготовки, строятся города и дороги, что в условиях высоких широт приводит к безвозвратному оскудению экосистем, в том числе болотных. Актуальность нашей работы связана с необходимостью изучения и мониторинга болот, что подтверждает Рамсарская Конвенция о водно-болотных угодьях.

Цель настоящей работы состояла в оценке разнообразия водорослей верховых сфагновых болот Нижневартовского района ХМАО-Югра.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили 86 альгологических проб собранных летом на сфагновых, верхового типа болотах. Сборы осуществлялись на трёх обводнённых болотах Нижневартовского района ХМАО-Югры. Так, болотные комплексы природного парка «Сибирские Увалы» (СУ) исследованы в период выездной экспедиции в августе 2011 г. Парк расположен в междуречье рек Глубокий Сабун и Сарм Сабун, относится к ненарушенным территориям. Второй участок находится в 2-х км от г. Нижневартовск, в районе экологической тропы учебно-полевой базы (УПБ) Нижневартовского государственного университета (НВГУ). Пробы на этом болоте отобраны летом 2015–2016 гг. С восточной стороны болота расположены полигоны с целью изготовления земельных смесей для содержания и озеленения

городских газонов. В ходе этих работ уровень обводнения болота постепенно снижается. Водоросли болот музейно-этнографического и экологического парка «Югра» (парк Югра) изучали два летних сезона – 2015–2016 гг. Парк Югра расположен в окрестностях г. Мегион, соседствует с разработанной частью Южно-Аганского и Аганского месторождений ОАО «Славнефть-Мегионнефтегаз». Болота парка Югра принадлежат бассейну реки Ватинский Ёган, который является правым притоком р. Обь. Ватинский Ёган протекает по территории Лор-Ёганского, Самотлорского, Мыхпайского, Ватинского и Аганского месторождений нефти, многократно пересекается с нефтепромысловыми нефтепроводами. В зоне водосбора реки расположены кустовые площадки, скважины со шламовыми амбарами, участки интен-

сивно загрязненные нефтью, реагентами для буровых растворов и пластовыми минерализованными водами.

По оригинальным данным температура воды в период отбора проб в парке СУ (август) прогрелась до 12–16 С, значения pH – 4.0–5.2. На болотах УПБ температура воды от июня к августу повышалась (6–15 С), pH – 4.1–4.2, в парке Югра соответственно температура воды 2–15 С, pH – 3.8–4.6. Цветность воды по визуальной оценке на всех участках исследований варьировалась от цвета чая до зеленоватого.

Альгологический материал на всех участках отбирали методом простого зачерпывания воды в сфагновых мочажинах, методом «выжимок» сфагновых мхов, соскобов с подтопленной древесины, в районе сфагновых болот. Подготовка проб и их обработка проводилась по общепринятым методикам [Вассер, 1989 (Wasser, 1989); Абакумов, 1992 (Abakumov, 1992)]. Определение видового состава проводили на живом и преимущественно на фиксированном материале 4%-ным раствором формальдегида. Одновременно со сбором проб измеряли температуру воды родниковым термо-

метром и активность водородного показателя с помощью “pHscan WP2”. Диатомовые водоросли изучали с помощью постоянных препаратов [Садчиков, 2003 (Sadchikov, 2003)]. Исследования проведены с помощью светового микроскопа «Nikon ECLIPSE E 200» с увеличением 40×15, 100×15, на кафедре экологии НВГУ. Таксономическая принадлежность водорослей устанавливалась по отечественным определителям с учётом номенклатурных изменений информационного ресурса “AlgaeBase” [Guiry, Guiry, 2017]. Для определения уровня видового сходства альгологических сообществ использовали коэффициент Чекановского-Съёренсена [Шмидт, 1984 (Shmidt, 1984)].

Первые сведения о водорослях природного парка «Сибирские Увалы» были приведены в ряде публикаций [Свириденко и др., 2006 (Sviridenko et al., 2006); Наumenko, 2012 (Naumenko, 2012); Наumenko, Птухина, 2013 (Naumenko, Ptukhina, 2013)]. В данной работе нами материал по составу водорослей СУ дополнен, а сведения о болотных водорослях УПБ НВГУ и парка Югра публикуются впервые.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего в изученных болотных комплексах выявлен 201 вид водорослей, принадлежащих к 6 отделам, 13 классам, 60 семействам и 111 родам. В таблице 1 представлен таксономический состав выявленных альгофлор болот. Основа флористического списка принадлежит двум отделам: зелёным и диатомовым, с общим числом 140 видов (69.7% от всего состава выяв-

ленных водорослей). В болотах парка СУ к наиболее крупным отделам относятся 3: Cyanobacteria, Bacillariophyta и Chlorophyta, с общей долей водорослей 82.9%. В болотных сообществах водорослей парка УПБ НВГУ и Югра выделяются отделы Bacillariophyta и Chlorophyta, суммарная доля которых составляет 84.4 и 71.6% соответственно.

Таблица 1. Систематический состав болотных водорослей (Нижневартовский район)

Table 1. Systematic classification of mire algae (Nizhnevartovsk District)

Отдел Division	Класс Class	Семейство Family	Род Genus	Вид Species	Болота «Сибирские Увалы» Wetlands “Sibirskie Uvaly”	Болота УПБ НВГУ Wetlands of “Yugra” Park area	Болота парка «Югра» Wetlands of “Yugra” Park area
Цианобактерии (Cyanophyta)	1	9	14	21	21	1	4
Хризифиты	2	4	5	9	7	3	1
Бацилларифиты	3	22	32	67	27	41	26
Эвгленифиты	1	4	8	17	6	6	7
Хантофиты	2	6	6	14	7	4	5
Хлорофиты	4	15	46	73	49	35	17
Всего / Total	13	60	111	201	117	90	60

Анализ видового состава показал, что в 5 крупнейших классах находится 85.5% выявленных таксонов (см. таблицу 2). В ведущей пятёрке классов значительная роль в болотных массивах принадлежит зелёным и диатомовым водорослям. Незначительную структурообразующую роль выполняют 5 классов с 1–3 видами, в составе которых всего 8 водорослей. Про-

межуточное положение занимают 3 класса: Trebouxiophyceae (4 вида), Chrysophyceae (6), Xanthophyceae (13). По отдельным изучаемым участкам ведущие классы занимают разные позиции, но всегда лидируют в первой тройке. В ведущих семействах суммарная доля зафиксированных видов превышает треть общего состава выявленных водорослей (см. таблицу 3).

Таблица 2. Крупнейшие классы по числу таксонов болотных водорослей (Нижневартовский район)

Table 2. Largest classes by the amount of mire algae taxa (Nizhnevartovsk District)

Класс Class	Семейство Family	Род Genus	Вид Species	Доля от общего числа видов, % Percentages of total number of species, %	Число видов Number of species		
					Болота «Сибирские Увалы» Wetlands “Sibirskie Uvaly”	Болота УПБ НВГУ Wetlands NVSU Training Field	Болота парка «Югра» Wetlands of “Yugra” Park area
Bacillariophyceae	19	29	64	31.8	25	39	25
Chlorophyceae	10	28	44	22.9	26	28	12
Conjugatophyceae (Zygnematophyceae)	3	14	24	11.9	21	5	2
Сyanophyceae	9	14	21	10.4	21	1	4
Euglenophyceae	4	8	17	8.5	6	6	7
Всего / Total	45	93	170	85.5	99	79	50

Таблица 3. Крупнейшие семейства по числу таксонов болотных водорослей (Нижневартовский район)

Table 3. Largest families by the amount of mire algae taxa (Nizhnevartovsk District)

Семейство Family	Род Genus	Вид Species	Доля от общего числа видов, % Percentages of total number of species, %	Число видов Number of species		
				Болота «Сибирские Увалы» Wetlands “Sibirskie Uvaly”	Болота УПБ НВГУ Wetlands NVSU Training Field	Болота парка «Югра» Wetlands of “Yugra” Park area
Desmidiaceae	10	19	9.4	16	3	2
Scenedesmaceae	8	17	8.4	10	11	2
Eunotiaceae	2	16	8.0	8	6	12
Selenastraceae	4	12	6.0	10	10	0
Euglenaceae	8	10	5.0	5	4	3
Всего / Total	32	74	36.8	49	34	19

Таблица 4. Крупнейшие роды по числу видов болотных водорослей (Нижневартовский район)

Table 4. Largest genera by the amount of mire algae species (Nizhnevartovsk District)

Род Genus	Вид Species	Доля от общего числа видов, % Percentages of total number of species, %	Число видов Number of species		
			Болота «Сибирские Увалы» Wetlands “Sibirskie Uvaly”	Болота УПБ НВГУ Wetlands NVSU Training Field	Болота парка «Югра» Wetlands of “Yugra” Park area
<i>Eunotia</i>	15	7.5	7	6	12
<i>Scenedesmus</i>	7	3.4	4	5	0
<i>Monoraphidium</i>	6	3.0	4	5	0
<i>Pinnularia</i>	5	2.5	4	3	3
<i>Gomphonema</i>	5	2.5	0	5	0
<i>Tribonema</i>	5	2.5	0	2	4
Всего / Total	43	21.4	19	26	19

В лидирующей пятёрке семейств отмечается высокая доля зелёных водорослей (64.9% альгофлоры). По отдельным болотам зелёные также играют существенную структурообразующую роль. Семейство Gomphonemataceae играет немаловажную флористическую роль, занимая с 6-ю видами в общем списке 6-ю позицию, однако, они отмечены только в районе УПБ. Ниже в семейственном спектре находятся

пять семейств насчитывающие по 5 видов, 7 семейств – по 4 вида. Наибольшее число видов вошло в маловидовые семейства, насчитывающие от 1 до 3 видов (48 семейств, или 66.6%). В составе крупнейших родов находится 21.4% выявленных водорослей (см. таблицу 4).

Маловидовых родов насчитывается 99, в их составе находится 134 вида (66.7% от числа всех выявленных водорослей), из них 74 рода с

одним, 19 с двумя и 8 родов с 3 видами. В остальных 6 родах найдено по 4 вида. Общих для всех участков найдено всего 7 видов: *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz., *Pinnularia rhombarea* var. *biundulata* (Otto Müller) Krammer [= *P. microstauron* f. *biundulata* O. Müll. Hustedt], *Eunotia arcus* Ehr., *E. exigua* (Breb.) Rabenh., *E. lunaris* (Ehr.) Grun., *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) M. Schmidt, *Mychonastes jurisii* (Hindak) Krienitz, C. Bock, Dadheech et Proschold [= *Dactylosphaerium jurisii* Hing.]. Коэффициент сходства состава водорослей Чекановского-Съёренсена [Sørensen, 1948] низкий, он колеблется в пределах 0.21–0.31. Максимальное

сходство наблюдается между водорослевыми сообществами болот парка СУ и УПБ НВГУ. Обнаруживается высокая специфичность исследованных альгологических болотных сообществ. Так, только на болотах СУ встречали 68 видов (33.8% выявленных), наибольшая специфичность наблюдается в составе Cyanophyceae и Conjugatophyceae. Только на болоте УПБ отмечено 51 вид (25.4%), с наиболее высокой специфичностью Bacillariophyceae. Только на болотах парка Югра – 27 (13.4%) с максимальной специфичностью в двух семействах: Eunotiaceae и Euglenaceae.

ОБСУЖДЕНИЕ

Выявленный состав водорослей в исследованных болотных комплексах относительно небогат. Большая доля водорослей концентрируется в нескольких классах и семействах. Лимитирующее воздействие на однообразие альгофлоры сфагновых болот оказывают повышенная кислотность среды и бедность элементами минерального питания [Куликовский, 2007 (Kulikovsky, 2007)]. В изученных болотных комплексах выявлен большой разброс в числе водорослей, что может быть объяснено типом болот, зоной, в которой эти экосистемы находятся, местом отбора проб [Малахова, Миронычева-Токарева, 2011 (Malachova, Mironycheva-Tokareva, 2011)]. В нашем случае решающую роль в богатстве видового состава может играть то, что одни рассмотренные экосистемы испытывают антропогенное воздействие, другие находятся без вмешательства таковых. Кроме того, в парке СУ рассмотрены более крупные болотные массивы.

Высокая доля одновидовых таксонов в семейственном и родовом спектрах характерна

для экосистем, находящихся в экстремальных условиях [Кабиров, 2007 (Kabirov, 2007)]. Экстремальность климатических условий отражается на альгофлорах территорий высоких широт [Пшенникова, 1995 (Pshennikova, 2009); Шабалина, (Shabalina, 2009); Скоробогатова 2010 (Skorobogatova, 2010)]. Рассматриваемые в статье болотные системы характеризуются так называемым «болотным комплексом» водорослей, активно развивающимся в «болотных» водах таёжной зоны [Скоробогатова, Наumenko 2009, 2010 (Skorobogatova, Naumenko, 2009, 2010)]. «Комплекс» включает водоросли родов *Pinnularia*, *Eunotia*, *Frustulia*, *Closterium*, семейства Desmidiaceae, класса Chrysophyceae. В изученной альгофлоре они составляют от общего числа 26.4%. Высокая доля эвгленовых в общей альгофлоре болот объясняется ростом содержания в воде общего железа и снижением pH вод [Скоробогатова, Наumenko 2009 (Skorobogatova, Naumenko, 2009); Охупкин и др., 2010 (Okhapkin et al., 2010); Старцева и др., 2010 (Starceva et al., 2010)].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Списочный состав водорослей водорослей трёх болот Нижневартовского района ХМАО-Югра составляет 201 вид, из 6 отделов, 13 классов, 60 семейств и 111 родов. Максимальное разнообразие выявлено в условиях ненарушенной системы (58.2% от общего списка). На болотных участках, находящихся в районе низкого обводнения (УПБ НВГУ), зафиксировали 44.8%, а в районе болота парка «Югра» – 29.8%. Основа альгофлоры определяется двумя отделами: зелёными и диатомовыми водорослями. Коэффициент сходства альгологических сообществ Чекановского-Съёренсена низкий (0.21–0.31), максимальное сходство наблюдается между водорослями болот парка «Сибирские Увалы» и УПБ НВГУ. Найдено всего 7 общих

для всех участков видов. Отмечается характер высокоширотной альгофлоры с концентрацией большого числа водорослей в нескольких классах и семействах, с большим числом одновидовых родов. Видовая специфичность альгофлоры СУ самая высокая – 68 видов (33.8% выявленных), с максимальной в составе Cyanophyceae и Conjugatophyceae. Второе место по специфичности занимает водорослевое сообщество болота УПБ, где был обнаружен 51 вид (25.4%), с наиболее высокой специфичностью Bacillariophyceae. Парк «Югра» на третьей позиции с 27 видами (13.4%) и с высшей специфичностью в двух семействах: Eunotiaceae и Euglenaceae.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абакумов В.А. (ред.) Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 318 с.
- Вассер С.П. (ред.). Водоросли: Справочник. Киев: Наукова думка, 1989. 608 с.
- Кабилов Р.Р. Использование альгологических критериев при экологическом прогнозировании антропогенной нагрузки на наземные экосистемы // Успехи современного естествознания. 2007. № 3. С. 13–15.
- Куликовский М.С. Диатомовые водоросли некоторых сфагновых болот европейской части России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2007. 24 с.
- Малахова Н.А., Миронычева-Токарева Н.П. Исследование водорослей болотных экосистем // Интерэспо Гео-Сибирь. 2011. Т. 4. С. 154–158.
- Науменко Ю.В., Птухина О.Ю. Видовой состав и эколого-географическая характеристика водорослей болот природного парка «Сибирские Увалы» // Вестник Нижневартовского государственного гуманитарного университета. Сер. «Естественные науки и науки о Земле». 2012. № 1. С. 11–14.
- Науменко Ю.В., Птухина О.Ю. Десмидиевые водоросли (Desmidiaceae) природного парка «Сибирские Увалы», Западная Сибирь, Россия // Turczaninowia. 2013. Т. 16, № 2. С. 81–83.
- Науменко Ю.В., Скоробогатова О.Н. Виды рода *Eunotia* Ehr. в фитопланктоне реки Вах (Западная Сибирь) // Turczaninowia. 2009a. Т. 12, № 1–2. С. 65–70.
- Науменко Ю.В., Скоробогатова О.Н. Эвгленовые водоросли р. Вах (Западная Сибирь) // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2009б. № 10. С. 49–53.
- Охупкин А.Г., Корнева Л.Г., Старцева Н.А., Воденеева Е.Л. Euglenophyta планктона разнотипных водоёмов бассейна Средней Волги // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 8. С. 1071–1081.
- Пшеничкова Е.Е. Почвенные водоросли аласов Лено-Амгинского междуречья (Якутия, Россия) // Альгология. 1995. Т. 5, № 3. С. 269–275.
- Садчиков А.П. Методы изучения пресноводного фитопланктона: методическое руководство. М., 2003. 157 с.
- Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В. Флора растительности водоёмов долины реки Глубокий Сабун // Биологические ресурсы и природопользование: Сб. науч. тр. Вып. 9. Сургут, 2006. С. 109–144.
- Скоробогатова О.Н., Науменко Ю.В. Род *Closterium* Ehr. в фитопланктоне реки Вах (Западная Сибирь) // Тр. VIII Междунар. науч.-практ. конф. «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». Барнаул, 2009. С. 103–105.
- Скоробогатова О.Н. Фитопланктон реки Вах (Западная Сибирь): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2010. 16 с.
- Старцева Н.А., Воденеева Е.Л., Охупкин А.Г. Состав массовых видов фитопланктона разнотипных водоёмов, в условиях урбанизированного и заболоченного ландшафтов (Нижегородская область) // Тр. II Всерос. конф. «Водоросли: Проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге». Сыктывкар, 2009. С. 137–140.
- Толстограй В.И. Болота и торфяные ресурсы // Состояние окружающей среды и природных ресурсов в г. Нижневартовске и Нижневартовском районе в 2006 году: Обзор. Вып. 7. Нижневартовск, 2006. С. 24–26.
- Шабалина Ю.Н. Альгофлора разнотипных водоёмов таёжной зоны (бассейн р. Ижмы): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2009. 20 с.
- Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. 288 с.
- Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2017. <http://www.algaebase.org>; searched on 07 May 2017.
- Sørensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content its application to analyses of the vegetation on Danish commons // Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Skrifter. 1948. Bd. 5, № 4. P. 1–34.

REFERENCES

- Abakumov V.A. (ed.) 1992. Rukovodstvo po gidrobiologicheskomu monitoringu presnovodnykh ekosistem [Manual on hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems]. Sankt-Peterburg: Gidrometeoizdat. 318 s. [In Russian]
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2017. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 07 May 2017.
- Kabirov R.R. 2007. Ispol'zovanie al'gologicheskikh kriteriev pri ekologicheskom prognozirovanii antropogennoy nagruzki na nazemnye ekosistemy [Soil algae role in antropogenic ecosystems] // Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya. № 3. S. 13–15. [In Russian]
- Kulikovskiy M.S. 2007. Diatomovye vodorosli nekotorykh sfagnovykh bolot evropejskoj chaste Rossii [Diatom algae of some *Sphagnum* bogs of European part of Russia]. Avtoreferat dissertatsii na soiskanie uchenoj stepeni kandidata biol. nauk. Sankt-Peterburg. 24 s. [In Russian]
- Malachova N.A., Mironycheva-Tokareva N.P. 2011. Issledovanie vodoroslej bolotnykh ekosistem [Study of algae wetland ecosystem] // Interespo Geo-Sibir'. Vol. 4. S. 154–158. [In Russian]
- Naumenko Yu.V., Skorobogatova O.N. 2009b. Evglenovye vodorosli r. Vakh (Zapadnaya Sibir') [Euglenophyta in the Vakh River (West Siberia)] // Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya. № 10. S. 49–53. [In Russian]
- Naumenko Yu.V., Ptukhina O.Yu. 2012. Vidovoj sostav i ekologo-geographicheskaya kharakteristika vodoroslej bolot prirodnogo parka «Sibirskie Uvaly» [Species composition and ecologo-geographical characteristics of algae in the

- marshes of the natural Park "Sibirskiye Uvaly"] // Vestnik Nizhnevartovskogo gosudarstvennogo gumanitarnogo universiteta. Ser. Estestvennye nauki i nauki o Zemle. № 1. S. 11–14. [In Russian]
- Naumenko Yu.V., Ptukhina O.Yu. 2013. Desmidiye vodorosli (Desmiales) prirodnogo parka «Sibirskie Uvaly», Zapadnaya Sibir', Rossiya [Desmids algae (Desmiales) of the natural Park «Sibirskie Uvaly», West Siberia, Russia] // Turczaninowia. Vol. 16, № 2. S. 81–83. [In Russian]
- Naumenko Yu.V., Skorobogatova O.N. 2009a. Vidy roda *Eunotia* Ehr. v fitoplanktone reki Vakh (Zapadnaya Sibir') [Species of the genus *Eunotia* Ehr. in the phytoplankton of the river Vakh (the Western Siberia)] // Turczaninowia. Vol. 12, № 1–2. S. 65–70. [In Russian]
- Okhapkin A.G., Korneva L.G., Startseva N.A., Vedeneeva E.L. 2010. Euglenophyta planktona raznotipnykh vodoyomov bassejna Srednej Volgi [Euglenophyta plankton of different types of reservoirs of the Middle Volga basin] // Botanicheskii zhurnal. Vol. 95, № 8. S. 1071–1081. [In Russian]
- Pshennikova E.E. 1995. Pochvennye vodorosli alasov Leno-Amginskogo mezhdurech'ya (Yakutiya, Rossiya) [Soil algae of alasow of the Lena-Amga interfluvium (Yakutia, Russia)] // Algologia. Vyp. 5, № 3. S. 269–275. [In Russian]
- Sadchikov A.P. 2003. Metody izucheniya presnovodnogo fitoplanktona: metodicheskie rekomendatsii [Methods of studying freshwater phytoplankton: a methodological guide]. Moscow. 157 s. [In Russian]
- Schmidt V.M. 1984. Matematicheskie metody v botanike [Mathematical methods in botany]. Leningrad: Izd-vo Leningradskogo universiteta. 288 s. [In Russian]
- Shabalina Yu.N. 2009. Al'goflora raznotipnykh vodoyomov tayozhnoj zony (basseyn r. Izhmy) [Alga flora of polytypic water bodies of the taiga zone (basin of the river Izhma)]. Avtoreferat dissertatsii na soiskanie uchenoj stepeni kandidata biol. nauk. Syktyvkar. 20 s. [In Russian]
- Skorobogatova O.N. 2010. Fitoplankton reki Vakh (Zapadnaya Sibir') [The phytoplankton of the river Vakh (Western Siberia)]. Avtoreferat dissertatsii na soiskanie uchenoj stepeni kandidata biol. nauk. Novosibirsk. 16 s. [In Russian]
- Skorobogatova O.N., Naumenko Yu.V. 2009. Rod *Closterium* Ehr. v fitoplanktone reki Vakh (Zapadnaya Sibir') [The genus *Closterium* Ehr. in the phytoplankton of the river Vakh (the Western Siberia)] // Trudy VIII Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoy konf. «Problemy botaniki Yuzhnoj Sibiri i Mongolii». Barnaul. S. 103–105. [In Russian]
- Sørensen T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content its application to analyses of the vegetation on Danish commons // Kongelige Danske Videnskaberne Selskab, Biologiske Skrifter. Bd. 5, № 4. P. 1–34.
- Startseva N.A., Vedeneeva E.L., Okhapkin A.G. 2009. Sostav massovykh vidov fitoplanktona raznotipnykh vodoyomov, v usloviyakh urbanizirovannogo i zabolochennogo landshaftov (Nizhegorodskaya oblast') [Composition of mass species of phytoplankton in different types of reservoirs in the conditions of urbanized wetland landscapes (Nizhny Novgorod region)] // Trudy II Vseros. konf. «Vodorosli: Problemy taksonomii, ekologii i ispol'zovanie v monitoringe». Syktyvkar. S. 137–140. [In Russian]
- Sviridenko B.F., Sviridenko T.V. 2006. Flora rastitel'nosti vodoyomov doliny reki Glubokij Sabun [Flora of vegetation of water bodies of the valley of the river Glubokiy Sabun] // Biologicheskie resursy i prirodopol'zovanie: sb. nauch. tr. Vol. 9. Surgut. S. 109–144. [In Russian]
- Tolstogray V.I. 2006. Bolota i torfyanye resursy [Mires and peat resources] // Sostoyanie okruzhayushej sredy i prirodnymi resursami v g. Nizhnevartovsk i Nizhnevartovskom rajone v 2006 godu: Obzor. Vyp. 7. Nizhnevartovsk. S. 24–26. [In Russian]
- Wasser S.P. (ed.) 1989. Vodorosli: Spravochnik [Algae: Reference book]. Kiev: Naukova dumka. 608 s. [In Russian]

STRUCTURE OF ALGAE IN RAISED BOGS (NIZHNEVARTOVSK DISTRICT, KHANTY-MANSI AUTONOMOUS AREA – YUGRA, RUSSIA)

O. N. Skorobogatova¹, O. Ju. Gidora²

¹ Nizhnevartovsk State University
Nizhnevartovsk, 628611, Russia, e-mail: Olnics@yandex.ru

² City administration of Laryak village
Laryak, 656650, Russia, e-mail: olesya_ptuhina@mail.ru

The paper presents the data on the algae in the natural and damaged raised bogs of Nizhnevartovsk District of Khanty-Mansi Autonomous Area – Yugra. There a total of 201 species of algae have been recorded, in 6 divisions, 13 classes, 60 families and 111 genera. The largest number of algal species, 58.2%, was found in the Nature Park "Sibirskie Uvaly", in an area without anthropogenic impact, and 44.8%, in the area of turf extraction; 29.8% of algae were found in the Nature Park "Yugra", which is located near the oilfield. The similarity of algae varied between 0.21 and 0.31 according to the Sørensen index. Seven species of algae are common for all study areas.

Keywords: taxon, genus, diversity, raised bog, alga flora of mires, nature park, similarity

СОСТАВ И СТРУКТУРА ЗООПЛАНКТОНА ТЕРМОКАРСТОВЫХ ОЗЁР БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ (НЕНЕЦКИЙ АВТОНОМНЫЙ ОКРУГ)

Е. И. Собко¹, Р. М. Манасыпов¹, С. А. Забелина¹,
А. В. Чупаков¹, А. А. Чупакова¹, Н. В. Шорина^{1,2}

¹Институт экологических проблем Севера, Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова РАН

163000 г. Архангельск, наб. Северной Двины, д. 109, e-mail: elfisina@yandex.ru

²Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова
163002 г. Архангельск, наб. Северной Двины, д. 17, e-mail: nvshorina@yandex.ru

Приведены сведения о видовом составе, таксономической и трофической структуре, количественном развитии зоопланктона озёрно-болотных экосистем Большеземельской тундры (Ненецкий автономный округ). Планктонная фауна представлена 51 видом. Зоопланктонные сообщества представлены видами характерными для водоёмов северных широт. По числу видов, численности и биомассе в планктоне доминируют Cladocera. В трофической структуре исследуемых водоёмов преобладают первичные фильтраторы, добывающие пищу в толще воды. В видовом составе зоопланктона озёр, находящихся на разных стадиях развития существенных различий не выявлено. Отмечено снижение количественных показателей планктона в зарастающих озёрах. Анализ состава и структуры зоопланктона позволяет отнести водоёмы к олиго- и мезотрофному типу.

Ключевые слова: Большеземельская тундра, термокарстовые озёра, зоопланктон, видовой состав, трофическая структура, трофность.

ВВЕДЕНИЕ

Неотъемлемыми ландшафтами тундровой зоны являются тундры и болота. Согласно схемы районирования болот [Кац, 1948 (Kats, 1948)], территория Большеземельской тундры (Ненецкий автономный округ) относится к зоне плоскобугристых болот и торфяников. Болота представляют собой мозаичный комплекс бугров и мочажин. Высота плоских бугров достигает 0.5–1.5 м (в среднем до 0.7 м), поверхность довольно плоская, края круто обрываются к мочажинам. Плоскобугристые болота (мощность торфа 1.2–1.5 м) подстилает вечная мерзлота, под буграми она поднимается ближе к поверхности. Большинство исследователей связывают образование бугров со вспучиванием мёрзлого торфа и тонкодисперсных подстилающих грунтов под влиянием подтекающей под бугры воды [Пьявченко, 1985 (Pyavchenko, 1985)]. Бугры покрыты лишайниками, сфагновыми и гипновыми мхами, по склонам – болотными кустарничками. Мочажины обводнены, покрыты мхами, осокой, пушицей.

В последние десятилетия субарктические ландшафты (в силу пограничного положения в

пределах криозоны) стали более чувствительны к климатическим изменениям [Callaghan, Jonasson, 1995]. В пределах тундровой зоны активно идут процессы деградации многолетней мерзлоты и образования термокарстовых озёр. Термокарстовые водоёмы являются стадиями перехода элементов ландшафта от плоскобугристого болота до хасырея (спущенное озеро), в котором впоследствии происходит промерзание грунта и мерзлотное пучение с возобновлением плоскобугристого болота [Кирпотин и др., 2008 (Kirpotin et al., 2008)]. Термокарстовые озёра, несмотря на их большую численность, остаются слабо изученными. Анализ состояния зоопланктонных сообществ водоёмов тундровой зоны является одним из важных критериев комплексной оценки их современного экологического состояния.

Целью данной работы являлось изучение современного состояния, структуры и состава зоопланктонных сообществ озёрно-болотных экосистем Большеземельской тундры.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В рамках комплексной экспедиции в июле–августе 2016 г. были проведены исследования структуры и состава зоопланктона тундровых водоёмов, находящихся на разных стадиях сукцессии. Водные объекты располагались на трёх площадках в зоне островного распространения многолетнемерзлых пород (ММП): верхнее течение реки Печора (район Нарьян-Мара) и водосборные бассейны рек Шапкина (район

хребта Хальмермусюр и возвышенностей Бол. Салиндей-мусюр, Вэснимусюр, Шапкина-мусюр) и Колва (среднее течение ниже и выше п. Хорей-Вер). Всего было изучено 29 озёр. Исследуемые водоёмы были разделены на три группы по стадиям развития: зрелые термокарстовые озёра ($n=15$), водоёмы, находящиеся на начальной стадии зарастания ($n=7$) и сильно заросшие озёра ($n=7$).

Зоопланктон отбирали с поверхностного горизонта путем процеживания 30–50 л воды через сеть Апштейна (размер ячеи 78 мкм). Пробы фиксировались 4%-ным раствором формальдегида и обрабатывались в лаборатории стандартными гидробиологическими методами [Методические рекомендации..., 1984 (Metodicheskie rekomendatsii..., 1984)].

При анализе проб зоопланктона учитывали видовой состав, размерные группы, выделялись доминантные комплексы, подсчитывались численность (*N*) и биомасса (*B*) организмов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав зоопланктона

Планктонная фауна исследуемых водоёмов представлена видами обычными для северных озёр. Большинство обнаруженных видов относились к холодноводному фаунистическому комплексу. Зооценозы состояли из видов, имеющих голарктическое (35%), палеарктическое (34%) и космополитное (31%) распространение.

Ведущая роль в летнем планктоне принадлежала веслоногим и ветвистоусым ракообразным, коловратки были малочисленны. Всего в зоопланктоне тундровых водоёмов отмечен 51 вид гидробионтов (Rotifera – 10, Cladocera – 29, Copepoda – 12).

Ниже приведён список обнаруженных в термокарстовых озёрах видов планктонных беспозвоночных. Принятые сокращения: НМ – площадка Нарьян-Мар (*n*=6), Ш – площадка Шапкина (*n*=7), ХВ – площадка Хорей-Вер (*n*=16).

ROTIFERA

Asplanchnidae: 1) *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850 – НМ, Ш, ХВ; 2) *A. herriskie* Guerne, 1888 – НМ, ХВ.

Brachionidae: 3) *Kellicottia longispina* Kellicott, 1879 – НМ, Ш, ХВ; 4) *Keratella cochlearis* Gosse, 1851 – Ш.

Euchlanidae: 5) *Euchlanis lyra* Hudson, 1886 – НМ, Ш.

Synchaetidae: 6) *Polyarthra longiremis* Carlin, 1943 – ХВ; 7) *P. dolichoptera* Idelson, 1925 – НМ, Ш.

Conochilidae: 8) *Conochilus unicornis* Rousselet, 1892 – НМ, Ш, ХВ.

Filiniidae: 9) *Filinia termalis* Plate, 1886 – ХВ.

Trichocercidae: 10) *Trichocerca rattus* O.F. Müller, 1776 – НМ, Ш.

CLADOCERA

Daphniidae: 11) *Daphnia cristata* Sars, 1862 – Ш; 12) *D. galeata* G.O. Sars, 1864 – Ш; 13) *D. longispina* O.F. Müller, 1785 – НМ, Ш, ХВ; 14) *D. longiremis* G.O. Sars, 1862 – НМ, Ш, ХВ; 15) *D. obtusa* Kurz, 1875 – ХВ; 16) *D. pulex* Leydig, 1860 – НМ, Ш; 17) *D. middendorffiana* Fischer, 1851 – НМ, Ш, ХВ; 18) *Ceriodaphnia rotunda* Sars, 1862 – НМ, Ш; 19) *C. quadran-*

Для определения видовой принадлежности зоопланктона были использованы соответствующие пособия [Определитель..., 2010 (Opredelitel'..., 2010)].

Видовое разнообразие оценивали по индексу Шеннона, рассчитанному по численности (*HN*). Структурообразующими видами считали представителей с относительной численностью >10%. Для определения трофического типа водоёма по величине биомассы зоопланктона использовалась классификация С.П. Китаева [Китаев, 1984 (Kitaev, 1984)].

gula O.F. Müller, 1785 – НМ, Ш; 20) *Scapholeberis mucronata* O.F. Müller, 1785 – НМ, Ш, ХВ; 21) *Simocephalus vetulus* O.F. Müller, 1776 – НМ, Ш, ХВ.

Bosminidae: 22) *Bosmina crassicornis* P.E. Müller, 1867 – ХВ; 23) *B. coregoni* Baird, 1857 – Ш, ХВ; 24) *B. longispina* Leydig, 1860 – НМ, Ш, ХВ; 25) *B. longirostris* O.F. Müller, 1785 – Ш, ХВ; 26) *B. obtusirostris* Sars, 1861 – НМ, Ш, ХВ.

Chydoridae: 27) *Chydorus sphaericus* O.F. Müller, 1785 – НМ, Ш, ХВ; 28) *Alona quadrangularis* O.F. Müller, 1785 – НМ, Ш, ХВ; 29) *A. affinis* Leydig, 1860 – НМ, ХВ; 30) *Acroperus harpae* Baird, 1834 – Ш, ХВ; 31) *Pleuroxus trigonellus* O.F. Müller, 1785 – ХВ; 32) *Alonella nana* Baird, 1857 – Ш; 33) *Alonopsis elongate* Sars, 1862 – Ш; 34) *Oxyurella tenuicaudis* Sars, 1862 – Ш, ХВ.

Sididae: 35) *Sida crystallina* O.F. Müller, 1776 – Ш; 36) *Limnosida frontosa* Sars, 1862 – НМ, Ш, ХВ.

Holopedidae: 37) *Holopedium gibberum* Zaddach, 1855 – НМ, Ш, ХВ.

Macrothricidae: 38) *Macrothrix hirsuticornis* Norman et Brady, 1867 – НМ, Ш, ХВ.

Polyphemidae: 39) *Polyphemus pediculus* Linne, 1778 – НМ, Ш, ХВ.

COPEPODA

Diaptomidae: 40) *Eudiaptomus gracilis* Sars, 1863 – НМ, Ш, ХВ; 41) *Arctodiaptomus wierzejskii* Richard, 1888 – ХВ.

Centropagidae: 42) *Limnocalanus macrurus* Sars, 1863 – ХВ.

Temoridae: 43) *Hetercope appendiculata* Sars, 1863 – НМ, Ш, ХВ.

Cyclopidae: 44) *Eucyclops serrulatus* Fischer, 1851 – НМ, Ш, ХВ; 45) *Macrocyclops albidus* Jurine, 1820 – НМ, Ш, ХВ; 46) *Acanthocyclops vernalis* Fischer, 1853 – Ш, ХВ; 47) *Paracyclops fimbriatus* Fischer, 1853 – ХВ; 48) *Megacyclops viridis* Jurine, 1820 – НМ, Ш, ХВ; 49) *Cyclops scutifer* Sars, 1863 – НМ, Ш, ХВ; 50) *C. abyssorum* Sars, 1863 – ХВ.

Canthocamptidae: 51) *Canthocamptus* sp. – Ш, ХВ.

Наибольшее количество видов веслоногих ракообразных отмечено в водоёмах, распо-

ложенных на водосборном бассейне р. Кола (район Хорей-Вер). В термокарстовых озёрах этого района обнаружен реликтовый рачок *Limnocalanus macrurus*. Большинство форм зоопланктона (22 вида или 36% от всего их числа) были представителями эвритопного планктона, доля планктонных (14 видов) и литоральных (13) форм составляла 24% и 22% соответственно. В зоопланктонных сообществах исследуемых водоёмов преобладали олиго- и олиго-β-мезосапробы (96% общего числа планктонных организмов).

Доминирующее ядро планктонного комплекса исследуемых водоёмов, как правило, состояло из 7–9 видов. Структурообразующий комплекс представлен следующими видами: *Kellicottia longispina*, *Conochilus unicornis*, *Asplanchna priodonta*, *Eudiaptomus gracilis*, *Hetercope appendiculata*, *Daphnia galeata*, *D. middendorffiana*, *Polyphemus pediculus*, *Bosmina longispina*. Индекс видового разнообразия Шеннона (H_N), рассчитанный по численности, указывает на принадлежность исследуемых озёр к олиго- и мезотрофному типу водоёмов. Значения индекса варьировали в пределах 1.8–3.0 бит/экз. Индекс выравненности (I) в среднем равен 0.7, что свидетельствует об относительно устойчивом и сбалансированном состоянии зоопланктонного сообщества [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)].

Количественные характеристики

Количественные показатели зоопланктона для всех исследуемых водоёмов изменялись в широких пределах. По численности и биомассе в зоопланктонных сообществах тундровых озёр доминировали кладоцеры (41% общей численности и 51% общей биомассы). Вклад копепод в общую численность и биомассу планктона составлял 33 % общей численности и 48% общей биомассы.

Средняя численность и биомасса зоопланктона в термокарстовых озёрах составляли 26.6 тыс. экз./м³ и 1.73 г/м³ соответственно. Минимальная численность планктона составляла 4.8 тыс. экз./м³, максимальная – 77860 экз./м³ (81% от общей численности составляли коловратки). Значения биомассы изменялись в пределах от 0.03 г/м³ до 8.25 г/м³. Максимальная биомасса отмечена в озёрах водосборного бассейна р. Шапкина. Основной вклад в общую биомассу зоопланктона данного района вносили ветвистоусые ракообразные (до 94% общей биомассы). Высокие показатели биомассы и численности зоопланктона термокарстовых водоёмов можно объяснить погод-

ными условиями (отмечались высокие температурные показатели воды и воздуха), небольшими размерами и мелководностью озёр, а также отсутствием пресса со стороны рыб (так как для данных водных экосистем характерно отсутствие ихтиофауны).

От термокарстовых озёр к зарастающим водоёмам прослеживается изменение вклада отдельных таксономических групп в общую численность и биомассу. При зарастании озёр наблюдается снижение количественных показателей зоопланктона. Средние значения численности и биомассы составляли 23.8 тыс. экз./м³ и 0.73 г/м³ соответственно (для водоёмов на начальной стадии зарастания) и в сильно заросших водоёмах эти значения количественных показателей соответствовали 7284 экз./м³ и 0.28 г/м³.

По состоянию планктонных сообществ, согласно классификации Китаева [Китаев, 1984 (Kitaev, 1984)], изученные водоёмы можно охарактеризовать как олиготрофные (22 озёра). Термокарстовые озёра, расположенные на водосборном бассейне реки Шапкина по величине биомассы в основном относились к мезо- и евтрофному типу.

Трофическая структура

В озёрах значительную долю зоопланктонного сообщества составляли первичные фильтраторы и вертикаторы (50% общей численности) среди, которых преобладали представители родов *Kellicottia*, *Conochilus*, *Daphnia*, *Bosmina*, *Eudiaptomus*, *Arctodiaptomus*, добывающие пищу в толще воды. Следующая многочисленная трофическая группа организмов (18% общей численности) – это плавающие-ползающие вторичные фильтраторы, добывающие пищу с поверхности субстрата. К этой группе относятся представители семейства Chydoridae. Представители этой группы широко представлены в зарастающих водоёмах. Третью по численности трофическую группу (плавание/активный захват) составляли представители семейств Asplanchnidae, Polyphemidae, Cyclopidae (14% общей численности). В сильно заросших водоёмах и зрелых термокарстовых озёрах хищный планктон занимает второе место в трофической структуре после организмов с фильтрационным типом питания. Доминирование крупных фильтраторов и хищников в пищевых сетях зоопланктонных сообществ свидетельствует об олиготрофном статусе исследуемых озёр [Деревенская, 2002 (Derevenskaya, 2002)].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования планктонной фауны озёрно-болотных экосистем Большеземельской тундры (Ненецкий АО) позволили обнаружить 51 вид планктонных беспозвоночных. Зоопланктонные сообщества представлены видами характерными для водоёмов северных широт. В трофической структуре исследуемых водоёмов преобладают первичные и вторичные фильтраторы, добывающие пищу в толще воды. По числу видов, численности и биомассе в планктоне доминировали ветвистоусые ракообразные. Доминирующий комплекс состоял из 7–9 видов. К структурообразующим видами в со-

обществах относились в основном планктонные и эвритопные формы. В видовом составе зоопланктона озёр, находящихся на разных стадиях развития, существенных различий не выявлено. Отмечено снижение количественных показателей планктона в зарастающих озёрах. По сравнению с экосистемами термокарстовых водоёмов, численность и биомасса зоопланктона в водоёмах этого типа уменьшается в 3 и 5 раз соответственно. Анализ состава и структуры зоопланктона позволяет отнести водоёмы к олиго- и мезотрофному типу.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ № 15-17-10009 «Эволюция экосистем термокарстовых озёр Большеземельской тундры в контексте климатических изменений и антропогенной нагрузки: натурные наблюдения и экспериментальное моделирование».

Авторы благодарят Д.А. Филиппова (ИБВВ РАН) за советы при обсуждении и подготовке данной работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.Р., Цалолихин С.Я. (ред.) Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. 495 с.
- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озёрных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
- Деревенская О.Ю. Трофическая структура зоопланктона озёр Среднего Поволжья // Биология внутренних вод. 2002. № 2. С. 46–50.
- Кац Н.Я. Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. М.: ОГИЗ, 1948. 320 с.
- Китаев С.П. Экологические основы биопродуктивности озёр разных природных зон. М.: Наука, 1984. 207 с.
- Кирпотин С.Н., Полищук Ю.М., Брыксина Н.А. Динамика площадей термокарстовых озёр в сплошной и прерывистой криолитозонах Западной Сибири в условиях глобального потепления // Вестник Томского гос. ун-та. Сер.: Науки о Земле. 2008. № 311. С. 185–189.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах. Зоопланктон и его продукция. Л., 1984. 33 с.
- Пьявченко Н.И. Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение. М.: Наука, 1985. 152 с.
- Callaghan T.V., Jonasson S. Arctic terrestrial ecosystems and environmental change // Philosophical Transactions of the Royal Society, London. 1995. Vol. 352. P. 259–276.

REFERENCES

- Alekseev V.R., Tsololikhin S.Ya. (eds.) 2010. Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnykh vod Evropejskoj Rossii. T. 1. Zooplankton [Identification guide to zooplankton and zoobenthos of freshwater bodies of European Russia. Vol. 1. Zooplankton]. Moskva: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK. 495 s. [In Russian]
- Andronikova I.N. 1996. Strukturno-funktsional'naya organizatsiya zooplanktona ozyornykh ekosistem raznykh troficheskikh tipov [Structurally and functional organization of zooplankton of lake ecosystems of different trophic types]. Sankt-Peterburg: Nauka. 189 s. [In Russian]
- Callaghan T.V., Jonasson S. 1995. Arctic terrestrial ecosystems and environmental change // Philosophical Transactions of the Royal Society, London. Vol. 352. P. 259–276.
- Derevenskaya O.Yu. 2002. Troficheskaya struktura zooplanktona ozyor Srednego Povolzh'ya [Trophic structure of zooplankton of the lakes of the Middle Volga region] // Biologiya vnutrennikh vod. № 2. S. 46–50. [In Russian]
- Kats N.Ya. 1948. Tipy bolot SSSR i Zapadnoj Evropy i ikh geograficheskoe raspostranenie [Types of mires of the USSR and Western Europe and their geographical distribution]. Moskva: OGIZ. 320 s. [In Russian]
- Kitaev S.P. 1984. Ekologicheskie osnovy bioproduktivnosti ozyor raznykh prirodnnykh zon [Ecological bases of bioproductivity of lakes of different natural zones]. Moskva: Nauka. 207 s. [In Russian]
- Kirpotin S.N., Polishchuk Yu.M., Bryksina N.A. 2008. Dinamika ploshhadej termokarstovykh ozyor v sploshnoj i preryvistoj kriolitozonakh Zapadnoj Sibiri v usloviyakh global'nogo potepleniya [Thermokarst lakes square dynamics of West Siberian continuous and discontinuous permafrost under impact of global warming] // Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Nauki o Zemle. № 311. S. 185–189. [In Russian]
- Metodicheskie rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoyomakh. Zooplankton i ego produktsiya [Methodical recommendations for the collection and processing

of materials in hydrobiological research on freshwater reservoir. Zooplankton and its productions]. 1984. Leningrad. 33 s. [In Russian]

Pyavchenko N.I. Torfyanye bolota, ikh prirodnoe i khozyajstvennoe znachenie [Peatlands, their natural and economic importance]. Moskva: Nauka, 1985. 152 s. [In Russian]

COMPOSITION AND STRUCTURE OF ZOOPLANKTON IN THERMOKARST LAKES OF BOLSHEZEMELSKAYA TUNDRA (NENETS AUTONOMOUS AREA, RUSSIA)

**E. I. Sobko¹, R. M. Manasypov¹, S. A. Zabelina¹,
A. V. Chupakov¹, A. A. Chupakova¹, N. V. Shorina^{1,2}**

¹*Institute of Ecological Problems of the North, N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research
Arkhangelsk, 163000, Russia, e-mail: elfisina@yandex.ru*

²*Northern (Arctic) Federal University named after M.V. Lomonosov
Arkhangelsk, 163002, Russia, e-mail: nvshorina@yandex.ru*

The paper presents the data on the species composition, taxonomic and trophic structure, and quantitative development of zooplankton in the lake-bog ecosystems of the Bolshezemelskaya tundra (Nenets Autonomous Area). The planktonic fauna included 51 species. The zooplankton community is represented by species typical of water bodies in the northern latitudes. Cladocera dominated in the plankton by the number of species, abundance and biomass. Primary filter feeders feeding in the water column dominated in the trophic structure of the reservoirs under study. No significant differences were revealed in the species composition of zooplankton in the lakes at different stages of development. A decrease in the abundance of plankton was observed in the lakes being overgrown. An analysis of the composition and structure of zooplankton enables one to classify all lakes as oligo- and mesotrophic ones.

Keywords: Bolshezemelskaya tundra, thermokarst lakes, zooplankton, species composition, trophic structure, trophic status

К ИЗУЧЕНИЮ ВОДЯНЫХ КЛЕЩЕЙ (HYDRACHNIDIA, HALACAROIDEA) БОЛОТ ПОДТАЁЖНОЙ ЗОНЫ ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

В. А. Столбов, В. В. Попова

Тюменский государственный университет

625003 г. Тюмень, ул. Володарского, д. 6, e-mail: vitusstgu@mail.ru

Изучены водяные клещи (Hydrachnidia, Halacaroidea) 8 разнотипных низинных и переходных болот подтаёжной зоны Тюменской области. Всего выявлено 23 вида из 7 семейств. Отмечено 2 вида галакарид – редкой в пресных водах группы клещей. Большая часть видов относится к весенней фауне, характерной для временных водоёмов и низинных болот. Фауна переходных сфагновых болот отличалась наибольшей специфичностью, общим с низинными травяными и осоково-сфагновыми болотами был лишь 1 вид.

Ключевые слова: водяные клещи, Hydrachnidia, Halacaridae, болота.

ВВЕДЕНИЕ

Водяные клещи населяют практически все типы пресных водоёмов, в том числе и болота [Соколов, 1940 (Sokolow, 1940)]. В болотах и болотных местообитаниях клещи могут быть достаточно многочисленны и иметь высокое видовое разнообразие. Так, в Канаде из известных в стране более 500 видов клещей около ста встречается в болотах [Smith, 1987], в евро-

пейской России также известно достаточно большое количество болотных клещей [Тузовский, 1974, 1996 (Tuzovskij, 1974, 1996); Жаворонкова, 2000 (Zhavoronkova, 2000)]. Однако на данный момент клещи болотных местообитаний изучены недостаточно. В Западной Сибири таких исследований ранее не проводилось.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в июне 2016 и мае 2017 гг. в окрестностях биостанции ТюмГУ «Озеро Кучак» (Нижнетавдинский район Тюменской области), в подзоне подтайги. Было исследовано 8 разнотипных болот, их описание и расположение указаны в таблице 1.

Всего была отобрана 21 проба, из которых извлечено и изучено 533 экземпляра водяных клещей. В низинных болотах и мочажинах для сбора проб использовали гидробиологический сачок с мешком из мельничного газа с диаметром ячеи 75 мкм. Пробы отбирали с одинаковой площади,

облавливая всю толщу воды от поверхности до дна, захватывая верхний участок грунта. В сфагновых болотах, в участках, где не было открытых окон воды, использовали метод вытаптывания мха, создавая наполняющееся водой микропонижение, в котором небольшим сачком отлавливали клещей.

Для построения дендрограмм фаунистического сходства использовали метод одиночного присоединения на основе расчёта коэффициента Жаккара в программе BIODIVERSITY PRO v.2.

Таблица 1. Характеристика исследованных болот

Table 1. Characteristics of the studied mires

№	Название Name	Координаты Coordinates	Характеристика Characteristics
1	Лебяжки Lebyazhki	57°20'56.2" с.ш., 66°05'20.5" в.д.	переходное пушицево-сфагновое болото <i>Eriophorum-Sphagnum</i> mesotrophic bog
2	Дальнее болото Far bog	57°21'38.7" с.ш., 66°00'32.8" в.д.	верховое сфагновое болото с мочажинами <i>Sphagnum</i> oligotrophic bog with hollows
3	Чертанкуль Chertankul	57°19'27.4" с.ш., 66°02'23.4" в.д.	переходное осоково-сабельниково-сфагновое болото <i>Carex-Comarum-Sphagnum</i> mesotrophic bog
4	Муксукуль Muksukul	57°21'51.5" с.ш., 66°04'51.2" в.д.	переходное тростниково-сфагновое болото <i>Phragmites-Sphagnum</i> mesotrophic bog
5	Тангач Tangach	57°21'05.5" с.ш., 66°03'03.8" в.д.	переходное осоково-сфагновое болото <i>Carex-Sphagnum</i> mesotrophic bog
6	Низинное болото у д. Ипкуль fen near Ipkul	57°20'56.2" с.ш., 66°05'20.5" в.д.	низинное осоково-сфагновое болото <i>Carex-Sphagnum</i> eutrophic bog
7	Лесное болото forest swamp	57°21'51.5" с.ш., 66°04'51.2" в.д.	низинное осоковое лесное болото Sedge forest eutrophic bog
8	Болото возле с. Торгили fen near Torgili	57°17'09.3" с.ш., 66°01'19.6" в.д.	низинное осоково-злаковое открытое болото Sedge-cereal eutrophic bog in open terrain

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в 8 исследованных болотах окрестностей озера Кучак было выявлено 23 вида водяных клещей из 7 семейств (см. таблицу 2).

По числу видов преобладали семейства Hydryphantidae (8), Pionidae (5), Arrenuridae (5). Часть экземпляров, представленных в сборах нимфами, определена только до рода, также до рода определены самки рода *Arrenurus*.

Большая часть видов гидрахнидий относилась к весенней фауне, характерной для временных водоёмов и болот. Лишь некоторые виды (*Limnesia connata*, *Piona nodata*, *Tiphys ornatus*, *Arrenurus papillator*) можно отнести к эврибионтам, хотя большая часть их известных находок относится к временным водоёмам и болотам.

Максимальное видовое разнообразие клещей отмечено в низинном осоковом болоте, расположенном на открытом участке, в переходных болотах видов было существенно меньше, зачастую – по одному виду на болото (см. таблицу 2). Переходные сфагновые болота в целом отличались бедностью видового состава водяных клещей, однако их фауна была наиболее специфичной, лишь один вид был общим с переходными болотами.

Таким образом, виды гидрахнидий, отмеченные в сфагновых болотах (*Limnesia connata*, *Arrenurus stecki*, *Tiphys scaurus*), можно считать типичными представителями полуводной фауны сфагновых болот, что отмечалось и другими исследователями в Западной Европе [Besseling, 1959; Cichocka, 1996; Wiecek et al., 2013].

Таблица 2. Таксономический состав и распределение водяных клещей по исследованным болотам

Table 2. Taxonomic composition and distribution of water mites in the studied mires

Таксон Taxon	Болота Mires							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Hydrachnidia								
Family Eylaidae								
<i>Eylais</i> sp.	–	–	–	–	–	–	+	–
Family Hydryphantidae								
<i>Hydryphantes hellichi</i> Thon, 1899	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Hydryphantes planus</i> Thon, 1899	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Hydryphantes ruber</i> (De Geer, 1778)	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Hydryphantes tenuipalpis</i> Thon, 1899	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Hydryphantes octoporus</i> Koenike, 1896	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Parathyas dirempta</i> (Koenike, 1912)	–	–	–	–	–	–	+	+
<i>Parathyas colligera</i> (Viets, 1923)	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Euthyas truncata</i> (Neuman, 1874)	–	–	–	–	–	–	–	+
Family Oxidae								
<i>Oxus nodigerus</i> Koenike, 1898	–	–	–	–	–	–	+	–
Family Limnesiidae								
<i>Limnesia connata</i> Koenike, 1895	–	–	+	–	–	–	–	+
Family Pionidae								
<i>Piona nodata</i> (Muller, 1776)	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Piona laminata</i> (Thor, 1900)	–	–	–	–	–	–	+	+
<i>Tiphys scaurus</i> (Koenike, 1892)	+	–	+	+	+	–	–	–
<i>Tiphys ornatus</i> Koch, 1836	–	–	–	–	–	–	+	+
<i>Tiphys latipes</i> (Müller, 1776)	–	–	–	–	–	–	–	+
Family Arrenuridae								
<i>Arrenurus</i> (<i>Arrenurus</i>) <i>papillator</i> (Müller, 1776)	–	–	–	–	–	+	–	+
<i>Arrenurus</i> (<i>Arrenurus</i>) sp. 1	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Arrenurus</i> (<i>Arrenurus</i>) sp. 2	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Arrenurus</i> (<i>Truncaturus</i>) <i>truncatellus</i> (Müller, 1776)	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Arrenurus</i> (<i>Truncaturus</i>) <i>stecki</i> Koenike, 1894	–	–	+	+	–	–	–	–
Halacaroidea								
Family Halacaridae								
<i>Lobohalacarus weberi</i> (Romijn et Viets, 1924)	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Porolohmannella violacea</i> (Kramer, 1879)	–	+	+	–	–	–	–	–
Всего	2	1	4	2	2	1	5	16

Обращают на себя внимание находки двух видов галакарид – редкой в пресных водоёмах группы клещей. Галакариды встречаются в морях, где многочисленны и входят в число доминирующих групп в мейобентосе. В пресных водах галакариды редки, в России известно всего несколько видов. Однако, согласно литературным данным, клещи этого древнего семейства регулярно встречаются в болотах [Bartsch, 1989]. Так, *Lobohalacarus weberi*, ранее в России известный только по одной находке с острова в Белом море [Определитель..., 1997 (Opredelitel'..., 1997)], в Европе отмечался в грунтовых водах, ручьях и болотах [Bartsch, Smit, 2006]. *Porolohmannella violacea*, наиболее широко из галакарид распространённый в России, является эврибионтным видом и встречается в разнотипных открытых водоёмах и сфагновых болотах [Определитель..., 1997

(Opredelitel'..., 1997)]. Данный вид был отмечен в достаточно большом количестве как в переходном болоте, так и в мочажинах верхового болота, где был единственным представителем водяных клещей (см. таблицу 1).

Фаунистическое сходство клещей исследованных водоёмов было низким, лишь в Чертанкуле и Муксукуле сходство достигало 50% (рис. 1). Между низинными травяными и переходными болотами общим был лишь один вид – *Limnesia connata* (рис. 1).

Таким образом, можно сделать вывод, что на состав фауны клещей большое значение оказывает сукцессионная стадия болота. В низинных болотах встречаются виды, характерные для временных водоёмов, а фауну переходных сфагновых болот можно считать наиболее специфической.

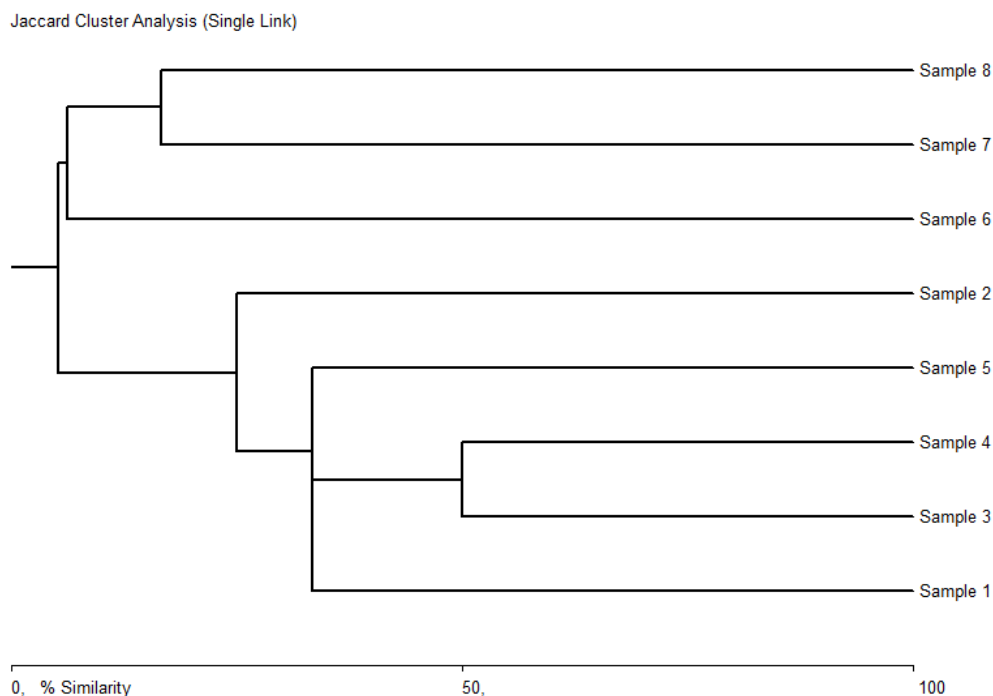


Рис. 1. Дендрограмма фаунистического сходства водяных клещей исследованных болот.

Fig. 1. Dendrogram of faunal similarity of water mites of the studied mires.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жаворонкова О.Д. Водяные клещи (Hydracarina, Acariformes) Верхне-Волжского бассейна // Каталог растений и животных водоёмов бассейна Волги. Ярославль, 2000. С. 229–240.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 3. Паукообразные и низшие насекомые. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 1997. 440 с.
- Соколов И.И. Hydracarina – водяные клещи. (Ч. 1, Hydrachnellae). Фауна СССР. Паукообразные. Т. 5, вып. 2. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 511 с.
- Тузовский П.В. Распределение водяных клещей в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища и прилегающих водоёмах // Труды ИБВВ АН СССР. 1974. Вып. 25(28). Биология и продуктивность пресноводных беспозвоночных. С. 202–229.
- Тузовский П.В. Водяные клещи Верхней Волги. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1996. 82 с.

- Bartsch I. Marine mites (Halacaroidea: Acari): a geographical and ecological survey // *Hydrobiologia*. 1989. Vol. 178. P. 21–42.
- Bartsch I., Smit H. Een checklist van de Nederlandsezeemijten (Acari: Halacaroidea) // *Nederlandse Faunistische Mededelingen*. 2006. Vol. 25. P. 25–32.
- Besseling A.J. Watermijtenuitvoedalarm water // *De Levende Natuur*. 1959. Vol. 62. P. 228–229.
- Cichocka M. Water mites (Hydracarina) of peatlands in Bagna Biebrzanskie // *Fragmenta Faunistica*. 1996. Vol. 39 (10–16). P. 207–221.
- Smith I.M. Water mites of peatlands and marshes in Canada // *Memoirs of the Entomological Society of Canada*. 1987. № 140. Aquatic insects of peatlands and marshes in Canada. P. 31–46.
- Wiecek W., Martin P., Gabka M. Distribution patterns and environmental correlates of water mites (Hydrachnidia, Acari) in peatland microhabitats // *Exp. Appl. Acarol.* 2013. Vol. 61. P. 147–160.

REFERENCES

- Bartsch I. 1989. Marine mites (Halacaroidea: Acari): a geographical and ecological survey // *Hydrobiologia*. 1989. Vol. 178. P. 21–42.
- Bartsch I., Smit H. Een checklist van de Nederlandsezeemijten (Acari: Halacaroidea) // *Nederlandse Faunistische Mededelingen*. 2006. Vol. 25. P. 25–32. [In Dutch]
- Besseling A.J. 1959. Watermijtenuitvoedalarm water // *De Levende Natuur*. Vol. 62. P. 228–229. [In Dutch]
- Cichocka M. 1996. Water mites (Hydracarina) of peatlands in Bagna Biebrzanskie // *Fragmenta Faunistica*. Vol. 39 (10–16). P. 207–221.
- Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territorij. Tom 3. Paukoobraznye i nizshie nasekomye [Key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent lands. Vol. 3: Arachnoidea and lower insects]. 1997. Sankt-Peterburg: Izd-vo ZIN RAN. 440 s. [In Russian]
- Smith I.M. 1987. Water mites of peatlands and marshes in Canada // *Memoirs of the Entomological Society of Canada*. № 140. Aquatic insects of peatlands and marshes in Canada. P. 31–46.
- Sokolow I.I. 1940. Hydracarina – vodyanye kleschi (Ch. 1, Hydrachnellae) [Hydracarina – water mites (Part 1, Hydrachnellae)] // *Fauna SSSR. Paukoobraznye*. Vol. 5, is. 2. Moskva–Leningrad: Izd-vo AN SSSR. 511 s. [In Russian]
- Tuzovskij P.V. 1974. Raspredelenie vodyanykh kleschey v zone vremennogo zatopleniya Rybinskogo vodokhranilisha i prilgayuschikh vodoyomakh [Distribution of water mites in the zone of temporary flooding of the Rybinsk Reservoir and adjoining reservoirs] // *Trudy IBVV AN SSSR*. Vol. 25(28). *Biologiya i produktivnost' presnovodnykh bespozvonochnykh*. S. 202–229. [In Russian]
- Tuzovskij P.V. 1996. Vodyanye kleschi Verkhnej Volgi [Water mites of the Upper Volga]. Togliatti: IEVB RAN. 82 s. [In Russian]
- Wiecek W., Martin P., Gabka M. 2013. Distribution patterns and environmental correlates of water mites (Hydrachnidia, Acari) in peatland microhabitats // *Exp. Appl. Acarol.* Vol. 61. P. 147–160.
- Zhavoronkova O.D. 2000. Vodyanye kleschi (Hydracarina, Acariformes) Verkhne-Volzhsogo bassejna [Water mites (Hydracarina, Acariformes) of Upper Volga basin] // *Katalog rastenij i zhivotnykh vodoyomov bassejna Volgi. Yaroslavl*. S. 229–240. [In Russian]

CONTRIBUTION TO THE FAUNA OF WATER MITES (HYDRACHNIDIA, HALACAROIDEA) IN MIRES OF SUBTAIGA ZONE OF THE TYUMEN REGION, RUSSIA

V. A. Stolbov, V. V. Popova

Tyumen State University

Tyumen, 625003, Russia, e-mail: vitusstgu@mail.ru

Water mites (Hydrachnidia, Halacaroidea) were studied in eight different-type fens and transitory bogs of the subtaiga zone of the Tyumen Region. In total, 23 species in 7 families were identified. Two species of Halacaridae, a group of mites rare in fresh waters, were recorded. Most of the species belong to the spring fauna characteristic of temporary reservoirs and fens. The fauna of mesotrophic *Sphagnum* bogs was peculiar, with only one species common with grass and sedge-*Sphagnum* fens.

Keywords: water mites, Hydrachnidia, Halacaridae, mires

ВИРИО- И БАКТЕРИОПЛАНКТОН ПЕРВИЧНЫХ ОЗЁР ШИЧЕНГСКОГО БОЛОТА (ВОЛОГОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Я. В. Стройнов, Д. А. Филиппов

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: styarr@mail.ru, philippov_d@mail.ru

Изучено обилие вирио- и бактериопланктона и роль вирусов в смертности гетеротрофных бактерий двух первичных внутриболотных озёр (Шиченгское и Полянок) Шиченгского болота (Вологодская область). Численность бактерий (до 42×10^6 кл./мл) и вирусов до (78×10^6 частиц/мл) достигали существенных значений. Озёра отличались как по численности микробиоты, так и по её активности и морфологическому составу. Большие значения численности и биомассы наблюдались в мелководном дистрофном оз. Шиченгское, несмотря на меньшую концентрацию органических веществ и биогенов в воде, в оз. Полянок были выше удельная скорость роста и заражённость бактерий. Вирусы не оказывали существенно-го прямого влияния на бактериопланктон, лизируя в среднем 5–7% бактериальной продукции.

Ключевые слова: болотные водоёмы, внутриболотные озёра, бактериопланктон, вириопланктон, болото Шиченгское, озеро Шиченгское, озеро Полянок.

ВВЕДЕНИЕ

Вирусы могут играть важную роль в функционировании различных типов водных объектов, вызывая лизис бактерий, влияя на потоки углерода и структуру микробных сообществ [Wommack, Colwell, 2000; Weinbauer, 2004; Peduzzi, Luef, 2009; Копылов, Косолапов, 2011 (Kopylov, Kosolapov, 2011)]. Болотные экосистемы, несмотря на относительно небольшую занимаемую ими площадь, играют немаловажную роль в биосфере. Они служат своеобразным «хранилищем» углерода, в силу специфического отношения первичной продукции растений к их потреблению [Preston et al., 2012]. В настоящее время микробные сообщества болот изучаются достаточно активно. Определённый интерес исследователи проявляют и к озёрам, находящимся среди болотных мас-

сивов. Особенно это касается гуминовых озёр с высокими значениями цветности [Travnik, 1989]. Однако, такой немаловажный в понимании функционирования микробной пищевой петли вопрос, как влияние вирусов на продукцию бактерий для подобных водоёмов изучен недостаточно. В последние несколько лет нами начата активная работа по изучению бактерио- и вириопланктона болотных водоёмов. Первые результаты были опубликованы [Стройнов, Филиппов, 2015, 2016 (Stroynov, Philippov, 2015, 2016); Stroynov, Philippov, 2017].

Цель настоящей работы состояла в оценке количественного развития и продукции бактериопланктона и роли вирусов в его элиминации в первичных болотных озёрах.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве модельной территории для проведения гидробиологических было выбрано Шиченгское болото – крупное болото (около 159 км²) преимущественно лимногенного происхождения, расположенное в центральной части Вологодской области, находящееся преимущественно на олиготрофной стадии развития. Общая характеристика и гидрохимический режим болота описаны нами ранее [Филиппов, 2014, 2015 (Philippov, 2014, 2015)].

Материал для настоящей работы был собран Д.А. Филипповым в полевых условиях в соответствии с описанной методикой [Филиппов и др., 2017 (Philippov et al., 2017)] в юго-западной части оз. Шиченгского (59°56'59" с.ш., 41°19'15" в.д.) в июле 2012 и 2014 гг. и на оз. Полянок (59°56'58" с.ш., 41°31'40" в.д.) – в июле 2014 г.

Озеро Шиченгское – сравнительно крупный (10.2 км²) проточный водоём в центре бо-

лотной системы. Имеет форму близкую к овалу, мелководно (средние глубины не более 1.2–2.3 м), берега низкие и заболоченные, дно ровное, донные отложения – силикатные сапропели. Заращение прибрежное, реже фрагментарное; изредка встречаются травяно-сфагновые сплавины. Преобладают кубышковые, рдестовые, рдестово-кубышковые ценозы. Водоём окружён мезоолиго- и олиготрофными болотными участками.

Озеро Полянок – малый (0.04 км²) непроточный водоём в восточной краевой части болота. Глубины нарастают постепенно от берегов к центру (до 6–7 м), дно покрыто илстыми и торфянистыми отложениями. Преобладают кубышковые и элодеево-моховые сообщества, заращение прибрежное и отчасти донное; сплавины крайне редки. Водоём окружён облесёнными евтрофными болотными участками напорного грунтового питания.

Водоёмы посещаются рыбаками-любителями, на их берегах нет поселений и промышленных предприятий. Оз. Шиченгское расположено в границах регионального комплексного заказника «Шиченгский».

Гидрохимический анализ проб выполнен на договорной основе в Аккредитованной ис-

пытательной лаборатории ФГБУ ГЦАС «Вологодский» (аттестат аккредитации № РОСС RU.0001.21ПЧ08). Анализ хлорофилла “a” проведён в лабораторных условиях Е.С. Гусевым (ИБВВ РАН). Озёра имеют нейтральные или почти нейтральные, маломинерализованные, мезополи- или полигумозные воды (табл. 1).

Таблица 1. Физико-химическая характеристика вод внутриболотных озёр Шиченгского болота

Table 1. Physico-chemical characteristics of the waters of the intramire lakes of Shichenskoe mire

Параметры Parameter	оз. Шиченгское Lake Shichenskoe	оз. Шиченгское Lake Shichenskoe	оз. Полянок Lake Polyanok
Год отбора проб	2012	2014	2014
Температура, °C	24	23	26
Цветность, градусы	119	110.4	63.4
Минерализация, мг/л	127.5	120.4	122.9
pH	7.1	6.5	7.2
Перманганатная окисляемость, мгО/л	22.6	22.4	40.0
Карбонаты, мг/л	<6.1	24.0	60.0
Хлорофилл-a, мкг/л	21.0	13.5	0.4
<i>Содержание ионов, мг/л:</i>			
Марганец	0.04	0.03	<0.01
Железо общее	0.3	0.3	0.1
Нитрат-ион	0.4	0.13	2.6
Нитрит-ион	0.25	0.05	0.035
Фосфаты	0.18	<0.05	<0.05
Хлориды	<10.0	5.3	14.2
Сульфаты	16.7	13.2	<10.0

Камеральная обработка проб выполнена Я.В. Стройновым. Общую численность и средний объём гетеротрофных бактерий, а также количество вирус-подобных частиц определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием красителя. Для определения частоты отчетливо видимых инфицированных вирусами гетеротрофных бактерий (FVIC – Frequency of visibly infected cells, % от общего количества бактерий) и среднего количества зрелых фагов в инфицированных бактериях

(BS – Burst size, ч./кл.) использовали метод просвечивающей электронной микроскопии. Подробнее методики были описаны нами ранее [Стройнов, Филиппов, 2016 (Stroynov, Philippov, 2016); Stroynov, Philippov, 2017].

Статистический анализ данных проводили с использованием программы “Statistica 6.0”. При установлении корреляционных зависимостей между параметрами использовали ранговый коэффициент корреляции Спирмена для уровня значимости 0.05.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В Шиченгском озере общая численность бактерий ($Me=8.6 \times 10^6$ кл./мл, $CV=19\%$) и биомасса (209 мгС/м^3) достигала величин, обычно регистрируемых в политрофных водоёмах [Оксинок и др., 1993 (Oksiyuk et al., 1993); Auer et al., 2004]. По сравнению с 2012 г. численность бактерий была ниже, что вполне можно объяснить изменением концентрации биогенов и первичной продукции фитопланктона (табл. 2). Косвенно об этом свидетельствует и уменьшение среднего объёма бактериальных клеток. Удельная скорость роста и продукция бактерий достигали высоких значений ($\mu_{\text{макс}}=0.101 \text{ час}^{-1}$, $R_{\text{вмакс}}=19.6 \times 10^6 \text{ кл./мл} \times \text{сут}$ или $649 \text{ мгС/м}^3 \times \text{сут}$) и характеризовались большим разбросом значений ($CV=100\text{--}109\%$) (табл. 2).

Большую часть численности бактериопланктона (66.2%) составляли небольшие одиночные клетки (кокки, коккобациллы, маленькие палочки и извитые формы). Крупные палочки (1.1%), микроколонии (3%) и нити (0.7%) составляли лишь небольшую долю бактериопланктона, а бактерии, ассоциированные с детритными частицами (29.1%) вносили существенный вклад в общую численность. Вклад одиночных бактерий в суммарную биомассу был не столь велик (49.8%) как в численность, доля крупных палочек (4.8%), микроколоний (4.7%) и нитей (7.5%) был выше. Несколько больший вклад в биомассу, нежели в численность вносили и ассоциированные с детритом бактерии (33.2%).

Таблица 2. Общая численность (N_B), биомасса (B) и средние объёмы бактериальных клеток (V); удельная скорость роста (μ) и продукция бактерий (P_B); общая численность вирусов (N_V), соотношение количества вирусов и бактерий (VBR), частота контактов бактерий с бактериофагами (VBR); процент видимых инфицированных клеток ($FVIC$), процент инфицированных клеток (FIC), вирус-индуцированная смертность бактериопланктона (VMB), поступление органических веществ в воду в результате лизиса вирусами бактерий (DOC)

Table 2. Total bacterial abundance (N_B), biomass (B) and average volume of cells (V); specific growth rate (μ) and production of bacteria (P_B); Virus-like particles abundance (N_V), virus to bacteria ratio (VBR), specific contact rate between viruses and bacteria (VBR); frequency of visible infected cells ($FVIC$), frequency of infected cells (FIC), bacterial mortality from viral lysis (VMB), flow of dissolved organic carbon from viral lysis of bacteria (DOC)

Параметр Parameter	оз. Шиченгское Lake Shichengskoe	оз. Шиченгское Lake Shichengskoe	оз. Полянок Lake Polyanok
Год отбора проб	2012	2014	2014
N_B , 10^6 кл./мл	<u>10.2</u> 9.2–42.4	<u>8.6</u> 7.8–11.7	<u>3.2</u> 3.0–3.9
V , $\mu\text{м}^3$	<u>0.165</u> 0.162–0.197	<u>0.094</u> 0.083–0.153	<u>0.093</u> 0.072–0.133
B , мгС	<u>322</u> 297–1597	<u>209</u> 176–269	<u>72</u> 58–106
μ , час ⁻¹	–	<u>0.0176</u> 0.017–0.101	<u>0.0269</u> 0.021–0.037
P_B 10^6 кл./мл	–	<u>4.24</u> 3.34–19.63	<u>2.29</u> 1.52–2.75
P_B , мг С/м ³ *сут	–	<u>86</u> 73–649	<u>53</u> 34–61
N_V , 10^6 ч/мл	<u>11.5</u> 6.1–39.6	<u>73.0</u> 62.3–119.6	<u>66.0</u> 59.1–78.3
VBR	<u>1.0</u> 0.1–4.3	<u>8.4</u> 5.6–14.7	<u>20.4</u> 15.7–26.4
R , контактов/кл*сут	<u>977</u> 418–1302	<u>2092</u> 1429–3294	<u>661</u> 612–848
$FVIC$, %	<u>0.7</u> 0.5–1.1	<u>0.7</u> 0.1–1.0	<u>0.9</u> 0.7–2.0
FIC , %	<u>5.1</u> 3.5–7.4	<u>4.6</u> 0.7–6.9	<u>6.3</u> 4.6–13.3
VMB , %	<u>5.6</u> 3.7–8.4	<u>5.1</u> 0.7–7.8	<u>7.1</u> 5.1–17.1
DOC , мг С/м ³ *сут	–	<u>4.1</u> 2.4–5.2	<u>2.6</u> 1.9–9.0

Примечание. Над чертой указаны медианные значения, под чертой минимальное и максимальное значения.

Численность и биомасса бактерий в олиготрофном озере Полянок были существенно ниже (3.2×10^7 кл./мл и 72 мгС/м^3 соответственно) и примерно соответствовали уровню евтрофных вод [Оксиук и др., 1993 (Oksiyuk et al., 1993); Auer et al., 2004]. Удельная скорость роста бактерий была, в среднем выше (медиана составляла 0.0269 ч^{-1} по сравнению с 0.0176 ч^{-1}) чем в оз. Шиченгское, при этом изменчивость данного параметра была ниже ($CV=25\%$). Несмотря на большие значения удельной скорости роста, продукция бактериопланктона в оз. Полянок ($ME_{PB}=2.29 \times 10^6$ кл./мл*сут или $54 \text{ мгС/м}^3 \times \text{сут}$) оказалась ниже, чем в оз. Шиченгское (из-за меньшей численности).

В общем количестве бактериопланктона преобладали небольшие одиночные клетки (89.3%), 6.2% приходилось на крупные палочки, 3% на нити и всего 1.3% на бактерии ассо-

циированные с детритом, микроколонии практически отсутствовали (0.2%). Доли разных групп в суммарной биомассе существенно отличались от соотношений, наблюдавшихся в общей численности: наибольшую (хотя и не столь значительную) часть составляли небольшие одиночные бактерии (53.2%), значительный вклад вносили крупные палочки (26%) и нити (19.2%), агрегированные бактерии не играли существенной роли (их суммарный вклад в биомассу составлял 1.6%).

Интересно отметить, что, несмотря на более высокое содержание органических веществ и нитратов в оз. Полянок, численность, биомасса и продукция бактерий в нём была ниже. Одной из причин подобного несоответствия может служить то, что в оз. Шиченгском возможно поступление бактерий из мощного слоя сапропели (благодаря небольшой глуби-

не), а концентрация хлорофилла “а”, и, как следствие, первичная продукция автотрофов в нём была более чем на порядок выше. Другой вероятной причиной может служить разница в структуре сообществ потребителей бактериальной продукции и эффект так называемых «трофических каскадов», однако проверка этого предположения требует более глубокого анализа и дополнительных исследований. Не стоит игнорировать и возможность того, что в оз. Шиченгское концентрация органических веществ и биогенов может быть снижена как раз в результате активного потребления, как автофототрофными организмами (нитраты, фосфаты), так и бактериальным сообществом (растворённое органическое вещество, включая биогены). Данные результаты неплохо согласуются с результатами работ Травника [Travnik, 1989] который показал, что численность бактериопланктона в гуминовых озёрах может превышать таковую в чистых озёрах со сравнимым уровнем трофности.

В оз. Шиченгском, количество свободных вирусов было существенно выше в 2014 г. чем в 2012 г. (медианы равнялись 73×10^6 и 10.1×10^6 ч/мл соответственно), при этом отношение количества вирусов к общей численности бактерий составляло 8.4 (по сравнению с 1.0 в 2012 г.). Значение VBR находилось ближе к верхним пределам значений наблюдаемых в водоёмах (обычно значения VBR находятся в пределах от 3 до 10 [Weinbauer, 2004]). Несмотря на обилие вирусов, и высокие значения VBR, доля инфицированных бактериальных клеток в общей численности была невелика (ME=4.6%, CV=65%). Выход фагов при лизисе бактерий (ME=18, CV=49%) так же не достигал высоких значений. Уровень инфекции бактериопланктона вирусами в 2012 г. был несколько выше (ME=5.1%).

В оз. Полянок общая численность вириопланктона была высокой (табл. 2), разброс значений был необычайно мал для данного показателя (ME= 66×10^6 ч/мл, CV=13%). Хотя количество вирусов в оз. Полянок было меньше чем в Шиченгском, значения VBR были очень высоким (ME=20.4, CV=23%). Уровень инфекции

был так же выше (ME=7.1%, CV=51%). Следует заметить, что вследствие больших значений бактериальной продукции, количество органических веществ, поступающих в воду в результате вирусного лизиса, было больше в Шиченгском озере ($4.1 \text{ мгС/м}^3 \times \text{сут}$ в оз. Шиченгское и $2.6 \text{ мгС/м}^3 \times \text{сут}$ в оз. Полянок) (табл. 2).

Заражённость бактерий вирусами, и, как следствие гибель бактерий в результате лизиса вириопланктоном, оказались для обоих озёр в нижних пределах, обычно регистрируемых в озёрах. В оз. Шиченгское не наблюдалось существенных различий между годами. В оз. Полянок процент заражённых клеток бактерий был несколько выше, чем в Шиченгском, что может быть вызвано более высокой удельной скоростью роста бактериопланктона (табл. 2). Это предположения подтверждают данные из литературных источников о том, что заражённость бактериопланктона в большей степени может зависеть от метаболической активности бактериопланктона, нежели от общей численности бактерий и вирусов и их соотношения [Weinbauer, 2004; Seege, 2005].

Сравнение бактериопланктона первичных болотных озёр с другими типами водоёмов Шиченгского болота [Stroynov, Philippov, 2017] показало, что между первичными и вторичными водными объектами наблюдаются определённые различия. В июле 2012 г. оз. Шиченгское занимало промежуточное положение между мочажинной с одной стороны, топью и ручьём с другой. Уровень инфекции в нём был сопоставим с наблюдавшимися в топи и мочажине. Однако, как показали дальнейшие исследования, подобная картина 2013–2014 гг. не наблюдалась. Если численность в оз. Шиченгском ещё можно сопоставить с наблюдавшимися в ручье ($4.1\text{--}29.5 \times 10^6$ кл./мл) и топи ($5.2\text{--}18.1 \times 10^6$ кл./мл), то биомасса была уже существенно ниже [Стройнов, Филиппов, неопубл.]. Следует заметить, что такого относительно высокого уровня инфекции, как в 2012 г., в топи и мочажине больше не отмечалось. Во всех внутриболотных водных объектах, кроме озёр, процент инфицированных клеток нередко был ниже пределов разрешения метода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Настоящие исследования позволили получить материалы, касающиеся микробиологического блока одного из типов болотных водоёмов, его количественной оценке в структуре и функционировании экосистемы. Во внутриболотных озёрах Шиченгского болота наблюдалось существенное количественное развитие вирио- и бактериопланктона, при этом общая численность была выше в оз. Шиченгское, не-

смотря на то, что концентрация органических веществ и биогенов в оз. Полянок была выше. В последнем наблюдалась более высокие удельная скорость роста бактерий и процент заражённых клеток бактерий. Общий уровень заражённости бактерий вирусами был не велик, и поступление в воду органических веществ посредством вирусного лизиса не превышало 2–3% от суточной бактериальной продукции.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 14-04-32258 мол_а). Авторы признательны Е.С. Гусеву (ИБВВ РАН) за анализ хлорофилла “а” и В.А. Филиппову за помощь в полевых работах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Микробная «петля» в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистем. Ижевск: КнигоГрад, 2011. 332 с.
- Оксиюк О.П., Жукинский В.Н., Брагинский Л.П. и др. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журн. 1993. Т. 28, № 4. С. 62–76.
- Стройнов Я.В., Филиппов Д.А. Бактерио- и вириопланктон внутриболотных водных объектов верхового болота // Материалы Всерос. молодежной гидробиол. конф. «Перспективы и проблемы современной гидробиологии». Борок, 2016. С. 52–53.
- Стройнов Я.В., Филиппов Д.А. Вириопланктон верхового болота Шиченгское (Вологодская область) // Шестая междунар. Верещагинская Байкальская конф. 4-й Байкальский Микробиол. Симп. с междунар. участием «Микроорганизмы и вирусы в водных экосистемах». 7–12 сентября, 2015. Тез. докл. и стенд. сообщ. Иркутск: Изд-во «Аспринт», 2015. С. 313–314.
- Филиппов Д.А. Гидрохимическая характеристика внутриболотных водоёмов (на примере Шиченгского верхового болота, Вологодская область) // Вода: химия и экология. 2014. № 7(73). С. 10–17.
- Филиппов Д.А. Флора Шиченгского водно-болотного угодья (Вологодская область) // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2015. Т. 9, № 4. С. 86–117.
- Филиппов Д.А., Прокин А.А., Пржиборо А.А. Методы и методики гидробиологического исследования болот: учебное пособие. Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та, 2017. 207 с.
- Auer B., Elzer U., Arndt H. Comparison of pelagic food webs in lakes along a trophic gradient and with seasonal aspects: influence of resource and predation // Journal of Plankton Research. 2004. Vol. 26, Is. 6. P. 697–709. DOI: 10.1093/plankt/fbh058
- Bodelier P.L.E., Dedysh S.N. Microbiology of wetlands // Front. Microbio. 2013. Vol. 4. Art. 79. P. 1–4. DOI: 10.3389/fmicb.2013.00079
- Jackson C.R., Churchill P.F., Roden E.E. Successional changes in bacterial assemblage structure during epilithic biofilm development // Ecology. 2001. Vol. 82, Is. 2. P. 555–566. DOI: 10.1890/0012-9658(2001)082[0555:SCIBAS]2.0.CO;2
- Jackson E.F., Jackson C.R. Viruses in wetland ecosystems // Freshwater Biology. 2008. Vol. 53, Is. 6. P. 1214–1227. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2007.01929.x
- Lamers L.P.M., Van Diggelen J.M.H., Op Den Camp H.J.M., Visser E.J.W., Lucassen E.C.H.E.T., Vile M.A., Jetsen M.S.M., Smolders A.J.P., Roelofs J.G.M. Microbial transformations of nitrogen, sulfur, and iron dictate vegetation composition in wetlands: a review // Front. Microbio. 2012. Vol. 3. Art. 156. P. 1–12. DOI: 10.3389/fmicb.2012.00156
- Peduzzi P., Luef B. Viruses // Encyclopedia of Inland Waters. Oxford: Elsevier Inc., 2009. Vol. 3. P. 279–294.
- Preston M.D., Smemo K.A., McLaughlin J.W., Basiliko N. Peatland microbial communities and decomposition processes in the James Bay lowlands, Canada // Front. Microbio. 2012. Vol. 3. Art. 70. P. 1–15. DOI: 10.3389/fmicb.2012.00070
- Sigee D.C. Freshwater microbiology: biodiversity and dynamics interactions of microorganisms in the freshwater environment. Chichester: John Wiley and Sons Ltd., 2005. 19+524 p.
- Stroynov Ya.V., Philippov D.A. Bacterio- and virioplankton in water bodies of a raised bog (Vologda oblast, Russia) // Inland Water Biology. 2017. Vol. 10, № 1. P. 37–43. DOI: 10.1134/S1995082917010175
- Travnik L.J. Bacterioplankton growth, grazing mortality and quantitative relationships to primary production in a humic and a clearwater lake // Journal of plankton research. 1989. Vol. 11, № 5. P. 985–1000.
- Weinbauer M.G. Ecology of prokaryotic viruses // FEMS Microbiol. Rev. 2004. Vol. 28. P. 127–181. DOI: 10.1016/j.femsre.2003.08.001
- Wommack K.E., Colwell R.R. Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems // Microb. Mol. Biol. Rev. 2000. Vol. 64, № 1. P. 69–114. DOI: 10.1128/MMBR.64.1.69-114.2000

REFERENCES

- Auer B., Elzer U., Arndt H. 2004. Comparison of pelagic food webs in lakes along a trophic gradient and with seasonal aspects: influence of resource and predation // Journal of Plankton Research. Vol. 26, Is. 6. P. 697–709. DOI: 10.1093/plankt/fbh058
- Bodelier P.L.E., Dedysh S.N. 2013. Microbiology of wetlands // Front. Microbio. Vol. 4. Art. 79. P. 1–4. DOI: 10.3389/fmicb.2013.00079
- Jackson C.R., Churchill P.F., Roden E.E. 2001. Successional changes in bacterial assemblage structure during epilithic biofilm development // Ecology. Vol. 82, Is. 2. P. 555–566. DOI: 10.1890/0012-9658(2001)082[0555:SCIBAS]2.0.CO;2
- Jackson E.F., Jackson C.R. 2008. Viruses in wetland ecosystems // Freshwater Biology. Vol. 53, Is. 6. P. 1214–1227. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2007.01929.x
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B. 2011. Mikrobnaya «petlya» v planktonnykh soobshchestvakh morskikh i presnovodnykh

- ekosistem [Microbial “loop” in plankton communities in marine and freshwater ecosystems]. Izhevsk: KnigoGrad. 332 s. [In Russian]
- Lamers L.P.M., Van Diggelen J.M.H., Op Den Camp H.J.M., Visser E.J.W., Lucassen E.C.H.E.T., Vile M.A. Jetsen M.S.M., Smolders A.J.P., Roelofs J.G.M. Microbial transformations of nitrogen, sulfur, and iron dictate vegetation composition in wetlands: a review // *Front. Microbio.* 2012. Vol. 3. Art. 156. P. 1–12. DOI: 10.3389/fmicb.2012.00156
- Oksiyuk O.P., Zhukinskiy V.N., Braginskiy L.P. et al. 1993. Kompleksnaya ekologicheskaya klassifikatsiya kachestva poverkhnostnykh vod sushi [Complex ecological classification of surface water quality] // *Gidrobiologicheskij zhurnal*. Vol. 28, № 4. S. 62–76. [In Russian]
- Peduzzi P., Luef B. 2009. Viruses // *Encyclopedia of Inland Waters*. Oxford: Elsevier Inc. Vol. 3. P. 279–294.
- Philippov D.A. 2014. Gidrokhimicheskaya kharakteristika vnutribolotnykh vodoyomov (na primere Shichenskogo verkhovogo bolota, Vologodskaya oblast') [Hydrochemical characteristics of mire water tracks (by the example of Shichenskoe raised bog, Vologda Region)] // *Voda: khimiya i ekologiya*. № 7(73). S. 10–17. [In Russian]
- Philippov D.A. 2015. Flora Shichenskogo vodno-bolotnogo ugod'ya (Vologodskaya oblast') [Flora of wetland “Shichenskoe” (Vologda Region, Russia)] // *Fitoraznoobrazie Vostochnoj Evropy*. Vol. 9, № 4. S. 86–117. [In Russian]
- Philippov D.A., Prokin A.A., Przhiboro A.A. 2017. Metody i metodiki gidrobiologicheskogo issledovaniya bolot: uchebnoe posobie. [Methods and methodology of hydrobiological study of mires: tutorial]. Tyumen': Izd-vo Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. 207 s. [In Russian]
- Preston M.D., Smemo K.A., McLaughlin J.W., Basiliko N. 2012. Peatland microbial communities and decomposition processes in the James Bay lowlands, Canada // *Front. Microbio.* Vol. 3. Art. 70. P. 1–15. DOI: 10.3389/fmicb.2012.00070
- Sigee D.C. 2005. Freshwater microbiology: biodiversity and dynamics interactions of microorganisms in the freshwater environment. Chichester: John Wiley and Sons Ltd. 19+524 p.
- Stroynov Ya.V., Philippov D.A. 2015. Virioplankton verkhovogo bolota Shichenskoe (Vologodskaya oblast') [Virioplankton of raised bog Shichenskoe (Vologda Region)] // *Shestaya mezhdunarodnaya Vereshchaginskaya Baykal'skaya konf. 4-j Baykal'skij Mikrobiologicheskij Simpozium s mezhdunarodnym uchastiyem «Mikroorganizmy i virusy v vodnykh ekosistemakh»*. 7–12 sentyabrya, 2015. Tezisy dokladov i stendovye soobscheniya. Irkutsk: Izd-vo “Asprint”. S. 313–314. [In Russian]
- Stroynov Ya.V., Philippov D.A. 2016. Bakterio- i virioplankton vnutribolotnykh vodnykh ob'yektov verkhovogo bolota [Bacterio- and virioplankton of the inter-mire waterbodies of the raised bog] // *Materialy Vserossiyskoy molodyozhnoj gidrobiologicheskoy konf. «Perspektivy i problemy sovremennoj gidrobiologii»*. Borok. S. 52–53. [In Russian]
- Stroynov Ya.V., Philippov D.A. 2017. Bakterio- and virioplankton in water bodies of a raised bog (Vologda oblast, Russia) // *Inland Water Biology*. Vol. 10, № 1. P. 37–43. DOI: 10.1134/S1995082917010175
- Travnik L.J. 1989. Bacterioplankton growth, grazing mortality and quantitative relationships to primary production in a humic and a clearwater lake // *Journal of plankton research*. Vol. 11, № 5. P. 985–1000.
- Weinbauer M.G. 2004. Ecology of prokaryotic viruses // *FEMS Microbiol. Rev.* Vol. 28. P. 127–181. DOI: 10.1016/j.femsre.2003.08.001
- Wommack K.E., Colwell R.R. 2000. Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems // *Microb. Mol. Biol. Rev.* Vol. 64, № 1. P. 69–114. DOI: 10.1128/MMBR.64.1.69-114.2000

VIRIO- AND BACTERIOPLANKTON IN PRIMARY LAKES OF THE SHICHENSKOE MIRE (VOLOGDA REGION, RUSSIA)

Ya. V. Stroynov, D. A. Philippov

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences
Borok, 152742, Russia, e-mail: styarr@mail.ru, philippov_d@mail.ru*

The abundance of virio- and bacterioplankton and the role of viruses in the mortality of heterotrophic bacteria have been studied in two primary intramire lakes of the Shichenskoe mire (Vologda Region). The numbers of bacteria (up to 42×10^6 cells/ml) and virus-like particles (up to 78×10^6 particles/ml) reached significant values. The lakes differed both in the abundance of microbiota and in bacterial specific growth rate and morphological composition. Abundance and biomass of bacteria were greater in the dystrophic lake Shichenskoe, despite the lower concentration of organic substances and nutrients in water. A higher specific growth rate and frequency of infected cells was observed in Lake Polyank. Viruses did not have a significant direct effect on the bacterioplankton, lysing an average of 5–7% of bacterial production.

Keywords: mire water bodies, intramire lakes, bacterioplankton, virioplankton, Shichenskoe mire, Lake Shichenskoe, Lake Polyank

К ФАУНЕ ЛОЖНОСКОРПИОНОВ (ARACHNIDA: PSEUDOSCORPIONES) СФАГНОВЫХ БОЛОТ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ И ЮГА ЧИЛИ

И. С. Турбанов^{1,2}, В. Б. Колесников³, А. А. Пржиборо⁴

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: turba13@mail.ru

²Череповецкий государственный университет

162600 г. Череповец, Вологодская обл., ул. Луначарского, д. 5

³Воронежский государственный педагогический университет
394043 г. Воронеж, ул. Ленина, д. 86, e-mail: jukotan@yandex.ru

⁴Зоологический институт РАН

199034 г. Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1, e-mail: dipteran@mail.ru

По результатам изучения двух биотопов сфагновых болот Северо-Запада России нами обнаружен единственный вид ложноскорпионов – *Microbisium brevifemorum*, который был найден на всех трёх болотах в пределах биотопа с доминированием *Sphagnum magellanicum*; в северной части ареала *M. brevifemorum* можно рассматривать как преимущественно болотный вид (тирфофил-бриобионт). *Mirobisium chilense* найден в аналогичном биотопе сфагнового болота на архипелаге Огненная Земля (Чили). Анализ литературных данных позволяет указать в качестве обитателей травяно-кустарничкового и мохового ярусов сфагновых болот шесть видов ложноскорпионов с разной экологической приуроченностью – *M. brevifemorum*, *M. brunneum*, *M. parvulum*, *Neobisium* (N.) *carcinoides*, *N. (N.) fuscimanum* и *Lamprochernes nodosus*. Также рассмотрены дендрофильные ложноскорпионы, отмеченные в пределах сфагновых болот (*Chelififer cancroides*, *Chernes cimicoides*, *Dactylochelififer latreillii*, *Dendrochernes cyrneus*).

Ключевые слова: Pseudoscorpiones, *Microbisium*, *Mirobisium*, *Sphagnum*, болото, тирфофил, Северо-Запад России, Патагония.

ВВЕДЕНИЕ

Ложноскорпионы (Arachnida: Pseudoscorpiones) – паукообразные небольших размеров (в среднем 2–3 мм, в редких случаях – до 12 мм). Они довольно широко распространены в природе, но малозаметны, так как живут скрытно, во мхах и подстилке, под камнями и отставшей корой, в норах и гнездах позвоночных животных, в муравейниках, пещерах и даже в жилище человека [Ланге, 1984 (Lange, 1984)]. Это всесветно распространённый отряд, обитающий на всех континентах, за исключением Антарктиды. В настоящее время известно более 3500 видов ложноскорпионов [Harvey, 2013], объединённых в 446 родов из 26 семейств. Мировая фауна ложноскорпионов изучена крайне неравномерно; в фауне России известно более 40 видов [Harvey, 2013], но, к сожалению, у нас исследования этой группы всегда носили выборочный и эпизодический характер, так что заведомо не могут отображать истинного её разнообразия.

В последние десятилетия у нас в стране почти не проводятся исследования этой груп-

пы, хотя недавно появились публикации, посвященные пещерным (троглобионтным) ложноскорпионам Крыма и Кавказа [Турбанов, Колесников, 2015 (Turbanov, Kolesnikov, 2015); Turbanov et al., 2016; Kolesnikov, Turbanov, in press]. Однако, значительная часть России, с её разнообразными природными зонами и биотопами, практически не охвачена фаунистическими исследованиями ложноскорпионов, в том числе это касается и болотных экосистем. В литературе посвящённой исследованию биоразнообразия и экологии болотных экосистем России и стран бывшего СССР, нам удалось найти лишь несколько упоминаний ложноскорпионов (см. таблицу).

Цель настоящего исследования заключается в предварительной оценке фауны и экологической приуроченности ложноскорпионов в сфагновых болотах Северо-Запада России и юга Чили, на основе собственных сборов, доступных нам коллекционных материалов и литературных данных.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящей публикации послужили сборы авторов, выполненные в 2015 и 2017 гг. на следующих верховых сфагновых болотах: 1) Сестрорецкое болото на территории одноимённого заказника (г. Санкт-Петербург; 60.12611° с.ш., 30.03530° в.д.); 2) болото в 5 км к западу от мыса Картеш и Беломорской биоло-

гической станции Зоологического института РАН (Республика Карелия, Лоухский район; 66.34193° с.ш., 33.54503° в.д.); 3) Обуховское болото в окрестностях д. Обухово (Ярославская область, Некоузский район; 58.14648° с.ш., 38.18897° в.д.). В качестве сравнительного материала использованы авторские сборы со

сфагнового болота архипелага Огненная Земля в 2017 г. (Чили, Южная Америка; 54.49162° ю.ш., 68.89957° з.д.). Изученные болота Северо-Запада России относятся к облесённым равнинным (болото в Карелии – мезоолиготрофное, Сестрорецкое и Обуховские болота – олиготрофные); болото на Огненной Земле – необлесённое предгорное мезоолиготрофное.

При сборах на болотах Карелии, Санкт-Петербурга и Чили использована следующая методика [Филиппов и др., 2017 (Philippov et al., 2017)]. Изучались только биотопы с доминированием мхов *Sphagnum magellanicum* Brid. (вид, характерный для относительно сухих участков) и *S. cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm. (ярко выраженный гигрофил, достигающий высокого обилия по берегам болотных луж и озёрков), хорошо представленные в пределах каждого из трёх болот. В каждом биотопе в начале вегетационного сезона взяты две серии из 5 количественных проб сфагнового субстрата площадью 0.05 м², до глубины 20–25 см; они разобраны с

использованием промывки на ситах и последующей флотации в крепком растворе NaCl. Полевые работы проводились на болотах Северо-Запада России в начале лета и осенью, а на болотах Патагонии – в октябре-ноябре 2015 г. и в марте 2017 г.

Сборы на Обуховском болоте выполнялись по следующей методике: в биотопах с доминированием *S. magellanicum* и *S. fuscum* (Schimp.) H. Klinggr. в начале лета 2017 г. было отобрано 3 пробы объёмом до 10 см³ на глубину субстрата до 30–35 см, после чего они выдерживались в фототермозекторе на протяжении 14 дней.

В настоящий момент весь материал сохраняется в коллекции авторов; в дальнейшем он будет депонирован в Зоологический музей МГУ (Москва) и Зоологический институт РАН (Санкт-Петербург).

Кроме того, обработана коллекция ложноскорпионов Зоологического института РАН (Санкт-Петербург) (далее, ЗИН РАН).

Опубликованные указания ложноскорпионов из болотных биотопов с территории России и других стран бывшего СССР

Published records of Pseudoscorpiones from mire habitats in Russia and other countries of the former Soviet Union

Автор, год Author, year	Регион Region	Типы болот, биотопы Types of bogs, habitats	Определения Identifications	Данные по численности Data on the number	Прочие замечания Other remarks
Peus, 1932	Калининградская область	Верховое болото Целау	<i>M. brevifemuratum</i> , <i>N. (N.) carcinoides</i> [как <i>N. (N.) muscorum</i>], <i>D. latreilli</i>	<i>M. brevifemuratum</i> многочислен	<i>M. brevifemuratum</i> , <i>N. (N.) carcinoides</i> – во мхах; <i>D. latreilli</i> – под корой болотных форм сосен
Хаберман, 1956	Эстония (4 района)	Низинные болота	Нет	0.1–0.6 экз./м ²	–
Krogerus, 1960	Ленинградская область (Карельский Перешеек)	Верховое болото с Ericaceae (Reisemoore), осоково-пушицевое болото (Weissmoor), лесное болото (Bruchmoore)	<i>M. brevifemuratum</i>	Везде встречается не единично, но малочислен	Для осоково-пушицевого болота указан как характерный вид (Charakterarten)
Schawaller, 1985	Мурманская область (остров Ряжков в Кандакшском заливе Белого моря) Красноярский край (окрестности пос. Мирный)	Сфагновые болота	<i>M. brevifemuratum</i>	Нет	–
Узенбаев, 1987	Республика Карелия (Пряжинский район)	Верховое болото	Нет	Нет	–
Spuņģis, 2008	Латвия	Верховые болота, различные биотопы	Нет	100 экз./м ²	–

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Во всех обследованных болотах Северо-Запада обнаружен единственный вид ложно-скорпиона – *Microbisium brevifemorum* (Ellingsen, 1903) (Neobisioidea: Neobisiidae) (рис. 1), встреченный нами на всех трёх участках биотопа *Sphagnum magellanicum*, но отсутствующий в сборах с биотопа *S. cuspidatum*. Изученный материал: 6 экз., Карелия, 5 км от мыса Картеш, биотоп *S. magellanicum*, 21.06.2015, А.А. Пржиборо leg.; 5 экз., Санкт-Петербург, Сестрорецкое болото, биотоп *S. magellanicum*, 28.06.2015, А.А. Пржиборо leg.; 1 экз., там же, 12.12.2015, А.А. Пржиборо leg.; 2 экз., Ярославская область, Обуховское болото, биотоп *S. magellanicum* и *S. fuscum*, 04.06.2017, И.С. Турбанов, Д.А. Филиппов leg.



Рис. 1. *Microbisium brevifemorum* (Ellingsen, 1903). Партеногенетическая самка. Обуховское болото (Ярославская область). Фото: Д.Д. Павлов.

Fig. 1. *Microbisium brevifemorum* (Ellingsen, 1903). Parthenogenetic female. Obukhovskoe bog (Yaroslavl Region). Photo: D.D. Pavlov.

Ландшафты, в которых нами собран этот вид, показаны на рис. 2–4.

Обнаруженный нами в сфагновых биотопах *M. brevifemorum* – широко распространённый вид, отмеченный в ряде стран Европы, а также в России, Азербайджане, Пакистане, Непале и Китае [Harvey, 2003]. Анализ литературных данных показывает, что в большинстве случаев находки этого вида в Германии [Harnisch, 1925; Peus, 1932; Popp, 1965; Droglá, Lipold, 2004; Barndt, 2014], Чехии [Christophoryová et al., 2011], Австрии [Popp, 1965; Rief, 2015], Великобритании [Legg, 2003], Финляндии [Krogerus, 1960], Швеции и Швейцарии [Beier, 1963] связаны со сфагновыми болотами. Для России *M. brevifemorum* приводится для сфагновых болот Калининградской [Peus, 1932] и Ленинградской [Krogerus, 1960] областей, окрестностей пос. Мирный (Красноярский край) и для острова Рязков в Канда-лакшском заливе (Мурманская область) [Schawaller, 1985] (см. таблицу).



Рис. 2. Болото в окрестностях мыса Картеш (Северная Карелия), биотоп *Sphagnum magellanicum*. Фото: А.А. Пржиборо.

Fig. 2. Bog in environs of Cape Kartesh (Northern Karelia, NW Russia), *Sphagnum magellanicum* habitat. Photo: A.A. Przhiboro.



Рис. 3. Сестрорецкое болото (Санкт-Петербург); на переднем плане – биотоп *Sphagnum magellanicum*. Фото: А.А. Пржиборо.

Fig. 3. Sestroretskoe bog (St Petersburg, Russia); in the foreground, *Sphagnum magellanicum* habitat. Photo: A.A. Przhiboro.



Рис. 4. Обуховское болото (Ярославская область); биотоп *Sphagnum magellanicum* и *S. fuscum*. Фото: Д.А. Филиппов.

Fig. 4. Obukhovskoe bog (Yaroslavl Region, Russia); *Sphagnum magellanicum* and *S. fuscum* habitat. Photo: D.A. Philippov.

Popp [1965] и Glime [2017] указывают, что *M. brevifemoratum* – тирфобионт, то есть встречается исключительно на болотах, преимущественно на верховых, а также на переходных, предпочитая при этом болотные кочки. Другие авторы, изучавшие фауну и сообщества болотных беспозвоночных, также рассматривают этот вид в качестве характерного обитателя болот, приуроченного к сфагновым мхам [Peus, 1932; Krogerus, 1960]. Вместе с тем, Peus [1932] указывает, что кроме сфагновых болот *M. brevifemoratum* встречается также во мхах на влажных лугах (то есть является тирфофилом, а не тирфобионтом) и предполагает, что этот вид является гиетрофилом.

Следует отметить, что *M. brevifemoratum* приурочен к болотам и мхам лишь в северной части ареала (Северная Палеарктика). В южных частях ареала (Азербайджан, Пакистан, Непал) этот вид обитает в почве и лесной подстилке [Schawaller, Dashdamirov, 1988; Dashdamirov, 2004; Dashdamirov, Golovatch, 2005].

Для Северной Америки (США и Канада) имеется ряд указаний в сфагновых болотах двух видов этого же рода – *M. brunneum* (Hagen, 1868) и *M. parvulum* (Banks, 1895) [Hoff, 1947; Manley, 1969; Koponen, Sharkey, 1987; Koponen, 1994; Blades, Marshall, 1994; Watermolen, 2007]. По-видимому, эти виды занимают в Северной Америке ту же экологическую нишу, что и *M. brevifemoratum* в Евразии. В частности, *M. brunneum* обычно встречается в сфагновых болотах, но также известен и из других биотопов [Koponen, 1994]. Примечателен тот факт, что все три вида *Microbisium* являются партеногенетическими, учитывая, что партеногенетическое развитие – весьма редкое явление у ложноскорпионов [Dashdamirov, Golovatch, 2005].

Кроме *M. brevifemoratum*, для сфагновых болот Западной и Северной Европы указано еще два вида ложноскорпионов из этого же семейства Neobisiidae Chamberlin, 1930 – *Neobisium* (*Neobisium*) *carcinoides* (Hermann, 1804) и *N. (N.) fuscimanum* (C.L. Koch, 1843) [Harnisch, 1925; Peus, 1928, 1932; Beier, 1963; Popp, 1965; Legg, 2003; Droglá, Lippold, 2004; Rief, 2015; Glime, 2017] и один вид из семейства Chernetidae Menge, 1855 – *Lamprochernes nodosus* (Schrank, 1803) [Popp, 1965]. Кроме того, *N. (N.) carcinoides* известен со сфагнового болота Целау в Калининградской области. В отличие от трёх видов рода *Microbisium*, *N. (N.) carcinoides* – эвротопный бриофил, встречается в различных моховых биотопах, включая сфагновые мхи, при различной влажности, как в сфагновых болотах, так и в других ландшафтах

[Peus, 1928, 1932; Popp, 1965; Biström, Pajunen, 1989; Glime, 2017]. *N. (N.) fuscimanum* указан как обитатель влажных биотопов, встречающийся под опавшей листвой, в гнилой траве и сфагновых мхах, при этом за частую совместно с *N. (N.) carcinoides*; а *L. nodosus* приводится как обитатель теплых мест, в том числе и компостных куч [Beier, 1963].

По-видимому, другие виды ложноскорпионов могут быть связаны со сфагновыми болотами Южного Полушария, и эти виды также могут являться тирфо- и бриофилами. Эту точку зрения подтверждает наша находка *Mirobisium chilense* Beier, 1964 (Neobisiidae: Gymnobisiidae) в сфагновом болоте Южной Патагонии. Изученный материал: 2 экз., Чили, Огненная Земля, к западу от озера Lago Fagnano, 103 м, 54.49162° ю.ш. 68.89957° з.д., биотоп *S. magellanicum*, 03.03.2017, А.А. Пржиборо leg.

Ландшафт, в котором обнаружен *M. chilense*, показан на рис. 5, но данный вид был описан из почвенной пробы, собранной среди деревьев дримис Винтера [*Drimys winteri* J.R. Forst. & G. Forst.] [Beier, 1964].



Рис. 5. Болото на Огненной Земле (Чили); на переднем плане – биотоп *Sphagnum magellanicum*. Фото: А.А. Пржиборо.

Fig. 5. Bog in Tierra del Fuego (Chile); in the foreground, *Sphagnum magellanicum* habitat. Photo: A.A. Przhiboro.

Все виды, упомянутые выше – обитатели приземного яруса, преимущественно сфагновых мхов. Они могут быть отнесены к одной и той же жизненной форме – к стратобионтам. Однако, если рассматривать сфагновые болота как экосистему, включающую разнообразные биотопы [Minayeva et al., 2017], то необходимо учитывать и дендрофильные виды ложноскорпионов, обитающие под корой деревьев.

Для сфагновых болот Европы отмечено два вида таких ложноскорпионов, относящихся к семейству Cheliferidae Risso, 1827: *Chelifer cimicoides* (Fabricius, 1793) и *Dactylochelifer latreillii* (Leach, 1817) [Peus, 1932]. При этом

C. cimicoides не характерен для верховых болот, встречается преимущественно в лесах по их краям [Reus, 1932]. Напротив, *D. latreilli* – несомненный обитатель болотных ландшафтов. В частности, этот вид был собран с карликовых сосен в центральной части болота Целау (Калининградская область) [Reus, 1932].

Изучив коллекцию ложноскорпионов ЗИН РАН мы обнаружили три дендрофильных (подкорных) вида, собранных на сфагновых болотах европейской части России. Ниже приводим оригинальные этикетки, в некоторых случаях с нашими комментариями.

Chelifer cancroides (Linnaeus, 1758) (Cheliferoidea: Cheliferidae). 9 экз. (ZIPS 652), Брянск, торфяное болото, в сосновых пнях, 28.04.1926, В.Н. Старк leg.

Chernes cimicoides (Fabricius, 1793) (Cheliferoidea: Chernetidae). 1 экз. (ZIPS 458), Брянская губерния, Карачижско-Крыловское лесничество, в трещинах коры гниющих сосновых пней, на сфагновом болоте, 09.07.1925, В.Н. Старк leg.; 1 экз. (ZIPS 1012), Вологодская губерния, Череповецкий округ, окрестности пос. Тургошь (ныне Ленинградская область), торфяное болото, под корой соснового пня, 04.07.1930, В.Н. Старк leg.; 1 экз. (ZIPS 1014), там же, сфагновое болото, под корой сосны, 04.07.1930, В.Н. Старк leg.; 1 экз. (ZIPS 1017), там же, край торфяного болота, под корой соснового пня, 22.07.1930, В.Н. Старк leg.; 18 экз. (ZIPS 1018), там же, край торфяного болота, под корой сосновых пней, 22.08.1930, В.Н. Старк leg.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе всего вышесказанного можно заключить, что фауна ложноскорпионов сфагновых болот весьма специфична и бедна, в её составе имеются как специализированные болотные виды – тирфофилы-бриобионты, так и ряд эвритопных форм. Однако, уточнение вопроса об экологической приуроченности того или иного вида требует продолжительных исследований. Кроме того, на сфагновых болотах обычным компонентом древесного яруса являются дендрофильные (подкорные) ложноскор-

Dendrochernes cyrneus (L. Koch, 1873) (Cheliferoidea: Chernetidae). 2 экз. (ZIPS 355), Олонецкая губерния (ныне Республика Карелия), станция Сегежа, кора пней, болото, 20.06.1921, И.И. Соколов leg.; 2 экз. (ZIPS 364), там же, разъезд между Петрозаводском и станцией Масельская, 22.05.1921, И.И. Соколов leg.; 13 экз. (ZIPS 457), Брянская губерния, Карачижско-Крыловское лесничество, в трещинах коры гниющих сосновых пней на сфагновом болоте, 09.07.1925, В.Н. Старк leg.; 6 экз. (ZIPS 460), там же, 08.03.1925, В.Н. Старк leg.; 2 экз. (ZIPS 462), там же, 27.06.1925, В.Н. Старк leg.; 28 экз. (ZIPS 653), Брянск, торфяное болото, сосновые пни, 28.04.1926, В.Н. Старк leg.; 16 экз. (ZIPS 1025), Вологодская губерния, Череповецкий округ, окрестности пос. Тургошь (ныне Ленинградская область), большое торфяное болото, под корой стоячей усохшей сосны, 12.08.1930, В.Н. Старк leg.; 2 экз. (ZIPS 1130), Ленинградская область, станция Мшинская, окраина торфяного болота, под корой гнилого соснового пня, 13.07.1931, В.Н. Старк leg.

По нашему мнению, при анализе фауны болот следует также учитывать и мирмекофильных ложноскорпионов, которые встречаются в муравейниках и представлены большим числом видов [Beier, 1948]. Со сфагновыми болотами России связана разнообразная фауна муравьёв [например, Krogerus, 1960; Узенбаев, 1987 (Uzenbaev, 1987)], но, к сожалению, у нас в стране исследования мирмекофильных ложноскорпионов не проводились.

пионы, и не исключен факт нахождения мирмекофильных видов. В будущем изучение фауны ложноскорпионов не только Северо-Запада России, но и в пределах распространения сфагновых биотопов по всей стране позволит изучить и уточнить ряд вопросов, связанных с экологической приуроченностью, распространением и биологией того или иного вида; а более глубокие и детальные исследования позволят выявить возможно большее количество видов, связанных со сфагновыми болотами.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарят В.А. Кривохатского (ЗИН РАН) за помощь в изучении коллекции ложноскорпионов, а также сотрудников ИББВ РАН – Д.Д. Павлова за оказанную помощь в фотографировании ложноскорпионов и Д.А. Филиппова за весьма ценные советы при написании настоящей работы и предоставление фотографии Обуховского болота.

Полевые работы А.А. Пржиборо были поддержаны грантом РНФ (проект № 14-14-01134).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ланге А.Б. Отряд ложноскорпионы (Pseudoscorpiones, или Chelonethi) // Жизнь животных. Т. 3. Членистоногие: трилобиты, хелицеровые, трахейнодышащие. Онихофоры. 2-е изд., перераб. М.: Просвещение, 1984. С. 35–37.

- Турбанов И.С., Колесников В.Б. Обзор пещерных ложноскорпионов (Arachnida: Pseudoscorpiones) Крыма и Кавказа // Биоспелеология Кавказа и других районов России: сб. тез. докл. Кострома: Костромской печатный дом, 2015. С. 80–86.
- Узенбаев С.Д. Экология хищных членистоногих мезотрофного болота. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1987. 128 с.
- Филиппов Д.А., Прокин А.А., Пржиборо А.А. Методы и методики гидробиологического исследования болот: учебное пособие. Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та, 2017. 207 с.
- Хаберман Х.М. О структуре и динамике мезофауны низинных болот Эстонской ССР // Энтомологические обозрение. 1956. Т. 35, вып. 3. С. 620–636.
- Barndt D. Weitere Gliederfüßerguppen der Nährstoffärmeren Moore: Käfer, Zikaden, Wanzen, Webspinnen, Pseudoscorpione, Doppelfüßer // Moore in Brandenburg und Berlin. Rangsdorf, 2014. S. 86–92.
- Beier M. Phoresie und Phagophilie bei Pseudoscorpionen // Österreichische Zoologische Zeitschrift. 1948. Vol. 1. S. 441–497.
- Beier M. Ordnung Pseudoscorpionidea (Afterscorpione) // Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas. Vol. 1. Berlin: Akademie-Verlag, 1963. 313 s.
- Beier M. Die Pseudoscorpioniden-Fauna Chiles // Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. 1964. Vol. 67. S. 307–375.
- Biström O., Pajunen T. Occurrence of Araneae, Pseudoscorpionida, Opiliones, Diplopoda, Chilopoda and Symphyla in *Polytrichum commune* and *Sphagnum* spp. moss stands in two localities in southern Finland // Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica. 1989. Vol. 65, № 3. P. 109–128.
- Blades D.C.A., Marshall S.A. Terrestrial arthropods of Canadian peatlands: Synopsis of pan trap collections at four southern Ontario peatlands // Finnamore A.T., Marshall S.A. (eds.). Terrestrial arthropods of peatlands, with particular reference to Canada. Memoirs of the Entomological Society of Canada. 1994. Vol. 169. P. 221–284.
- Christophoryová J., Štáhlavský F., Fedor P. An updated identification key to the pseudoscorpions (Arachnida: Pseudoscorpiones) of the Czech Republic and Slovakia // Zootaxa. 2011. Vol. 2876. P. 35–48.
- Dashdamirov S. Pseudoscorpions from the mountains northern Pakistan (Arachnida: Pseudoscorpiones) // Arthropoda Selecta. 2004. Vol. 13, № 4. P. 225–261.
- Dashdamirov S., Golovatch S.I. Miscellanea chernetologica (Arachnida: Pseudoscorpiones), based on the collection of the Natural History Museum in Vienna, part 1 // Arthropoda Selecta. 2005. Vol. 14, № 4. P. 299–301.
- Droglar R., Lippold K. Zur Kenntnis der Pseudoskorpion-Fauna von Ostdeutschland (Arachnida, Pseudoscorpiones) // Arachnologische Mitteilungen. 2004. Vol. 27/28. S. 1–54.
- Glime J.M. Chapter 8. Arthropods: Harvestmen and pseudoscorpions // Glime J.M. Bryophyte Ecology. Volume 2. Bryological Interaction. 2017. Ebook available at <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology2/> (last updated 21 April 2017).
- Harnisch O. Studien zur Ökologie und Tiergeographie der Moore // Zoologische Jahrbücher (Jena). Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere. 1925. Vol. 51, № 1. S. 1–166.
- Harvey M.S. Pseudoscorpions of the World, version 3.0. Western Australian Museum, Perth, 2013. Available at <http://www.museum.wa.gov.au/catalogues-beta/pseudoscorpions> (accessed 15 March 2017).
- Hoff C.C. Notes on three pseudoscorpions from Illinois // Transactions of the Illinois Academy of Science. 1944. Vol. 37. P. 123–128.
- Kolesnikov V.B., Turbanov I.S. The cave-dwelling false scorpion genus *Pseudoblothrus* Beier, 1931 (Arachnida: Pseudoscorpiones: Syarinidae) in the Crimean Peninsula // Zootaxa. 2017. In press.
- Koponen S. Ground-living spiders, opiliones, and pseudoscorpions of peatlands in Quebec // Finnamore A.T., Marshall S.A. (eds.). Terrestrial arthropods of peatlands, with particular reference to Canada. Memoirs of the Entomological Society of Canada. 1994. Vol. 169. P. 41–60.
- Koponen S., Sharkey M.J. Northern records of *Microbisium brunneum* (Pseudoscorpionida, Neobisiidae) from eastern Canada // Journal of Arachnology. 1989. Vol. 16. P. 388–390.
- Krogerus R. Ökologische Studien über nordische Moarthropoden. Artenbestand, ökologische Faktoren, Korrelation der Arten // Societas Scientiarum Fennica, Commentationes Biologicae. 1960. Vol. 21, № 3. P. 1–238.
- Legg G. *Sphagnum* bogs again // Galea. 2003. Vol. 6. P. 3.
- Manley G.V. A pictorial key and annotated list of Michigan pseudoscorpions (Arachnida: Pseudoscorpionida) // Michigan Entomologist. 1969. Vol. 2. P. 2–13.
- Minayeva T.Yu., Bragg O.M., Sirin A.A. Towards ecosystem-based restoration of peatland biodiversity // Mires and Peat. 2017. Vol. 19. Art. 01. P. 1–36. DOI: 10.19189/Map.2013.OMB.150
- Peus F. Beiträge zur Kenntnis der Tierwelt nordwestdeutscher Hochmoore // Zeitschrift für Morphologie und Ökologie. 1928. № 12. S. 533–683.
- Peus F. Die Tierwelt der Moore unter besonderer Berücksichtigung der europäischen Hochmoore // Bülow K. von (ed.). Handbuch der Moorkunde, III. Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger, 1932. 277 s.
- Popp E. Semiaquatile Lebensräume (Bülten) in Hoch- und Niedermooren. III. Die Bülten-Tierwelt (außer Insekten) // Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. 1965. Vol. 50, № 2. S. 225–268.
- Rief A. Pseudoskorpione (Arachnida: Pseudoscorpiones) im Natura-2000-Gebiet Fohramoos (Österreich, Vorarlberg) // Inatura – Forschung online. 2015. № 21. S. 1–6.

- Sammet K., Talvi T., Süda I., Kurina O. Pseudoscorpions (Arachnida: Pseudoscorpiones) in Estonia: new records and an annotated checklist // *Entomologica Fennica*. 2016. Vol. 27, № 4. P. 149–163.
- Schawaller W. Pseudoskorpione aus der Sowjetunion (Arachnida: Pseudoscorpiones) // *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde* (Ser. A). 1985. Vol. 385. S. 1–12.
- Schawaller W., Dashdamirov S. Pseudoskorpione aus dem Kaukasus, Teil 2 (Arachnida) // *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde* (Ser. A). 1988. Vol. 415. S. 1–51.
- Spunģis V. Fauna and ecology of terrestrial invertebrates in raised bogs in Latvia. Riga: Latvijas Entomoloģijas Biedrība, 2008. 80 p.
- Turbanov I.S., Palatov D.M., Golovatch S.I. The state of the art of biospeleology in Russia and other countries of the former Soviet Union: a review of the cave (endogean) invertebrate fauna. 2. Arachnida – Acknowledgements // *Entomological Review*. 2016. Vol. 96, № 9. P. 1297–1333. DOI: 10.1134/S0013873816090116
- Watermolen D.J. Pseudoscorpion records from Wisconsin // *Wisconsin Department of Natural Resources, Research/Management Findings*. 2007. Vol. 59. P. 1–8.

REFERENCES

- Barndt D. 2014. Weitere Gliederfüßergruppen der nährstoffärmeren Moore: Käfer, Zikaden, Wanzen, Webspinnen, Pseudoskorpione, Doppelfüßer // *Moore in Brandenburg und Berlin*. Rangsdorf. S. 86–92. [In German]
- Beier M. 1948. Phoresie und Phagophilie bei Pseudoscorpionen // *Österreichische Zoologische Zeitschrift*. Vol. 1. S. 441–497. [In German]
- Beier M. 1963. Ordnung Pseudoscorpionidea (Afterskorpione) // *Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas*. Vol. 1. Berlin: Akademie-Verlag. 313 s. [In German]
- Beier M. 1964. Die Pseudoscorpioniden-Fauna Chiles // *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*. Vol. 67. S. 307–375. [In German]
- Biström O., Pajunen T. 1989. Occurrence of Araneae, Pseudoscorpionida, Opiliones, Diplopoda, Chilopoda and Symphyla in *Polytrichum commune* and *Sphagnum* spp. moss stands in two localities in southern Finland // *Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica*. Vol. 65, № 3. P. 109–128.
- Blades D.C.A., Marshall S.A. 1994. Terrestrial arthropods of Canadian peatlands: Synopsis of pan trap collections at four southern Ontario peatlands // *Finnamore A.T., Marshall S.A. (eds.). Terrestrial arthropods of peatlands, with particular reference to Canada. Memoirs of the Entomological Society of Canada*. Vol. 169. P. 221–284.
- Christophoryová J., Štáhlavský F., Fedor P. 2011. An updated identification key to the pseudoscorpions (Arachnida: Pseudoscorpiones) of the Czech Republic and Slovakia // *Zootaxa*. Vol. 2876. P. 35–48.
- Dashdamirov S. 2004. Pseudoscorpions from the mountains northern Pakistan (Arachnida: Pseudoscorpiones) // *Arthropoda Selecta*. Vol. 13, № 4. P. 225–261.
- Dashdamirov S., Golovatch S.I. 2005. Miscellanea chernetologica (Arachnida: Pseudoscorpiones), based on the collection of the Natural History Museum in Vienna, part 1 // *Arthropoda Selecta*. Vol. 14, № 4. P. 299–301.
- Droglá R., Lippold K. 2004. Zur Kenntnis der Pseudoskorpion-Fauna von Ostdeutschland (Arachnida, Pseudoscorpiones) // *Arachnologische Mitteilungen*. Vol. 27/28. S. 1–54. [In German]
- Glime J.M. 2017. Chapter 8. Arthropods: Harvestmen and pseudoscorpions // *Glime J.M. Bryophyte Ecology. Volume 2. Bryological Interaction*. Ebook available at <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology2/> (last updated 21 April 2017).
- Haberman Kh.M. 1956. O structure i dinamike mezofauny nizinykh bolot Estonskoj SSR [On the structure and dynamics of mesofauna of lowland mires in the Estonian SSR] // *Entomologicheskoe obozrenie*. Vol. 35, № 3. S. 620–636. [In Russian]
- Harnisch O. 1925. Studien zur Ökologie und Tiergeographie der Moore // *Zoologische Jahrbücher (Jena). Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere*. Vol. 51, № 1. S. 1–166. [In German]
- Harvey M.S. 2013. Pseudoscorpions of the World, version 3.0. Western Australian Museum, Perth. Available at <http://www.museum.wa.gov.au/catalogues-beta/pseudoscorpions> (accessed 15 March 2017).
- Hoff C.C. 1944. Notes on three pseudoscorpions from Illinois // *Transactions of the Illinois Academy of Science*. Vol. 37. P. 123–128.
- Kolesnikov V.B., Turbanov I.S. 2017. The cave-dwelling false scorpion genus *Pseudoblothrus* Beier, 1931 (Arachnida: Pseudoscorpiones: Syarinidae) in the Crimean Peninsula // *Zootaxa*. In press.
- Koponen S. 1994. Ground-living spiders, opilionids, and pseudoscorpions of peatlands in Quebec // *Finnamore A.T., Marshall S.A. (eds.). Terrestrial arthropods of peatlands, with particular reference to Canada. Memoirs of the Entomological Society of Canada*. Vol. 169. P. 41–60.
- Koponen S., Sharkey M.J. 1989. Northern records of *Microbisium brunneum* (Pseudoscorpionida, Neobisiidae) from eastern Canada // *Journal of Arachnology*. Vol. 16. P. 388–390.
- Krogerus R. 1960. Ökologische Studien über nordische Moorarthropoden. Artenbestand, ökologische Faktoren, Korrelation der Arten // *Societas Scientiarum Fennica, Commentationes Biologicae*. Vol. 21, № 3. P. 1–238. [In German]
- Lange A.B. 1984. Otryad lozhnoskorpiony (Pseudoscorpiones, ili Chelonethi) [Order pseudoscorpions (Pseudoscorpiones, or Chelonethi)] // *Zhizn' zhivotnykh. Tom 3. Chlenistonogie: trilobity, khelitserovye, trakhejnodyshaschie. Onikhofory*. 2-e izd., pererabotannoe. Moskva: Prosveschenie. S. 35–37. [In Russian]
- Legg G. 2003. *Sphagnum* bogs again // *Galea*. Vol. 6. P. 3.

- Manley G.V. 1969. A pictorial key and annotated list of Michigan pseudoscorpions (Arachnida: Pseudoscorpionida) // Michigan Entomologist. Vol. 2. P. 2–13.
- Minayeva T.Yu., Bragg O.M., Sirin A.A. 2017. Towards ecosystem-based restoration of peatland biodiversity // Mires and Peat. Vol. 19. Art. 01. P. 1–36. DOI: 10.19189/MaP.2013.OMB.150
- Peus F. 1928. Beiträge zur Kenntnis der Tierwelt nordwestdeutscher Hochmoore // Zeitschrift für Morphologie und Ökologie. № 12. S. 533–683. [In German]
- Peus F. 1932. Die Tierwelt der Moore unter besonderer Berücksichtigung der europäischen Hochmoore // Bülow K. von (ed.). Handbuch der Moorkunde, III. Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger. 277 s. [In German]
- Philippov D.A., Prokin A.A., Przhiboro A.A. 2017. Metody i metodiki gidrobiologicheskogo issledovaniya bolot: uchebnoe posobie. [Methods and methodology of hydrobiological study of mires: tutorial]. Tyumen': Izd-vo Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. 207 s. [In Russian]
- Popp E. 1965. Semiaquatile Lebensräume (Bülten) in Hoch- und Niedermooren. III. Die Bültentierwelt (außer Insekten) // Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. Vol. 50, № 2. S. 225–268. [In German]
- Rief A. 2015. Pseudoscorpione (Arachnida: Pseudoscorpiones) im Natura-2000-Gebiet Fohramoos (Österreich, Vorarlberg) // Inatura – Forschung online. № 21. S. 1–6. [In German]
- Sammet K., Talvi T., Süda I., Kurina O. 2016. Pseudoscorpions (Arachnida: Pseudoscorpiones) in Estonia: new records and an annotated checklist // Entomologica Fennica. Vol. 27, № 4. P. 149–163.
- Schawaller W. 1985. Pseudoscorpione aus der Sowjetunion (Arachnida: Pseudoscorpiones) // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde (Ser. A). Vol. 385. S. 1–12. [In German]
- Schawaller W., Dashdamirov S. 1988. Pseudoscorpione aus dem Kaukasus, Teil 2 (Arachnida) // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde (Ser. A). Vol. 415. S. 1–51. [In German]
- Spuņģis V. 2008. Fauna and ecology of terrestrial invertebrates in raised bogs in Latvia. Riga: Latvijas Entomoloģijas Biedrība. 80 p.
- Turbanov I.S., Palatov D.M., Golovatch S.I. 2016. The state of the art of biospeleology in Russia and other countries of the former Soviet Union: a review of the cave (endogean) invertebrate fauna. 2. Arachnida – Acknowledgements // Entomological Review. Vol. 96, № 9. P. 1297–1333. DOI: 10.1134/S0013873816090116
- Turbanov I.S., Kolesnikov V.B. 2015. Obzor peschernykh lozhnoskorpionov (Arachnida: Pseudoscorpiones) Kryma i Kavkaza [A review of troglobiotic pseudoscorpions (Arachnida: Pseudoscorpiones) Crimea and Caucasus] // Biospeleologiya Kavkaza i drugikh rajonov Rossii: sbornik tezisov dokladov. Kostroma: Kostromskoj pechatnyj dom. S. 80–86. [In Russian]
- Uzenbaev S.D. 1987. Ekologiya khishchnykh chlenistonogikh mezotrofnogo bolota [Ecology of predatory arthropods of mesotrophic mire]. Petrozavodsk: Karel'skij filial AN SSSR. 128 s. [In Russian]
- Watermolen D.J. 2007. Pseudoscorpion records from Wisconsin // Wisconsin Department of Natural Resources, Research/Management Findings. Vol. 59. P. 1–8.

CONTRIBUTION TO THE FAUNA OF FALSE SCORPIONS (ARACHNIDA: PSEUDOSCORPIONES) IN *SPHAGNUM* BOGS OF NORTHWESTERN RUSSIA AND SOUTHERN CHILE

I. S. Turbanov^{1,2}, V. B. Kolesnikov³, A. A. Przhiboro⁴

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences
Borok, 152742, Russia, e-mail: turba13@mail.ru*

²*Cherepovets State University
Cherepovets, 162600, Russia*

³*Voronezh State Pedagogical University
Voronezh, 394043, Russia, e-mail: jukoman@yandex.ru*

⁴*Zoological Institute Russian Academy of Sciences
Saint Petersburg, 199034, Russia, e-mail: dipteran@mail.ru*

We found the only species of false scorpions, *Microbisium brevifemorum*, in the scope of the studies of two *Sphagnum* bog habitats in Northwestern Russia. This species was collected from all three study bogs in the habitat of *Sphagnum magellanicum*. In the northern part of the distribution range, *M. brevifemorum* is predominantly associated with mires and may be considered as a tyrphophilous bryobiontic species. *Mirobisium chilense* was found in a similar *Sphagnum* bog habitat in Tierra del Fuego (Chile). An analysis of the published data enabled us to list six false scorpion species with different bionomics as inhabitants of the ground layer of *Sphagnum* bogs, *M. brevifemorum*, *M. brunneum*, *M. parvulum*, *Neobisium* (N.) *carcinoides*, *N. (N.) fuscimanum* and *Lamprochernes nodosus*. In addition, we considered new and published data on the dendrophilous false scorpions recorded from *Sphagnum* bogs; these are *Chelifer cancroides*, *Chernes cimicoides*, *Dactylochelifer latreilii* and *Dendrochernes cyrneus*.

Keywords: Pseudoscorpiones, *Microbisium*, *Mirobisium*, *Sphagnum*, mire, bog, tyrphophile, Northwestern Russia, Patagonia

РТУТЬ В ТОРФЯНЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ШИЧЕНГСКОГО БОЛОТА (ВОЛОГОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Ю. Г. Удоденко^{1,2}, Д. А. Филиппов¹

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: philippov_d@mail.ru

²Череповецкий государственный университет

162600 г. Череповец, Вологодская обл., ул. Луначарского, д. 5, e-mail: udodenkoyriy@gmail.com

Установлено вертикальное распределение валовой ртути (Hg) в торфах трёх типов болотных водоёмов болота Шиченгское (Вологодская область). Мочажина, проточная топь и болотный ручей представляют собой различные геохимические микроландшафты, имеющие свои особенности в накоплении тяжёлых металлов. Среднее содержание ртути в низинных торфах долины болотного ручья (0.063 ± 0.046 мг/кг) достоверно выше, по сравнению с мочажинной и проточной топью (0.036 ± 0.013 и 0.053 ± 0.019 мг/кг соответственно). Достоверных корреляций между концентрацией Hg и основными свойствами торфов (зольность, ботанический состав, степень разложения) ни на одном из участков не выявлено. Несмотря на умеренное обогащение по сравнению с кларком литосферы, содержание ртути в торфах болота сопоставимо с фоновыми значениями для Вологодской области и не представляют потенциальной опасности для живых организмов.

Ключевые слова: болотный водоём, мочажина, топь, болотный ручей, зольность, геохимический ландшафт, торф, тяжёлые металлы, болото Шиченгское.

ВВЕДЕНИЕ

Ртуть (Hg) поступает в окружающую среду из естественных и антропогенных источников [UNEP, 2013]. По разным оценкам, на долю последних приходится от 30% до 60% общей эмиссии металла [Selin, 2009]. Длительное нахождение в атмосфере способствует переносу Hg в газообразной форме на значительные расстояния. В результате металл может осаждаться на большом удалении от своего источника. Из-за своей токсичности ртуть и ряд её соединений представляет угрозу для здоровья большинства живых организмов.

Кларк ртути в земной коре – 0.07 мг/кг, в почвах различных типов – 1.1 мг/кг [Kabata-Pendias, 2010]. Торфяные болота, наряду с ледниками и донными отложениями, представляют собой естественные хранилища ртути [Pérez-Rodríguez, 2015]. Изменение содержания металла с глубиной позволяет оценить динамику его концентрации с момента образования болота и на разных стадиях развития. В ряде стран отмечается увеличение содержания ртути в торфах за последние 100 лет, что связывают

именно с ростом промышленности [Martínez-Cortizas et al., 1999; Li, 2016].

Вологодская область – промышленно развитый регион РФ. Одним из потенциальных антропогенных источников ртути здесь являются предприятия металлургического и химического комплекса Череповецкого промышленного узла. Регион интересен и значительной степенью заболоченности. В Вологодской области болота занимают порядка 17% территории [Филоненко, Филиппов, 2013 (Filonenko, Philippov, 2013)]. Исследований о непрямом влиянии промышленных производств г. Череповца на болотные экосистемы относительно не много [Шевченко и др., 2011 (Shevchenko et al., 2011); Гапеева и др., 2015 (Gapeeva et al., 2015)]. При этом ни в одном из них не анализировалось накопление и распределение Hg.

Цель настоящей работы заключалась в установлении уровней накопления ртути в торфяных залежах разных участков таёжного болота и выявление взаимосвязи между содержанием металла и свойствами торфа.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве модельного болота для исследований было выбрано Шиченгское водно-болотное угодье (Вологодская область, Сямженский район, $59^{\circ}53' - 60^{\circ}03'$ с.ш., $41^{\circ}14' - 41^{\circ}27'$ в.д.). В его состав входят Шиченгское болото, три внутриболотных озера, ряд болотных ручьёв и рек. Болото сформировалось на юго-восточных отрогах Харовской возвышенности в обширной озёрно-ледниковой котловине округлой формы. Общая его площадь около 159 км^2 . В настоящее время болото находится в

основном на олиготрофной стадии развития. Значительные участки заняты сосново-кустарничково-сфагновыми, кустарничково-сфагновыми и пушицево-кустарничково-сфагновыми сообществами в пределах грядово-мочажинных, кочковато-мочажинных и коврово-мочажинных болотных комплексов. Близ внутриболотных минеральных островов формируются необлесённые (открытые) болотно-травяно-сфагновые мезоолиготрофные проточные топи. Окрайки болота выражены слабо, как

правило, облесены мелколиственными породами и имеют евтрофный характер. Более подробно характеристика болота описана ранее [Филиппов, 2014, 2015 (Philippov, 2014, 2015)].

В каскаде местных геохимических ландшафтов болото Шиченгское занимает транзитно-аккумулятивную позицию. Распределение гравитационных вод внутри болота обуславливает развитие внутриболотных микроландшафтов (в классическом болотоведении – «болотных фаций» или «болотных участков»).

Полевые исследования проводились в 2012 г. в соответствии с методикой [Филиппов и др., 2017 (Philippov et al., 2017)]. Отбор образцов торфа проводился торфяным буром Инсторфа (с шагом 10 см) на трёх болотных участках, представляющих собой цепь геохимически сопряжённых ландшафтов, расположенных в юго-западной части болота Шиченгское: 1) мочажина грядово-мочажинного комплекса (59°56'30" с.ш., 41°16'57" в.д.) представляет собой эллювиально-аккумулятивный микроландшафт; 2) проточная топь (59°56'42" с.ш., 41°17'07" в.д.), берущая начало из-под минерального внутриболотного острова, занимает аккумулятивно-транзитную позицию; 3) приручьевой болотный участок (59°56'25" с.ш.,

41°16'06" в.д.) на облесённой окрайке болота (вдоль ручья) является геохимически подчинённым аккумулятивным ландшафтом.

Ботанический анализ торфов и степени их разложения выполнен в камеральных условиях В.П. Денисенковым (СПбГУ).

Основной химический анализ проб выполнен на договорной основе в Аккредитованной испытательной лаборатории ФГБУ ГЦАС «Вологодский», а его результаты кратко охарактеризованы в небольшой заметке [Романис, Филиппов, 2015 (Romanis, Philippov, 2015)].

Перед аналитическими работами образцы, высушенные при комнатной температуре, измельчались и просеивались через сито ($\varnothing=1$ мм). Определение зольности, гигроскопической влажности и потери при прокаливании проводили гравиметрическим методом. Содержание ртути определяли на анализаторе ртути с зеемановской коррекцией неселективного поглощения РА-915+ (Люмекс, Санкт-Петербург). Коэффициент радиальной дифференциации (R) применялся для оценки степени накопления ртути по сравнению с подстилающими породами и выражался как отношение концентрации ртути в слое торфа к концентрации металла в подстилающей породе.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Мочажины и проточные топи Шиченгского болота сложены торфами низинного, переходного и верхового типов (см. таблицу), имеющие различную мощность и ботанический состав. Общая мощность торфяных залежей данных болотных водоёмов достигает 3.8–4.5 м. Низинный торф залегает в её основании непосредственно над озёрно-ледниковыми отложениями. На границе торфа и подстилающей породы выделяется тонкий светло-серый органоминеральный опесчаненный богатый органическим веществом горизонт АТ. Средняя часть профиля сложена переходным торфом различного состава и мощностью 20–50 см. Выше сформировался слой верхового торфа, отличающийся по мощности на разных участках. Верховой торф занимает большую часть профиля в мочажинах, а в проточной топи толщина слоя значительно меньше (около 150 см). Вниз по профилю возрастает степень разложения торфа, достигая максимума в глубоко залегающих слоях низинного торфа. Реакция среды в верхней части профиля сильноокислая (рН 4.0–4.5).

В отличие от гипсометрически выше расположенных мочажин и топей торфяные залежи в долине ручья полностью сложены древесным, древесно-гипновым и древесно-травяным низинными торфами. Мощность торфа здесь в

1.5 раза ниже, подстилающая порода вскрывается на глубине 280 см. Кроме того, торф в приручьевом болотном участке по всему профилю однородный по ботаническому составу и характеризуется равномерной сильной степенью разложения растительного материала. В верхних горизонтах торф хорошо минерализован, слабоокислый (рН=6.6), насыщен основаниями. Торфа мочажинного и топяного микроландшафтов отличаются более низкой зольностью по сравнению с долиной ручья. Это обусловлено различиями в ботаническом составе и характером питания участков.

Среднее содержание ртути в залежах мочажинного, топяного и приручьевого микроландшафтов составляет 0.036 ± 0.013 , 0.053 ± 0.019 и 0.063 ± 0.046 мг/кг соответственно и достоверно различается между собой (см. таблицу). Это обусловлено эффектом геохимического сопряжения, в результате миграции ртути внутри болотного массива вызванной внутренним перетоком болотных вод. Перепад высот, а также развитие внутриболотных водоёмов и водотоков обеспечивает латеральную миграцию металла от гипсометрически выше расположенных микроландшафтов (мочажина) в ниже расположенные (долина ручья). Наиболее контрастно латеральная миграция проявляется в верхних 50 см торфа. Концентрации ме-

талла в долине ручья отличаются высоким варьированием, по сравнению с другими обследованными участками. Максимальное содержание ртути здесь, превышает максимальные значения концентраций в топи и мочажине в 2–3 раза. Для приручьевого микроландшафта характерна поверхностная аккумуляция Hg, с последующим резким снижением концентраций вниз по профилю.

В торфяных залежах Шиченгского болота содержание Hg сопоставимо с таковым для Васюганского болота [Golovatskaya, Lyapina, 2009; Веретенникова, Головацкая, 2012 (Veretennikova, Golovatskaya, 2012)] и торфяников Китая [Li et al., 2016]. Близки по концентрации металла и гумусовые горизонты почв г. Череповец (развивающихся в зоне влияния металлур-

гического комбината) [Иванова и др., 2015 (Ivanova et al., 2015)]. В тоже время, торфяные горизонты гидроморфных почв Воронежской области содержат в 2–3 раза больше ртути [Удоденко и др., 2011 (Udodenko et al., 2011)]. Содержание Hg в торфах Шиченгского болота значительно ниже средних концентраций металла в торфяных горизонтах заболоченных почв Канады и США (0.40 и 0.28 мг/кг соответственно) [Kabata-Pendias, 2010]. Как правило, содержание ртути в торфах значительно выше нежели, в сформированных вокруг незагрязнённых почвах и рыхлых осадочных породах. Это, вероятно, обусловлено способностью органического вещества почв (особенно гуминовых кислот) связывать ртуть.

Общие свойства торфов Шиченгского болота и содержание в них валовой ртути

General properties of peats from Shichenskoe mire and the total mercury content

Глубина, см Depth, sm	Ботанический состав торфа Botanical composition of peat	Тип торфа Peat type	R, %	A, %	Hg, мг/кг	
					X ± SD	Min–Max
Мочажина Hollow						
0–80	сфагновый мочажинный	верховой	5–15	3.6±2.8	0.053±0.007	0.041–0.064
80–150	шейхцериёво-сфагновый	верховой	15–30	2.6±2.0	0.038±0.007	0.026–0.046
150–180	сосново-пушицевый	верховой	35	4.2±1.8	0.021±0.002	0.019–0.022
180–280	пушицево-сфагновый	верховой	25–35	2.6±1.1	0.030±0.006	0.022–0.044
280–300	сосново-пушицевый	верховой	35	6.8±1.8	0.028±0.004	0.025–0.030
300–350	сосновый	верховой	40	7.2±2.0	0.039±0.009	0.033–0.055
350–380	древесный	переходный	45	8.0±0.9	0.057±0.014	0.041–0.069
380–450	сосновый	низинный	40–50	4.8±1.1	0.028±0.007	0.018–0.043
Топь Lagg						
0–30	сфагновый комплексный	верховой	15	3.9±0.5	0.073±0.024	0.051–0.093
30–50	магелланикум-торф	верховой	15	7.2±2.3	0.072±0.017	0.060–0.084
50–130	пушицево-сфагновый	верховой	25–30	3.9±3.2	0.033±0.007	0.024–0.047
130–180	пушицевый	переходный	30	3.0±2.3	0.048±0.007	0.039–0.057
180–200	сосново-пушицевый	переходный	35	1.9±0.4	0.062±0.008	0.056–0.068
200–230	древесный	переходный	35	3.0±0.2	0.081±0.017	0.066–0.099
230–280	древесно-осоковый	низинный	40–45	3.2±0.3	0.057±0.013	0.043–0.073
280–330	древесный	низинный	40	4.1±0.4	0.042±0.010	0.032–0.056
330–350	вахтово-осоковый	низинный	35	4.1±0.1	0.042±0.007	0.037–0.047
350–380	осоково-хвощовый	низинный	40	9.1±4.3	0.066±0.018	0.053–0.078
Ручей Stream						
0–50	древесно-травяной	низинный	40	9.9±3.1	0.141±0.051	0.061–0.196
50–130	древесно-гипновый	низинный	40	8.8±1.3	0.056±0.031	0.026–0.108
130–180	древесно-хвощовый	низинный	50	10.4±0.6	0.035±0.005	0.026–0.039
180–200	древесно-гипновый	низинный	45	10.3±0.1	0.035±0.018	0.022–0.048
200–260	древесно-травяной	низинный	40–45	12.6±1.4	0.046±0.012	0.032–0.060
260–280	древесный	низинный	45–50	19.0±5.3	0.049±0.037	0.023–0.075

Примечание. R – степень разложения торфа, A – зольность, X ± SD – среднее ± стандартное отклонение Min–Max – пределы содержания.

Содержание ртути в подстилающих материнских породах Шиченгского болота составляет 0.023±0.001 мг/кг, что ниже среднего содержания металла в торфяной толще и в три

раза меньше кларка для литосферы [Kabata-Pendias, 2010]. Вертикальный миграционный поток ртути от верхних горизонтов к породе выражен слабо. Коэффициент радиальной

дифференциации в мочажине и проточной топи варьирует в пределах 1–2 и свидетельствует о том, что микроландшафты болотного массива слабо или умеренно обогащены ртутью. Обогащение отмечается только в отдельных слоях залежи в мочажине. Наиболее ярко обогащение ртутью проявляется в верхних 50 см торфяной залежи долины ручья ($R=7-9$). Вертикальное распределение металла на всех трёх участках носит однотипный характер – максимум содержания отмечается в верхних 50 см профиля и последующим снижением.

Увеличение содержания ртути в верхних горизонтах отмечено во многих работах [Martínez-Cortizas et al., 2012; Tang et al., 2012; Hermanns, Biester, 2013]. Для крупных торфяных болот рост концентраций металла начинается с глубины 1 м и менее. В данном диапазоне глубин процессы деструкции органического вещества и геохимической миграции протекают наиболее интенсивно, что связано присутствием кислорода. С развитием восстановительных условий (с глубиной) скорость биохимических реакций замедляется или полностью прекращается. Большинство авторов также связывают подобный рост с увеличением загрязнения в результате развития промышленности. Так, увеличение содержания ртути в торфах Испании (согласно радиоуглеродным датировкам) начинается с развитием Древнеримского государства и началом интенсивных горнодобывающих работ [Martínez-Cortizas et al., 1999].

Достоверная взаимосвязь установлена между степенью разложения торфа и его зольностью ($r=0.57$; $p=0.05$). Между содержанием ртути и этими параметрами статистически достоверной взаимосвязи не выявлено. В других аккумулирующих биогенные элементы природных объектах (почвы, донные отложения водоёмов) содержание ртути при отсутствии загрязнения положительно сопряжено с общим содержанием органического вещества и его отдельных компонентов (углерода и азота) [Chakraborty et al., 2015].

Считается, что способность торфа аккумулировать ртуть зависит от ботанического состава вследствие различной устойчивости растений разных таксонов к разложению [Strickman et al., 2016]. Смена растительных сообществ приводит к изменению окислительно-восстановительных условий, скорости минерализации органического вещества, к изменению видового состава микроскопической флоры и фауны, участвующих в процессах деструкции органики [Dieleman et al., 2015]. Однако, по результатам настоящего исследования

взаимосвязи между содержанием ртути и ботаническим составом не установлено.

Миграция ртути в болотных экосистемах происходит в результате механического переноса мелких частиц торфов латеральными потоками воды, сорбирующих на своей поверхности ионы Hg и химическая миграция в растворённом виде незначительна. В раствор в первую очередь поступает ртуть, связанная с растворённым органическим веществом, формируя устойчивые комплексные соединения с гуминовыми кислотами [Haynes, Mitchell, 2012]. Вышесказанное позволяет предположить, что в условиях Шиченгского болота миграция внутри ландшафтов обусловлена водной миграцией Hg как ассоциированной с тонкими частицами, так и с растворённым органическим веществом.

Основным путём поступления ртути в экосистему болота является естественное осаждение из атмосферы и миграция с поверхностным и внутрипочвенным стоком. Ртуть поступает в болото двумя путями: 1) перемещение с твёрдыми неорганическими и органическими частицами с латеральным и внутрипочвенным стоком из гипсометрически выше расположенных автономных и транзитных ландшафтов; 2) осаждение из атмосферы на поверхность болота. Компактная территория обследованного участка массива позволяет предположить, что ртуть осаждается равномерно на всю территорию. В начале XXI века плотность выпадения на территории Вологодской области ртути оценивалась в $0.008-0.011 \text{ мг/м}^2$ в год [Travnikov, 2012]. Если предположить, что средняя скорость торфонакопления в условиях Вологодской области составляет $\sim 1 \text{ мм}$ в год, то содержание ртути в торфах мочажины и топи сопоставимо с оценками интенсивности её выпадения. В торфах долины ручья содержание металла превышает существующие оценки, что обусловлено проявлением эффекта геохимического сопряжения.

Химический анализ ряда листостебельных мхов (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Sphagnum fuscum* (Schimp.) H. Klinggr., *S. magellanicum* Brid.), собранных на кочках и грядах олиготрофных участков Шиченгского болота, показал, что содержание ряда тяжёлых металлов (Cu, Zn, Cd и др.) находится на уровне фоновых значений для северных территорий [Шевченко и др., 2011 (Shevchenko et al., 2011); Гапеева и др., 2015 (Gapeeva et al., 2015)]. Аналогичным образом ведёт себя и Hg. Превышения концентраций из-за возможного поступления в результате деятельности предприятий Череповецкого промышленного узла не выявлено.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования позволили получить первые материалы по содержанию и распределению ртути в разных типах болотных водоёмов Вологодской области. По результатам работы можно сделать ряд выводов: 1) содержание ртути в торфах болота Шиченгское выше кларка для литосферы и сопоставимы с фоновым содержанием металла в почвах Вологодской области; 2) не установлено достоверных взаи-

мосвязей между содержанием Hg и общими свойствами торфов; 3) максимальное содержание ртути отмечено в верхних 50 см торфяных залежей долины ручья (геохимически подчинённого аккумулятивного ландшафта); в торфах мочажины и топи (эллювиально-аккумулятивного и аккумулятивно-транзитного ландшафтов соответственно) содержание Hg в 2–3 раза ниже.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность В.П. Денисенкову (СПбГУ) за проведённый ботанический анализ торфов и степени их разложения, а также В.А. Филиппову за помощь в полевых исследованиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Веретенникова Е.Э., Головацкая Е.А. Распределение свинца и ртути в торфяных залежах Западной Сибири (болота Васюганья) // *Химия в интересах устойчивого развития*. 2012. Т. 20, № 2. С. 181–187.
- Гапеева М.В., Филиппов Д.А., Ложкина Р.А. Тяжёлые металлы, в том числе редкоземельные во мхах Северо-Западного и Центрального регионов России // *Современные проблемы науки и образования*. 2015. № 5. URL: www.science-education.ru/128-21608 (дата обращения 15.04.2017)
- Иванова Е.С., Поддубная Н.Я., Комов В.Т. Накопление и распределение ртути в почве различных биотопов окрестностей г. Череповца // *Актуальные проблемы экологии и здоровья человека: Материалы III Междунар. науч.-практ. конф.* (Череповец, 10 марта 2015 г.). Череповец: ФГБОУ ВПО ЧГУ, 2015. С. 77–82.
- Романис Т.В., Филиппов Д.А. Свойства торфяных отложений болотных водоёмов верхового болота Шиченгское (Вологодская область) // *Экология – 2015: Материалы V Междунар. молодёжной науч. конф.* (22–24 сентября 2015 г.). Архангельск, 2015. С. 53–54.
- Удоденко Ю.Г., Девятова Т.А., Комов В.Т., Трегубов О.В. Ртуть в гидроморфных почвах Воронежского государственного природного биосферного заповедника // *Вестник Воронежского гос. ун-та. Сер.: Химия. Биология. Фармация*. 2011. № 2. С. 148–153.
- Филиппов Д.А. Гидрохимическая характеристика внутриболотных водоёмов (на примере Шиченгского верхового болота, Вологодская область) // *Вода: химия и экология*. 2014. № 7(73). С. 10–17.
- Филиппов Д.А. Флора Шиченгского водно-болотного угодья (Вологодская область) // *Фиторазнообразие Восточной Европы*. 2015. Т. 9, № 4. С. 86–117.
- Филиппов Д.А., Прокин А.А., Пржиборо А.А. Методы и методики гидробиологического исследования болот: учебное пособие. Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та, 2017. 207 с.
- Филоненко И.В., Филиппов Д.А. Оценка площади болот Вологодской области // *Труды Инсторфа*. 2013. № 7(60). С. 3–11.
- Шевченко В.П., Филиппов Д.А., Гордеев В.В., Демина Л.Л. Содержание тяжёлых металлов в сфагновых мхах Вологодской области // *Современные проблемы науки и образования*. 2011. № 4. URL: www.science-education.ru/98-4714 (дата обращения 15.04.2017)
- Chakraborty P., Sarkar A., Vudamala K., Naik R., Nath B.N. Organic matter – A key factor in controlling mercury distribution in estuarine sediment // *Marine Chemistry*. 2015. Vol. 173. P. 302–309.
- Dieleman C.M., Branfireun B.A., McLaughlin J.W., Lindo Z. Climate change drives a shift in peatland ecosystem plant community: implications for ecosystem function and stability // *Glob. Change Biol.* 2015. Vol. 21, is. 1. P. 388–395. DOI: 10.1111/gcb.12643
- Golovatskaya E.A., Lyapina E.E. Distribution of total mercury in peat soil profiles in West Siberia // *Contemporary Problems of Ecology*. 2009. Vol. 2, № 2. P. 156–161. DOI: 10.1134/S199542550902012X
- Haynes K.M., Mitchell C.P.J. Inter-annual and spatial variability in hillslope runoff and mercury flux during spring snowmelt // *Journal of Environmental Monitoring*. 2012. Vol. 14. P. 2083–2091. DOI: 10.1039/C2EM30267E
- Hermanns Y.M., Biester H. A 17,300-year record of mercury accumulation in a pristine lake in southern Chile // *J. Paleolimnol.* 2013. Vol. 49, is. 4. P. 547–561. DOI: 10.1007/s10933-012-9668-4
- Kabata-Pendias A. Trace Elements in Soils and Plants. 4th edition. Boca Raton, FL: Crc Press, 2010. 548 p.
- Li Y., Ma C., Zhu C., Huang R., Zheng C. Historical anthropogenic contributions to mercury accumulation recorded by a peat core from Dajihu montane mire, central China // *Environmental Pollution*. 2016. Vol. 216. P. 332–339. DOI: 10.1016/j.envpol.2016.05.083
- Martínez-Cortizas A., Peiteado-Varela E., Bindler R., Biester H., Cheburkin A. Reconstructing historical Pb and Hg pollution in NW Spain using multiple cores from the Chao de Lamoso bog (Xistral Mountains) // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 2012. Vol. 82, № 1. P. 8268–8278. DOI: 10.1016/j.gca.2010.12.025

- Martínez-Cortizas A., Pontevedra-Pombal X., García-Rodeja E., Novoa-Munoz J.C., Shotyk W. Mercury in a Spanish peat bog: archive of climate change and atmospheric metal deposition // *Science*. 1999. Vol. 284, № 5416. P. 939–942. DOI: 10.1126/science.284.5416.939
- Pérez-Rodríguez M., Horák-Terra I., Rodríguez-Lado L., Aboal J.R., Cortizas A.M. Long-term (~57 ka) controls on mercury accumulation in the Southern Hemisphere reconstructed using a peat record from Pinheiro mire (Minas Gerais, Brazil) // *Environ. Sci. Technol.* 2015. Vol. 49, is. 3. P. 1356–1364. DOI: 10.1021/es504826d
- Selin N.E. Global biogeochemical cycling of mercury: a review // *Annual Review Environmental Resources*. 2009. Vol. 34. P. 43–63. DOI: 10.1146/annurev.environ.051308.084314
- Tang S.L., Huang Z.W., Liu J., Yang Z.C., Lin Q.H. Atmospheric mercury deposition recorded in an ombrotrophic peat core from Xiaoxing'an Mountain, Northeast China // *Environmental Research*. 2012. Vol. 118. P. 145–148. DOI: 10.1016/j.envres.2011.12.009
- Travnikov O. Atmospheric transport of mercury // Liu G., Cai Y., O'Driscoll N. (eds.) *Environmental chemistry and toxicology of mercury*. Hoboken, New Jersey: John Wiley and Sons, Inc., 2012. P. 331–365.
- UNEP, 2013. *Global Mercury Assessment 2013: Sources, Emissions, Releases and Environmental Transport*. UNEP Chemicals Branch, Geneva, Switzerland. 32 p. URL: <http://hdl.handle.net/20.500.11822/7984>

REFERENCES

- Chakraborty P., Sarkar A., Vudamala K., Naik R., Nath B.N. 2015. Organic matter – A key factor in controlling mercury distribution in estuarine sediment // *Marine Chemistry*. Vol. 173. P. 302–309.
- Dieleman C.M., Branfireun B.A., McLaughlin J.W., Lindo Z. 2015. Climate change drives a shift in peatland ecosystem plant community: implications for ecosystem function and stability // *Glob. Change Biol.* Vol. 21, is. 1. P. 388–395. DOI: 10.1111/gcb.12643
- Filonenko I.V., Philippov D.A. 2013. Otsenka ploshadi bolot Vologodskoj oblasti [Estimation of the area of mires in the Vologda Region] // *Trudy Instorfa*. № 7(60). S. 3–11. [In Russian]
- Gapeeva M.V., Philippov D.A., Lozhkina R.A. 2015. Heavy metals including rare earth ones in mosses of Northwestern and Central Russia // *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya*. № 5. URL: www.science-education.ru/128-21608 (date of the application 15.04.2017)
- Golovatskaya E.A., Lyapina E.E. 2009. Distribution of total mercury in peat soil profiles in West Siberia // *Contemporary Problems of Ecology*. Vol. 2, № 2. P. 156–161. DOI: 10.1134/S199542550902012X
- Haynes K.M., Mitchell C.P.J. 2012. Inter-annual and spatial variability in hillslope runoff and mercury flux during spring snowmelt // *Journal of Environmental Monitoring*. Vol. 14. P. 2083–2091. DOI: 10.1039/C2EM30267E
- Hermanns Y.M., Biester H. 2013. A 17,300-year record of mercury accumulation in a pristine lake in southern Chile // *J. Paleolimnol.* Vol. 49, is. 4. P. 547–561. DOI: 10.1007/s10933-012-9668-4
- Ivanova E.S., Poddubnaya N.Ya., Komov V.T. 2015. Nakoplenie i raspredelenie rtuti v pochve razlichnykh biotopov okrestnostej g. Cherepovtsa [Accumulation and distribution of mercury in the soil of various biotopes around the Cherepovets city] // *Aktual'nye problemy ekologii i zdorov'ya cheloveka: Materialy III Mezhdunarodnoj nauch.-prakt. konf. (Cherepovets, 10 marta 2015 g.)*. Cherepovets: FGBOU VPO ChGU. S. 77–82. [In Russian]
- Kabata-Pendias A. 2010. *Trace Elements in Soils and Plants*. 4th edition. Boca Raton, FL: Crc Press. 548 p.
- Li Y., Ma C., Zhu C., Huang R., Zheng C. 2016. Historical anthropogenic contributions to mercury accumulation recorded by a peat core from Dajihu montane mire, central China // *Environmental Pollution*. Vol. 216. P. 332–339. DOI: 10.1016/j.envpol.2016.05.083
- Martínez-Cortizas A., Peiteado-Varela E., Bindler R., Biester H., Cheburkin A. 2012. Reconstructing historical Pb and Hg pollution in NW Spain using multiple cores from the Chao de Lamoso bog (Xistral Mountains) // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. Vol. 82, № 1. P. 8268–8278. DOI: 10.1016/j.gca.2010.12.025
- Martínez-Cortizas A., Pontevedra-Pombal X., García-Rodeja E., Novoa-Munoz J.C., Shotyk W. 1999. Mercury in a Spanish peat bog: archive of climate change and atmospheric metal deposition // *Science*. Vol. 284, № 5416. P. 939–942. DOI: 10.1126/science.284.5416.939
- Pérez-Rodríguez M., Horák-Terra I., Rodríguez-Lado L., Aboal J.R., Cortizas A.M. 2015. Long-term (~57 ka) controls on mercury accumulation in the Southern Hemisphere reconstructed using a peat record from Pinheiro mire (Minas Gerais, Brazil) // *Environ. Sci. Technol.* Vol. 49, is. 3. P. 1356–1364. DOI: 10.1021/es504826d
- Philippov D.A. 2014. *Gidrokhimicheskaya kharakteristika vnutribolotnykh vodoyomov (na primere Shichenskogo verkhovogo bolota, Vologodskaya oblast')* [Hydrochemical characteristics of mire water tracks (by the example of Shichenskoe raised bog, Vologda Region)] // *Voda: khimiya i ekologiya*. № 7(73). S. 10–17. [In Russian]
- Philippov D.A. 2015. *Flora Shichenskogo vodno-bolotnogo ugod'ya (Vologodskaya oblast')* [Flora of wetland “Shichenskoe” (Vologda Region, Russia)] // *Fitoraznoobrazie Vostochnoj Evropy*. Vol. 9, № 4. S. 86–117. [In Russian]
- Philippov D.A., Prokin A.A., Przhiboro A.A. 2017. *Metody i metodiki gidrobiologicheskogo issledovaniya bolot: uchebnoe posobie*. [Methods and methodology of hydrobiological study of mires: tutorial]. Tyumen': Izd-vo Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. 207 s. [In Russian]
- Romanis T.V., Philippov D.A. 2015. *Svoystva torfyanykh otlozhenij bolotnykh vodoyomov verkhovogo bolota Shichenskoe (Vologodskaya oblast')* [Properties of peat deposits of mire water bodies of raised bog Shichenskoe (Vologda Region)] // *Ekologiya – 2015: Materialy V Mezhdunarodnoj molodyozhnoj nauchnoj konferentsii (22–24 sentyabrya 2015 g.)*. Arkhangel'sk. S. 53–54. [In Russian]

- Selin N.E. 2009. Global biogeochemical cycling of mercury: a review // *Annual Review Environmental Resources*. Vol. 34. P. 43–63. DOI: 10.1146/annurev.environ.051308.084314
- Shevchenko V.P., Philippov D.A., Gordeev V.V., Demina L.L. 2011. Contents of heavy metals in *Sphagnum* mosses of Vologda Region // *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya*. № 4. URL: www.science-education.ru/98-4714 (date of the application 15.04.2017)
- Tang S.L., Huang Z.W., Liu J., Yang Z.C., Lin Q.H. 2012. Atmospheric mercury deposition recorded in an ombrotrophic peat core from Xiaoxing'an Mountain, Northeast China // *Environmental Research*. Vol. 118. P. 145–148. DOI: 10.1016/j.envres.2011.12.009
- Travnikov O. 2012. Atmospheric transport of mercury // Liu G., Cai Y., O'Driscoll N. (eds.) *Environmental chemistry and toxicology of mercury*. Hoboken, New Jersey: John Wiley and Sons, Inc. P. 331–365.
- Udodenko Yu.G., Devyatova T.A., Komov V.T., Tregubov O.V. 2011. Rtut' v gidromorfnykh pochvakh Voronezhskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika [Mercury in hydromorphic soils of the Voronezh State Natural Biosphere Reserve] // *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta*. Ser.: Khimiya. Biologiya. Farmatsiya. № 2. S. 148–153. [In Russian]
- UNEP, 2013. Global Mercury Assessment 2013: Sources, Emissions, Releases and Environmental Transport. UNEP Chemicals Branch, Geneva, Switzerland. 32 p. URL: <http://hdl.handle.net/20.500.11822/7984>
- Veretennikova E.E., Golovatskaya E.A. 2012. Raspreделение svintsa i rtuti v torfyanykh zalezakh Zapadnoj Sibiri (bolota Vasyugan'e) [Distribution of lead and mercury in peat deposits of West Siberia (marshland of Vasyuganye)] // *Khimiya v interesakh ustojchivogo razvitiya*. Vol. 20, № 2. S. 181–187. [In Russian]

MERCURY IN PEAT DEPOSITS OF THE SHICHENSKOE MIRE (VOLOGDA REGION, RUSSIA)

Yu. G. Udodenko^{1,2}, D. A. Philippov¹

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences
Borok, 152742, Russia, e-mail: philippov_d@mail.ru*

²*Cherepovets State University
Cherepovets, 162600, Russia, e-mail: udodenkoyriy@gmail.com*

The vertical distribution of the total mercury (Hg) was determined in peats from the three types of mire water bodies in the Shichenskoe mire (Vologda Region). Hollow, lag and mire stream represent different geochemical microlandscapes, with their own distinctive features of heavy metals accumulation. Average mercury content in lowland peat of the mire stream (0.063 ± 0.046 mg/g) was significantly higher than those found in the hollow (0.036 ± 0.013 mg/g) and in the lag (0.053 ± 0.019 mg/g). Statistically significant correlations between the mercury concentrations and the basic peat properties (ash content, botanical composition, decay degree) were not found at any site. Despite the moderate enrichment in comparison with the lithosphere Clarke number, the values of mercury content found in the studied peat samples were similar to the background levels in the Vologda Region and do not pose hazard to living organisms.

Keywords: mire water body, hollow, lag, mire stream, ash content, geochemical landscape, peat, heavy metals, Shichenskoe mire

ПЕРВЫЕ МАТЕРИАЛЫ О РАКОВИННЫХ АМЁБАХ (TESTACEA) БОЛОТ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Д. А. Филиппов, М. М. Леонов

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: philippov_d@mail.ru

По результатам исследований 2010 и 2011 г. сообществ сфагновых мхов двух верховых болот (Алабаш и Шиченгское) получены первые сведения о раковинных амёбах Вологодской области. Всего зафиксировано 52 вида Testacea (АМОЕВОЗОА – 34, RHIZARIA – 18), являющиеся новыми для биоты Вологодской области в целом и для биоты её болот в частности. В разных видах сфагновых мхов обнаружено от 0 до 14 (в среднем 5) видов тестаций. Наибольшее количество видов (22) обнаружено на олиготрофных болотных участках, в том числе на кочках – 14, на грядах – 7, в шейхцериево-сфагновых мочажинах – 9. В сильно обводнённых мочажинах (с доминированием *Sphagnum cuspidatum*) Testacea не обнаружено. В выжимках сфагнумов, растущих в межкочьях проточной топи, зафиксировано 16 видов раковинных амёб, из которых 2 обнаружены только в дернинах *Sphagnum fallax* (*Hyalosphenia elegans*, *Nebela dentistoma*), 5 – *S. flexuosum* (*Diffugia globulosa*, *Cyphoderia compressa*, *Euglypha cristata*, *E. hyalina*, *E. scutigera*) и 4 – *S. majus* (*Arcella artocrea pseudocatinus*, *A. mitrata spectabilis*, *Nebela bigibossa*, *N. marginata*). Лишь один вид (*Hyalosphenia papilio*) был отмечен в куртинах всех основных доминирующих в топиях видов сфагнумов, ещё 4 таксона (*Arcella discoides* aggr., *Cyclopyxis arcelloides*, *Assulina seminulum*, *Heleopera petricola*) встречены в нескольких видах *Sphagnum*. На облесённых окрайках болота и заболоченных краях внутриболотных островов обнаружено 19 видов. Наименьшее количество видов (5) выявлено для белокрыльниково-сфагновых ценозов по краям и урезу воды болотного ручья. Относительно низкие значения коэффициента сходства Чекановского-Съеренсена (0.07–0.40 (0.75)) свидетельствуют о формировании различными видами *Sphagnum* специфических условий как среды обитания раковинных амёб.

Ключевые слова: раковинные амёбы, протистофауна болот, верховое болото, болотные водоёмы, *Sphagnum*, болото Шиченгское, Вологодская область.

ВВЕДЕНИЕ

Протисты встречаются в разных типах водоёмов, а их распространение связано, прежде всего, с условиями микроместообитаний. В Вологодской области протисты болотных биотопов остаются практически неизученной группой организмов. На стыке 1980-х с 1990-ми гг. были получены материалы о микроперифитоне разнотипных озёр Дарвинского заповедника [Золотарев, Жуков, 1994 (Zolotarev, Zhukov, 1994)]. Благодаря исследованиям М.М. Леонова [2012 (Leonov, 2012)] мы знаем о том, что в трёх сфагновых болотах юго-восточного Прионежья (Вытегорский район) обитает 5 видов солнечников. О 7 видах инфузорий из озёрков и сфагновых мочажин болота Алексеевское-1 (Сокольский район) сообщено в небольшой заметке [Мухин, Филиппов, 2015 (Mukhin, Philippov, 2015)]. В последние несколько лет получены материалы о гетеротрофных жгутиконосцах болотных водоёмов нескольких верховых болот области [Прокина и др., 2016 (Prokina et al., 2016)].

Сведений о разнообразии и экологии раковинных амёб на территории Вологодской об-

ласти нами не обнаружено [Филиппов, 2010 (Philippov, 2010) с дополнениями]. И это удивительно, учитывая, что Testacea является одной из наиболее популярных групп среди протистологов. На болотах и болотных водоёмах выполнены самые разноплановые исследования [Гиляров, 1955 (Gilyarov, 1955); Bobrov et al., 1999, 2002; Бобров, 2003 (Bobrov, 2003); Мазей, Цыганов, 2006, 2007 (Mazei, Tsyganov, 2006, 2007); Lamentowicz et al., 2007; Mazei, Bubnova, 2007; Мазей и др., 2007, 2009a, 2009b, 2010 и др. (Mazei et al., 2007, 2009a, 2009b, 2010 et al.); Цыганов, Мазей, 2007 (Tsyganov, Mazei, 2007); Mazei, Tsyganov, 2007/8; Мазей, Бубнова, 2008 (Mazei, Bubnova, 2008); Курьина, 2011 (Kurina, 2011); Бабешко, 2015 (Babeshko, 2015) и некоторые др.].

Целью настоящей работы было описать видовой состав раковинных амёб (Testacea) болотных местообитаний Вологодской области и выявить их предпочтения к различным эколого-ценотическим условиям (в особенности к моховым субстратам).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Собственно материалом для работы послужили сборы Д.А. Филиппова, выполненные на двух болотах: Алабаш (сентябрь 2011 г.,

Харовский район) и Шиченгское (июль 2012 г., Сямженский район). Оба болота являются типичными верховыми болотами фускум-типа,

расположенные в подзоне средней тайги. Полевые исследования выполнялись в соответствии с методикой [Филиппов и др., 2017 (Philippov et al., 2017)].

На болоте Аламбаш были отобраны пробы воды в 15-мл пластиковые пробирки («выжимки из сфагнумов» из 4 болотных участков). На болоте Шиченгское пробы сфагновые мхи отбирались в 100-мл пластиковые ёмкости (количество дернинок зависело от плотности куртины и вида сфагнума). Всего было изучено 15 видов сфагновых мхов (номенклатура по: [Ignatov et al., 2006]): *Sphagnum angustifolium* (C.E.O. Jensen. ex Russow) C.E.O. Jensen, *S. balticum* (Russow) C.E.O. Jensen, *S. centrale* C.E.O. Jensen, *S. cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm., *S. fallax* (H. Klinggr.) H. Klinggr., *S. flexuosum* Dozy et Molk., *S. fuscum* (Schimp.) H. Klinggr., *S. girgensohnii* Russow, *S. magellanicum* Brid., *S. majus* (Russow) C.E.O. Jensen, *S. riparium* Aongstr.,

S. rubellum Wilson, *S. russowii* Warnst., *S. squarrosum* Crome, *S. wulfianum* Girg. Все перечисленные виды являются характерными для верховых болот в целом, и Шиченгского болота в частности [Филиппов, Бойчук, 2015 (Philippov, Boychuk, 2015)].

Камеральная обработка и идентификация проб выполнена М.М. Леоновым. Пробы просматривали на световом микроскопе в чашках Петри сразу после транспортировки в лабораторию. Для наблюдений использовали микроскопы МБИ-3 с фазовоконтрастной установкой КФ-5 в проходящем свете, NU-2E и Peraval-Interphako с водяной и масляной иммерсией. Микроскопы были оборудованы аналоговой видеокамерой AVT HORN MC-1009/S, видеозаписи с которой подвергались оцифровке и нарезке на отдельные изображения. Оценку обилия тестаций в пробах не проводили.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ниже приведённом списке перечислены основные местообитания, в которых были отмечены раковинные амёбы на болоте Шиченгское. Учитывая, что на болоте Аламбаш при сборе материала не было конкретизации микробиотопов, то в списке указывается лишь название болота, означающее скорее географический объект и, конечно, сам факт нахождения вида в данном типе экосистем. Номенклатура соответствует определителю [Мазей, Цыганов, 2006 (Mazei, Tsyganov, 2006)]. Внутри семейств виды расположены в алфавитном порядке.

Аннотированный список раковинных амёб (Testacea)

Тип **АМОЕВОЗОА** Luhe 1913, emend. Cavalier-Smith 1998

Класс **TUBULINEA** Smirnov in Adl et al., 2005

Подкласс Testacealobosia De Saedeleer, 1934

Отряд Arcellinida Kent, 1880

Сем. **Arcellidae** Ehrenberg, 1832

Arcella artocrea Leidy, 1879 – Заболоченные края внутриболотного острова (Берёзов Остров), берёзово-осоково-сфагновые кочки (дернины *Sphagnum centrale*).

Arcella artocrea pseudocatinus Deflandre, 1928 – Мочажины и межкочья проточных топей верхового болота (дернины *Sphagnum majus*).

Arcella bathystoma Deflandre, 1928 – Края сосново-морошково-хамедафно-фусковых гряд (дернины *Sphagnum magellanicum*) и шейхцерицево-сфагновые мочажины (дернины *Sphagnum balticum*) верхового болота.

Arcella catinus Penard, 1890 – Края сосново-морошково-хамедафно-фусковых гряд (дернины *Sphagnum magellanicum*) верхового болота, белокрыльниково-сфагновые сообщества по берегу болотного ручья (дернины *Sphagnum squarrosum*), а также заболоченные края внутриболотного острова

(Берёзов Остров), берёзово-осоково-сфагновые (дернины *Sphagnum centrale*) и берёзово-бруснично-плеврозиево-сфагновые (дернины *Sphagnum russowii*) кочки; а также верховое болото Аламбаш.

Arcella discoides Ehrenberg, 1843 aggr. – Мочажины и межкочья проточных топей верхового болота (дернины *Sphagnum flexuosum* и *S. majus*).

Arcella gibbosa Penard, 1890 – верховое болото Аламбаш.

Arcella infraterricola Chardez, 1971 – Заболоченные края внутриболотного острова (Берёзов Остров), берёзово-осоково-сфагновые кочки (дернины *Sphagnum centrale*).

Arcella leidyana Deflandre, 1828 – Заболоченные края внутриболотного острова (Берёзов Остров), берёзово-осоково-сфагновые кочки (дернины *Sphagnum centrale*).

Arcella mitrata spectabilis Deflandre, 1928 – Мочажины и межкочья проточных топей верхового болота (дернины *Sphagnum majus*); а также верховое болото Аламбаш.

Arcella rotundata Playfair, 1918 – Заболоченные края внутриболотного острова (Берёзов Остров), берёзово-осоково-сфагновые кочки (дернины *Sphagnum centrale*).

Сем. **Centropyxidae** Jung, 1942

Centropyxis aculeata (Ehrenberg, 1838) Stein, 1857 – Белокрыльниково-сфагновые сообщества по берегу болотного ручья (дернины *Sphagnum squarrosum*), заболоченные края внутриболотного острова (Берёзов Остров), берёзово-осоково-сфагновые кочки (дернины *Sphagnum centrale*).

Centropyxis ecornis (Ehrenberg, 1841) Leidy, 1879 – Заболоченные края внутриболотного острова (Берёзов Остров), берёзово-осоково-сфагновые кочки (дернины *Sphagnum centrale*).

Cyclopyxis arcelloides (Penard, 1902) Deflandre, 1929 – Мочажины и межкочья проточных топей верхового болота (дернины *Sphagnum flexuosum* и *S.*

majus), а также заболоченные края внутриболотного острова (Берёзов Остров), берёзово-бруснично-плеврозиево-сфагновые кочки (дернины *Sphagnum russowii*).

Cyclopyxis eurystoma Deflandre, 1929 – Заболоченные края внутриболотного острова (Берёзов Остров), берёзово-осоково-сфагновые кочки (дернины *Sphagnum centrale*).

Сем. **Diffugiidae** Wallich, 1864

Diffugia globulosa Dujardin, 1837 – Мочажины и межкочья проточных топей верхового болота (дернины *Sphagnum flexuosum*).

Diffugia heterodentata Dekhtyar, 1993 – верховое болото Алабаш.

Diffugia levanderi Playfair, 1918 – Пушицево-андромедово-сфагновые кочки кочковато-мочажинных комплексов верхового болота (дернины *Sphagnum rubellum*).

Diffugia urceolata Carter, 1864 – верховое болото Алабаш.

Pontigulasia incisa Rhumbler, 1896 – верховое болото Алабаш.

Сем. **Heleoperidae** Jung, 1942

Heleopera petricola Leidy, 1879 – Мочажины и межкочья проточных топей (дернины *Sphagnum fallax* и *S. flexuosum*), сосново-морошково-клюквенно-сфагновые невысокие кочки (дернины *Sphagnum angustifolium*) и шейхцерицево-сфагновые мочажины (среди *Sphagnum balticum*) верхового болота.

Heleopera sphagni Leidy, 1874 – Андромедово-фусковые гряды (дернины *Sphagnum fuscum*) и шейхцерицево-сфагновые мочажины (среди *Sphagnum balticum*) верхового болота.

Сем. **Hyalospheniidae** Schultze, 1877

Hyalosphenia cuneata Stein, 1857 – Шейхцерицево-сфагновые мочажины верхового болота (дернины *Sphagnum balticum*).

Hyalosphenia elegans Leidy, 1879 – Мочажины и межкочья проточных топей (дернины *Sphagnum fallax*), сосново-морошково-клюквенно-сфагновые невысокие кочки (дернины *Sphagnum angustifolium*), пушицево-андромедово-сфагновые кочки (дернины *Sphagnum rubellum*), андромедово-фусковые гряды (дернины *Sphagnum fuscum*) верхового болота, а также заболоченные края внутриболотного острова (Берёзов Остров), берёзово-осоково-сфагновые (дернины *Sphagnum centrale*) и берёзово-бруснично-плеврозиево-сфагновые (дернины *Sphagnum russowii*) кочки.

Hyalosphenia papilio Leidy, 1879 – Мочажины и межкочья проточных топей (дернины *Sphagnum fallax*, *S. flexuosum*, *S. majus*), сосново-морошково-клюквенно-сфагновые невысокие кочки (дернины *Sphagnum angustifolium*), края сосново-морошково-хамедафно-фусковых гряд (дернины *Sphagnum magellanicum*), шейхцерицево-сфагновые мочажины (дернины *Sphagnum balticum*) верхового болота, а также заболоченные края внутриболотного острова (Берёзов Остров), берёзово-осоково-сфагновые (дернины *Sphagnum centrale*, *S. riparium*) и берёзово-бруснично-плеврозиево-сфагновые (дернины *Sphagnum russowii*) кочки.

Hyalosphenia penardi Lauterborn, 1908 – Бело-

крыльниково-сфагновые сообщества по берегу болотного ручья (дернины *Sphagnum squarrosum*).

Сем. **Nebelidae** Taranek, 1882

Nebela bigibossa Penard, 1890 – Мочажины и межкочья проточных топей верхового болота (дернины *Sphagnum majus*).

Nebela bohémica Taranek, 1882 – Пушицево-андромедово-сфагновые кочки кочковато-мочажинных комплексов верхового болота (дернины *Sphagnum rubellum*).

Nebela certesi Penard, 1911 – верховое болото Алабаш.

Nebela dentistoma Penard, 1890 – Мочажины и межкочья проточных топей верхового болота (дернины *Sphagnum fallax*) и белокрыльниково-сфагновые сообщества по берегу болотного ручья (дернины *Sphagnum squarrosum*).

Nebela galeata orbicularis Deflandre, 1936 – Пушицево-андромедово-сфагновые кочки верхового болота (дернины *Sphagnum rubellum*) и сосново-чернично-сфагновые и сосново-чернично-морошково-сфагновые кочки на его окрайке (дернины *Sphagnum girgensohnii*).

Nebela marginata Penard, 1902 – Мочажины и межкочья проточных топей верхового болота (дернины *Sphagnum majus*).

Nebela martiali Certes, 1889 – Пушицево-андромедово-сфагновые кочки кочковато-мочажинных комплексов верхового болота (дернины *Sphagnum rubellum*).

Nebela militaris Penard, 1890 – Пушицево-андромедово-сфагновые кочки кочковато-мочажинных комплексов верхового болота (дернины *Sphagnum rubellum*); а также верховое болото Алабаш.

Nebela spumosa Awerintzew, 1907 – Пушицево-андромедово-сфагновые кочки кочковато-мочажинных комплексов верхового болота (дернины *Sphagnum rubellum*).

Сем. **Phryganellidae** Jung, 1942

Phryganella acropodia (Hertwig et Lesser, 1874) Hopkinson, 1909 – Пушицево-андромедово-сфагновые кочки (дернины *Sphagnum rubellum*) и шейхцерицево-сфагновые мочажины (дернины *Sphagnum balticum*) верхового болота.

Тип **RHIZARIA** Cavalier-Smith, 2002

Класс **CERCOZOA** Cavalier-Smith, 1998, emend. Adl et al., 2005

Подкласс Silicofilosea Adl et al., 2005

Отряд Euglyphida Copeland, 1956, emend. Cavalier-Smith, 1997

Сем. **Cyphoderiidae** de Saedeleer, 1934

Cyphoderia compressa Golemansky, 1979 – Мочажины и межкочья проточных топей верхового болота (дернины *Sphagnum flexuosum*).

Сем. **Euglyphidae** Wallich, 1864

Assulina muscorum Greeff, 1888 – Пушицево-андромедово-сфагновые кочки (дернины *Sphagnum rubellum*) и шейхцерицево-сфагновые мочажины (дернины *Sphagnum balticum*) верхового болота, заболоченные края внутриболотного острова (Берёзов Остров), берёзово-осоково-сфагновые кочки (дернины *Sphagnum centrale* и *S. riparium*).

Assulina quadratum van Oye, 1958 – Пушицево-андромедово-сфагновые кочки кочковато-мочажинных комплексов верхового болота (дернины *Sphagnum rubellum*).

Assulina seminulum (Ehrenberg, 1848) Leidy, 1879 – Мочажины и межкочья проточных топей (дернины *Sphagnum flexuosum* и *S. majus*) и андромедово-фусковые гряды (дернины *Sphagnum fuscum*) верхового болота, заболоченные края внутриболотного острова (Берёзов Остров), берёзово-осоково-сфагновые кочки (дернины *Sphagnum centrale*).

Euglypha anodonta Bonnet, 1960 – Пушицево-андромедово-сфагновые кочки (дернины *Sphagnum rubellum*) верхового болота, белокрыльниково-сфагновые сообщества по берегу болотного ручья (дернины *Sphagnum squarrosum*), а также заболоченные края внутриболотного острова (Берёзов Остров), берёзово-осоково-сфагновые (дернины *Sphagnum centrale*) и сосново-бруснично-сфагновые кочки (дернины *Sphagnum wulfianum*).

Euglypha compressa Carter, 1864 – Края сосново-морошково-хамедафно-фусковых гряд (дернины *Sphagnum magellanicum*) и шейхцериево-сфагновые мочажины (дернины *Sphagnum balticum*) верхового болота.

Euglypta crenulata Wailes, 1912 – верховое болото Аламбаш.

Euglypha cristata Leidy, 1879 – Мочажины и межкочья проточных топей (дернины *Sphagnum flexuosum*) и пушицево-андромедово-сфагновые кочки кочковато-мочажинных комплексов (дернины *Sphagnum rubellum*) верхового болота; а также верховое болото Аламбаш.

Euglypha hyalina Couteaux, 1978 – Мочажины и межкочья проточных топей верхового болота

(дернины *Sphagnum flexuosum*) и заболоченные края внутриболотного острова (Берёзов Остров), берёзово-бруснично-плеврозиево-сфагновые кочки (дернины *Sphagnum russowii*).

Euglypha rotunda Wailes, 1915 – Сосново-морошково-клюквенно-сфагновые невысокие кочки верхового болота (дернины *Sphagnum angustifolium*) ота; а также верховое болото Аламбаш.

Euglypha scutigera Penard, 1911 – Мочажины и межкочья проточных топей верхового болота (дернины *Sphagnum flexuosum*).

Euglypta strigosa Leidy, 1878 – верховое болото Аламбаш.

Placocista spinosa (Carter, 1865) Leidy, 1879 – Шейхцериево-сфагновые мочажины верхового болота (дернины *Sphagnum balticum*) и заболоченные края внутриболотного острова (Берёзов Остров), берёзово-осоково-сфагновые кочки (дернины *Sphagnum centrale*).

Sphenoderia fissirostris Penard, 1890 – верховое болото Аламбаш.

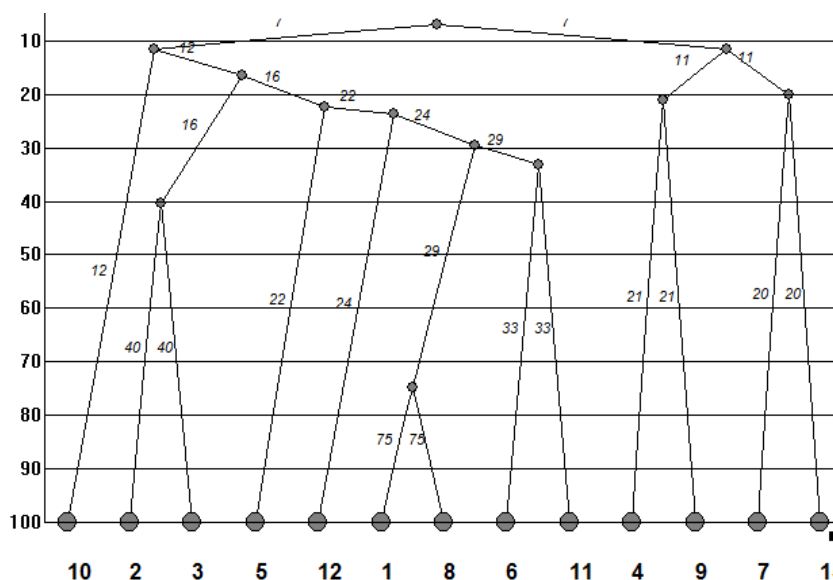
Сем. **Trinematidae** Hoogenraad et de Groot, 1940

Corythion dubium Taranek, 1881 – верховое болото Аламбаш.

Trinema complanatum Penard, 1890 – верховое болото Аламбаш.

Trinema enchelys Leidy, 1878 – верховое болото Аламбаш.

Trinema lineare Penard, 1890 – Заболоченные края внутриболотного острова (Берёзов Остров), сосново-берёзово-осоково-сфагновые кочки (дернины *Sphagnum wulfianum*).



Дендрограмма сходства сообществ раковинных амёб (по оси ОХ отмечены виды сфагновых мхов, по оси ОУ – значения коэффициента Чекановского-Сьёренсена (в %)).

Dendrogram of testate amoebae communities similarity (OX axis – numbers correspond to species listed below, OY axis – Czekanowski-Sørensen index (in %)).

Виды сфагновых мхов / Species of sphagnum mosses: 1 – *Sphagnum fallax*, 2 – *S. flexuosum*, 3 – *S. majus*, 4 – *S. centrale*, 5 – *S. riparium*, 6 – *S. russowii*, 7 – *S. wulfianum*, 8 – *S. angustifolium*, 9 – *S. rubellum*, 10 – *S. fuscum*, 11 – *S. magellanicum*, 12 – *S. balticum*, 13 – *S. cuspidatum*, 14 – *S. girgensohnii*, 15 – *S. squarrosum*.

Исследования позволили получить первые сведения о раковинных амёбах Вологодской области. Всего было зафиксировано 52 вида (АМОЕВОЗОА – 34, RHIZARIA – 18), причём на болоте Аламбаш (Харовский район) обнаружено 16 (АМОЕВОЗОА и RHIZARIA –

по 8), на Шиченгском болоте (в границах ландшафтного заказника «Шиченгский», Сямженский район) – 41 (АМОЕВОЗОА – 29, RHIZARIA – 12). Все виды являются новыми для биоты области в целом и для биоты её болот в частности.

Интерес вызывает анализ обитателей различных видов сфагновых мхов. Исследования показали, что в куртинах сфагновых мхов обнаруживается от 0 до 14 (в среднем 5) видов раковинных амёб. На основании расчётов коэффициента сходства Чекановского-Съернсена [Новаковский, 2004 (Novakovskiy, 2004)] можно утверждать, что каждый вид сфагнового мха формирует свои специфические условия, как среды обитания тестаций ($K_{sc}=0.07-0.40$ (0.75)) (рис.). Сильное сходство

($K_{sc}=0.75$) между *Sphagnum angustifolium* и *S. fallax*, вероятно, можно объяснить схожей морфологией (относятся к одной секции *Cuspidata*) и близкими экологическими предпочтениями.

Для выявления видового богатства тестаций были выполнены сборы 15 видов сфагновых мхов, имеющих различный диапазон экологических предпочтений (от евтрофных до олиготрофных) и, соответственно, выбирающих в качестве основных местообитаний разные типы болотных участков (см. таблицу).

Раковинные амёбы в сфагновых мхах различных болотных участков болота Шиченгское

Testate amoebas in *Sphagnum* mosses of different mire sites in the Shichenskoe mire

Болотный участок Mire site	Элемент микрорельефа Microrelief element	Экологическая группа Ecological group	Вид мха Moss species	Количество видов Number of species		
проточная топь	межкочья и мочажины	мезотрофный	<i>Sphagnum fallax</i>	4	12	16
			<i>Sphagnum flexuosum</i>	10		
		олиготрофный	<i>Sphagnum majus</i>	8	8	
грядово-мочажинные ком- плексы	кочки	олиготрофный	<i>Sphagnum angustifolium</i>	4	14	22
			<i>Sphagnum rubellum</i>	11		
	гряды		<i>Sphagnum fuscum</i>	3	7	
			<i>Sphagnum magellanicum</i>	4		
	мочажины		<i>Sphagnum balticum</i>	9	9	
			<i>Sphagnum cuspidatum</i>	0		
долинно-ручьевой комплекс	ковёр	евтрофный	<i>Sphagnum squarrosus</i>	5	5	5
облесённая окрайка	кочки	мезотрофный	<i>Sphagnum centrale</i>	14	19	19
			<i>Sphagnum girgensohnii</i>	1		
			<i>Sphagnum riparium</i>	2		
			<i>Sphagnum russowii</i>	6		
			<i>Sphagnum wulfianum</i>	2		

Наибольшее количество видов обнаружено на олиготрофных участках болота в рамках кочковато-мочажинных и грядово-мочажинных болотных комплексов. Из 22 видов, на кочках отмечено 14, на грядах – 7, а в шейхцеригово-сфагновых мочажинах – 9. В сильно обводнённых мочажинах (с доминированием *Sphagnum cuspidatum*) раковинных амёб не обнаружено. Минимальные значения тестаций ранее отмечались и для других видов сфагновых мхов, погружённых в воду (например, *S. majus* в условиях северной Карелии [Мазей и др., 2010 (Mazei et al., 2010)]).

В выжимках сфагновых мхов, растущих в межкочьях мезотрофной проточной топи, зафиксировано 16 видов раковинных амёб, из которых 2 вида обнаружены только в дернинах

Sphagnum fallax (*Hyalosphenia elegans*, *Nebela dentistoma*), 5 – *S. flexuosum* (*Diffugia globulosa*, *Cyphoderia compressa*, *Euglypha cristata*, *E. hyalina*, *E. scutigera*) и 4 – *S. majus* (*Arcella artocrea pseudocatinus*, *A. mitrata spectabilis*, *Nebela bigibossa*, *N. marginata*). Лишь один вид (*Hyalosphenia papilio*) был отмечен в куртинах основных доминирующих в топях видов сфагновых мхов, ещё 4 таксона (*Arcella discoides* aggr., *Cyclopyxis arcelloides*, *Assulina seminulum*, *Heleopera petricola*) встречаются в нескольких видах сфагнов. На облесённых окрайках болота и заболоченных краях внутриболотных островов обнаружено 19. Меньше всего видов (5) выявлено для белокрыльниково-сфагновых (*Sphagnum squarrosum*) ценозов по краям и урезу воды болотного ручья.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение протистов таёжных болот находится ещё на относительно начальном этапе. Практически любое исследование заканчивается выявлением целой серии регионально новых и редких видов. Приведённые в настоящей статье сведения следует рассматривать не как за-

вершённое исследование, а лишь как «материалы к фауне». Сравнение наших данных с такими по другим регионам таёжной зоны показывает, что состав раковинных амёб болот Вологодской области должен включать 100, а возможно и несколько более, видов.

Анализ видовых различий сообществ тес-
таций разных видов сфагновых мхов показал
индикаторные возможности данной группы
организмов. Стоит отметить, что подобные ра-

боты выполнены нами при анализе панцирных
клещей нескольких сфагнумов с разными эко-
логическими предпочтениями на болотах Ев-
ропейского Севера [Minor et al., 2016].

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят А.П. Мыльникову (ИБВВ РАН) за просмотр рукописи и ценные советы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабешко К.В. Экологические предпочтения сфагнобионтных раковинных амёб и их использование для рекон-
струкции гидрологического режима болот в голоцене: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2015.
23 с.
- Бобров А.А. Историческая динамика озёрно-болотных экосистем и сукцессии раковинных амёб (Testacea) // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 2. С. 215–223.
- Гиляров М.С. Почвенные раковинные амёбы (Testacea) и их использование при изучении болотных почв // Почвоведение. 1955. № 10. С. 61–65.
- Золотарев В.А., Жуков Б.Ф. Индикаторные сообщества микроперифитона разнотипных закисленных озёр // Труды Ин-та биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 1994. Вып. 70(73). Структура и функционирование экосистем кислых озёр. С. 144–169.
- Курына И.В. Экология раковинных амёб олиготрофных болот южной тайги Западной Сибири как индикаторов водного режима // Известия Пензенского гос. пед. ун-та им. В.Г. Белинского. 2011. № 25. С. 368–375.
- Леонов М.М. Видовое разнообразие и морфология солнечников (Heliozoa) водоёмов и водотоков Европейской части России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2012. 26 с.
- Мазей Ю.А., Бубнова О.А. Структура сообщества раковинных амёб в Наскафтымском моховом болоте (Среднее Поволжье) // Поволжский экол. журн. 2008. № 1. С. 39–47.
- Мазей Ю.А., Бубнова О.А., Цыганов А.Н., Чернышов В.А. Структура сообщества раковинных амёб в грядово-озерковом болотном комплексе северной тайги (Карелия, Россия) // Известия Самарского науч. центра РАН. 2010. Т. 12, № 1. С. 99–102.
- Мазей Ю.А., Бубнова О.А., Чернышов В.А. Структура сообщества раковинных амёб в сфагновой сплаvine се-
веротаёжного болота (Карелия, Россия) // Поволжский экол. журн. 2009а. № 2. С. 115–124.
- Мазей Ю.А., Цыганов А.Н. Изменения видовой структуры сообщества раковинных амёб вдоль средовых гради-
ентов в сфагновом болоте, восстанавливающемся после выработки торфа // Поволжский экол. журн. 2007.
№ 1. С. 24–33.
- Мазей Ю.А., Цыганов А.Н. Пресноводные раковинные амёбы. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 300 с.
- Мазей Ю.А., Цыганов А.Н., Бубнова О.А. Видовой состав и структура сообщества раковинных амёб в сфагно-
вом болоте на севере Карелии (Прибеломорская низменность) // Зоол. журн. 2009б. Т. 88, № 7. С. 771–782.
- Мазей Ю.А., Цыганов А.Н., Бубнова О.А. Видовой состав, распределение и структура сообщества раковинных
амёб мохового болота в Среднем Поволжье // Зоол. журн. 2007. Т. 86, № 10. С. 1155–1167.
- Мухин И.А., Филиппов Д.А. Об инфузориях некоторых внутриболотных водоёмов (болото Алексеевское-1,
Вологодская область) // Международный журн. прикладных и фундаментальных исследований. 2015. № 11–
1. С. 126–127.
- Новаковский А.Б. Возможности и принципы работы программного модуля «GRAPHS». Препринт. Сыктывкар,
2004. 28 с.
- Прокина К.И., Филиппов Д.А., Мыльников А.П. О гетеротрофных жгутиконосцах сфагновых мочажин верхо-
вых болот Европейского Севера России // Материалы VI Междунар. симп. «Биология сфагновых мхов»
(Санкт-Петербург; Ханты-Мансийск. 28 июля – 11 августа 2016 г.). Томск: Изд. Дом Томск. гос. ун-та, 2016.
С. 56–58.
- Филиппов Д.А. Растительный покров, почвы и животный мир Вологодской области (ретроспективный библио-
графический указатель). Вологда: Изд-во «Сад-Огород», 2010. 217 с.
- Филиппов Д.А., Бойчук М.А. Мхи Шиченгского ландшафтного заказника (Вологодская область) // Вестник Се-
верного (Арктического) федерального ун-та. Сер. Естеств. науки. 2015. № 2. С. 80–89.
- Филиппов Д.А., Прокин А.А., Пржиборо А.А. Методы и методики гидробиологического исследования болот:
учебное пособие. Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та, 2017. 207 с.
- Цыганов А.Н., Мазей Ю.А. Видовой состав и структура сообщества раковинных амёб заболоченного озера в
Среднем Поволжье // Успехи современной биологии. 2007. Т. 127, № 4. С. 405–415.
- Bobrov A.A., Charman D.J., Warner B.G. Ecology of Testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) on peatlands in Western
Russia with special attention to Niche separation in closely related taxa // Protist. 1999. Vol. 150, № 2. P. 125–136.
DOI: 10.1016/S1434-4610(99)70016-7
- Bobrov A.A., Charman D.J., Warner B.G. Ecology of testate amoebae from oligotrophic peatlands: specific features of
polytypic and polymorphic species // Biology Bulletin. 2002. Vol. 6. P. 605–617. DOI: 10.1023/A:1021732412503
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006.
Vol. 15. P. 1–130. DOI: 10.15298/arctoa.15.01

- Lamentowicz L., Gabka M., Lamentowicz M. Species composition of testate amoebae (Protists) and environmental parameters in a *Sphagnum* peatland // Polish Journal of Ecology. 2007. Vol. 55, № 4. P. 749–759.
- Mazei Yu.A., Bubnova O.A. Species composition and structure of testate amoebae community in a *Sphagnum* bog at the initial stage of its formation // Biology Bulletin. 2007. Vol. 34, № 6. P. 619–628. DOI: 10.1134/S1062359007060131
- Mazei Yu.A., Tsyganov A.N. Species composition, spatial distribution and seasonal dynamics of testate amoebae community in *Sphagnum* bog (Middle Volga region, Russia) // Protistology. 2007/8. Vol. 5, № 2/3. P. 156–206.
- Minor M.A., Ermilov S.G., Philippov D.A., Prokin A.A. Relative importance of local habitat complexity and regional factors for assemblages of oribatid mites (Acari: Oribatida) in *Sphagnum* peat bogs // Experimental and Applied Acarology. 2016. Vol. 69, № 4. P. 1–12. DOI: 10.1007/s10493-016-0075-9

REFERENCES

- Babeshko K.V. 2015. Ekologicheskiye predpochteniya sfagnobiontnykh rakovinnykh amyob i ikh ispol'zovaniye dlya rekonstruktsii gidrologicheskogo rezhima bolot v golotsene [Ecological preferences of sphagnobiontic testate amoebae and their use for reconstruction of the hydrological regime of mires in the Holocene]. Avtoreferat dissertatsii na soiskanie uchenoj stepeni kandidata biol. nauk. Nizhnij Novgorod. 23 s. [In Russian]
- Bobrov A.A. 2003. Istoricheskaya dinamika ozyorno-bolotnykh ekosistem i suksessii rakovinnykh amyob (Testacea) [Historical dynamics of lake-bog ecosystems and successions of shell amoebae (Testacea, Protista)] // Zoologicheskij zhurnal. Vol. 82, № 2. S. 215–223. [In Russian]
- Bobrov A.A., Charman D.J., Warner B.G. 1999. Ecology of Testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) on peatlands in Western Russia with special attention to Niche separation in closely related taxa // Protist. Vol. 150, № 2. P. 125–136. DOI: 10.1016/S1434-4610(99)70016-7
- Bobrov A.A., Charman D.J., Warner B.G. 2002. Ecology of testate amoebae from oligotrophic peatlands: specific features of polytypic and polymorphic species // Biology Bulletin. Vol. 6. P. 605–617. DOI: 10.1023/A:1021732412503
- Gilyarov M.S. 1955. Pochvennye rakovinnye amyoby (Testacea) i ikh ispol'zovanie pri izuchenii bolotnykh pochv [Soil testate amoeba (Testacea) and their use in the study of mire soils] // Pochvovedenie. № 10. S. 61–65. [In Russian]
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. Vol. 15. P. 1–130. DOI: 10.15298/arctoa.15.01
- Kurina I.V. 2011. Ekologiya rakovinnykh amyob oligotrofnnykh bolot yuzhnoj tajgi Zapadnoj Sibiri kak indikatorov vodnogo rezhima [Ecology of testate amoebae as hydrological regime indicators in oligotrophic peatlands in the southern taiga of Western Siberia] // Izvestiya PGPU im. V.G. Belinskogo. Ser. Estestvennye nauki. № 25. S. 368–375. [In Russian]
- Lamentowicz L., Gabka M., Lamentowicz M. 2007. Species composition of testate amoebae (Protists) and environmental parameters in a *Sphagnum* peatland // Polish Journal of Ecology. Vol. 55, № 4. P. 749–759.
- Leonov M.M. 2012. Vidovoe raznoobrazie i morfologiya solnechnikov (Heliozoa) vodoyomov i vodotokov Yevropejskoj chasti Rossii [Species diversity and morphology of Heliozoa of water bodies and water courses in European part of Russia]. Avtoreferat dissertatsii na soiskanie uchenoj stepeni kandidata biol. nauk. Moskva. 26 s. [In Russian]
- Mazei Yu.A., Bubnova O.A. 2007. Species composition and structure of testate amoebae community in a *Sphagnum* bog at the initial stage of its formation // Biology Bulletin. Vol. 34, № 6. P. 619–628. DOI: 10.1134/S1062359007060131
- Mazei Yu.A., Bubnova O.A. 2008. Struktura soobshchestva rakovinnykh amyob v Naskaftymskom mokhovom bolote (Sredneye Povolzh'ye) [Testate amoebae community structure in the Naskaftym *Sphagnum* bog (Middle-Volga Region)] // Povolzhskij ekologicheskij zhurnal. № 1. S. 39–47. [In Russian]
- Mazei Yu.A., Bubnova O.A., Chernyshov V.A. 2009a. Struktura soobshchestv rakovinnykh amyob v sfagnovoj splavine severotayozhnogo bolota (Kareliya, Rossiya) [Testate amoebae community structure in a *Sphagnum* quagmire of a northern taiga bog (Karelia, Russian Federation)] // Povolzhskij ekologicheskij zhurnal. № 2. S. 115–124. [In Russian]
- Mazei Yu.A., Bubnova O.A., Tsyganov A.N., Chernyshov V.A. 2010. Struktura soobshchestv rakovinnykh amyob v gryadovo-ozerkovom bolotnom komplekse severnoj tajgi (Kareliya, Rossiya) [Testate amoebae community structure in a hummock-lake bog in north taiga (Karelia, Russia)] // Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN. Vol. 12, № 1. S. 99–102. [In Russian]
- Mazei Yu.A., Tsyganov A.N. 2006. Presnovodnye rakovinnye amyoby [Freshwater Testate Amoebae]. Moskva: Izd-vo nauchnykh izdanij KMK. 300 s. [In Russian]
- Mazei Yu.A., Tsyganov A.N. 2007. Izmeneniya vidovoj struktury soobshchestva rakovinnykh amyob vdol' sredovykh gradiyentov v sfagnovom bolote, vosstanavlivayushchemsya posle vyrabotki torfa [Changes of the testate amoebae community structure along environmental gradients in a sphagnum-dominated bog under restoration after peat excavation] // Povolzhskij ekologicheskij zhurnal. № 1. S. 24–33. [In Russian]
- Mazei Yu.A., Tsyganov A.N. 2007/8. Species composition, spatial distribution and seasonal dynamics of testate amoebae community in *Sphagnum* bog (Middle Volga region, Russia) // Protistology. Vol. 5, № 2/3. P. 156–206.
- Mazei Yu.A., Tsyganov A.N., Bubnova O.A. 2007. Vidovoj sostav, raspredelenie i struktura soobshchestv rakovinnykh amyob mokhovogo bolota v Srednem Povolzh'e [The species composition, distribution, and structure of a testate

- amoeba community from a moss bog in the Middle Volga River basin] // Zoologicheskij zhurnal. Vol. 86, № 10. S. 1155–1167. [In Russian]
- Mazei Yu.A., Tsyganov A.N., Bubnova O.A. 2009b. Vidovoj sostav i struktura soobshchestva rakovinnykh amyob v sfagnovom bolote na severe Karelii (Pribelomorskaya nizmennost') [The species composition and community structure of testate amoebae in *Sphagnum* bogs of Northern Karelia (the White sea lowland)] // Zoologicheskij zhurnal. Vol. 88, № 7. S. 771–782. [In Russian]
- Minor M.A., Ermilov S.G., Philippov D.A., Prokin A.A. 2016. Relative importance of local habitat complexity and regional factors for assemblages of oribatid mites (Acari: Oribatida) in *Sphagnum* peat bogs // Experimental and Applied Acarology. Vol. 69, № 4. P. 1–12. DOI: 10.1007/s10493-016-0075-9
- Mukhin I.A., Philippov D.A. 2015. Ob infuzoriyakh nekotorykh vnutribolotnykh vodoyomov (boloto Alekseevskoe-1, Vologodskaya oblast') [On infusoria of some intramire water bodies (Alekseevskoe-1 mire, the Vologda Region)] // Mezhdunarodnyj zhurnal prikladnykh i fundamental'nykh issledovanij. № 11–1. S. 126–127. [In Russian]
- Novakovskiy A.B. 2004. Vozmozhnosti i printsipy raboty programmnogo modulya «GRAPHS». Preprint [Features and principles of the “GRAPHS” software module. Preprint]. Syktyvkar. 28 s. [In Russian]
- Philippov D.A. 2010. Rastitel'nyj pokrov, pochvy i zhivotnyj mir Vologodskoj oblasti (retrospektivnyj bibliograficheskij ukazatel') [Plants, soils and animals of the Vologda Region (retrospective bibliographical index)]. Vologda: Izd-vo “Sad-Ogorod”. 217 s. [In Russian]
- Philippov D.A., Boychuk M.A. 2015. Mkhii Shichenskogo landshaftnogo zakaznika (Vologodskaya oblast') [Mosses of the Shichenskiy Landscape Reserve (Vologda Region)] // Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) federal'nogo universiteta. Ser. Estestvennye nauki. № 2. S. 80–89. [In Russian]
- Philippov D.A., Prokin A.A., Przhiboro A.A. 2017. Metody i metodiki gidrobiologicheskogo issledovaniya bolot: uchebnoe posobie. [Methods and methodology of hydrobiological study of mires: tutorial]. Tyumen': Izd-vo Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. 207 s. [In Russian]
- Prokina K.I., Philippov D.A., Mylnikov A.P. 2016. O geterotrofnnykh zhgutikonostsakh sfagnovykh mochazhin verkho-vykh bolot Evropejskogo Severa Rossii [On heterotrophic flagellates of raised bogs *Sphagnum* hollows in the North of European Russia] // Materialy VI Mezhdunar. simp. “Biologiya sfagnovykh mkhov” (Sankt-Peterburg; Khanty; Khanty-Mansiysk. 28 iyulya – 11 avgusta 2016 g.). Tomsk. S. 56–58 [In Russian]
- Tsyganov A.N., Mazei Yu.A. 2007. Vidovoj sostav i struktura soobshchestva rakovinnykh amyob zabolochennogo ozera v Srednem Povolzh'ye [The species composition and structure of testate amoebae community in a bogged lake in the Middle Volga basin] // Uspekhi sovremennoj biologii. Vol. 127, № 4. S. 405–415. [In Russian]
- Zolotarev V.A., Zhukov B.F. 1994. Indikatornye soobshchestva mikroperifitona raznotipnykh zakislennykh ozyor [Indicator communities of microperiphyton of polytypic acidified lakes] // Trudy Instituta biologii vnutrennikh vod RAN. Vol. 70(73). Struktura i funkcionirovanie ekosistem atsidnykh ozyor. S. 144–169. [In Russian]

FIRST DATA ON TESTATE AMOEBAS (TESTACEA) IN MIRES OF VOLOGDA REGION, RUSSIA

D. A. Philippov, M. M. Leonov

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences
Borok, 152742, Russia, e-mail: philippov_d@mail.ru*

The first data on testate amoebas in Vologda Region were obtained in 2010 and 2011, in the course of study of *Sphagnum* communities of the two raised bogs, Alambash and Shichenskoe. Fifty-two species of Testacea were recorded (AMOEOZOA – 34, RHIZARIA – 18) all being new for Vologda Region in general and for its mire biota in particular; 0 to 14 testacean species were found in mires of different types (five species, in average). The maximum number of species (22) was registered in the oligotrophic mire sites, including 14 species in hummocks, 7 in ridges, and 9 in *Scheuchzeria–Sphagnum* hollows. In heavily watered hollows (with *Sphagnum cuspidatum* predominant), no testate amoebas were found. In squeezes of *Sphagnum* growing on the sites between the hummocks, 16 testacean species were registered, two of which were found only in *Sphagnum fallax* mats (*Hyalosphenia elegans*, *Nebela dentistoma*), five in *S. flexuosum* mats (*Diffugia globulosa*, *Cyphoderia compressa*, *Euglypha cristata*, *E. hyalina*, *E. scutigera*), and four in *S. majus* mats (*Arcella artocrea pseudocatinus*, *A. mitrata spectabilis*, *Nebela bigibossa*, *N. marginata*). In mesotrophic lags, only one species, *Hyalosphenia papilio*, was found in mats of all dominant *Sphagnum* species, four species (*Arcella discoides* aggr., *Cyclopyxis arcelloides*, *Assulina seminulum*, *Heleopera petricola*) were registered in several *Sphagnum* species. Nineteen species were found in forested margins and paludified edges of intramire islands. The least number of species (5) was found in the *Calla–Sphagnum* habitat in lateral parts and in the water margin at the banks of mire stream. Relatively small values of the Sørensen-Czekanowski index (0.07–0.40 (0.75)) testify to the fact that various *sphagnum* species form specific environment for testate amoebas.

Keywords: testate amoebas, protists of mires, raised bog, mire water bodies, *Sphagnum*, mire Shichenskoe, Vologda Region

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ГИДРОБИОЦЕНОЗОВ РАЗНОТИПНЫХ БОЛОТНЫХ ВОДОЁМОВ И ВОДОТОКОВ

Д. А. Филиппов

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: philippov_d@mail.ru

В работе обосновывается выделение особого направления гидробиологии – *гидробиология болот*, как науки о биологических процессах в разнотипных водных объектах болот и их связи со средой. Основной целью гидробиологии болот признается изучение закономерностей формирования биологического разнообразия, структурно-функциональной организации, сезонной, межгодовой и многолетней динамики биоценозов болотных водоёмов и водотоков. В качестве объекта исследования выступают все живые организмы, обитающие в болотных водоёмах и водотоках, а предметом исследования является структура и экологическая роль сообществ гидробионтов в функционировании экосистем болотных водоёмов и водотоков. Постулируется, что тип болотного водного объекта (включая его происхождение, положение в пределах болотного массива, морфометрию) определяет структурно-функциональную организацию его экосистемы. Данные утверждения проверяются и иллюстрируются авторскими данными, полученными в результате многолетних исследований Шиченгского болота (Вологодская область). Описываются особенности таксономического, экологического состава и структурно-функциональной организации гидробиоценозов разнотипных болотных водных объектов данного болота, включая такие подсистемы как растительность, бактерио-, фито-, зоопланктон, макрозообентос; роль сфагновых мхов как ключевого таксона, особенности ценогенеза различных компонентов гидробиоценозов болот.

Ключевые слова: структура, болотные водоёмы, озеро, ручей, топь, мочажина, макрофиты, зоопланктон, фитопланктон, бактериопланктон, зообентос, биоразнообразие, Вологодская область.

ВВЕДЕНИЕ

В современной науке актуальными остаются такие фундаментальные проблемы как изучение закономерностей существования и развития водных организмов, формирования структуры и функционирования их сообществ в ходе сукцессии экосистем и в зависимости от влияния абиотических и биотических факторов среды. Решение подобных задач осуществляется в рамках водной экологии с учётом всего многообразия океанических и континентальных водных объектов, при этом большое значение имеет существование самостоятельных разделов – гидробиология морей, озёр, водохранилищ, прудов, рек, ручьёв и некоторых других типов водных объектов. Однако крайне мало внимания уделяется болотам, несмотря на то, что именно эти экосистемы являются одними из наиболее представленных на территории России – до 20% площади страны [Вомперский и др., 2005 (Vompersky et al., 2005); Vompersky et al., 2011 и др.].

Болотообразование является естественным процессом, идущими при контакте двух сред жизни – водной и наземной, а единственный непререкаемый признак болот – торфообразование, возможно только в водной среде. В пределах болотного массива вода находится в живых организмах или аккумулируется внутри торфяного тела (в связанном и свободном состояниях), скапливается и движется на его поверхности или на поверхности залежи. Поверхностные (и лишь отчасти подземные) воды со-

ставляют болотные водные объекты, которые различаются по своему происхождению (естественные / искусственные; первичные / вторичные; временные / постоянные), степени проточности или застойности вод (водотоки / топи / водоёмы), химическому составу вод, положению в мезорельефе, морфометрическим характеристикам (размеры, глубины, очертания контуров берегов) и т.д. Традиционно к водным объектам болот относят остаточные озёра, вторичные озёра и озерки, мочажины, топи, болотные ручьи и реки, источники, а также копанные торфяные канавы, карьеры, колодцы и др.

Терминология и вопросы классификации гидрографической сети болот обсуждаются в ряде работ [Богдановская-Гиенэф, 1948, 1953, 1955, 1969 и др. (Bogdanovskaia-Guihéneuf, 1948, 1953, 1955, 1969 et al.); Галкина и др., 1949 (Galkina et al., 1949); Иванов, 1953, 1957 (Ivanov, 1953, 1957); Романова, 1953, 1961 и др. (Romanova et al., 1953, 1961 et al.); Мазинг, 1963, 1994 (Mazing, 1963, 1994); Батуев, 2010 (Batuev, 2010); Панов, 2017 (Panov, 2017) и др.].

Болотные водоёмы и водотоки редко становятся объектом исследований гидробиологов, что косвенно подтверждается анализом библиографических указателей. Например, лишь в 30 публикациях, из более чем 5000 приведённых в ретроспективных библиографиях по гидрофильным растениям России и сопредельных территорий [Кузьмичев, 2002 (Kuzmichev, 2002); Гарин, 2006 (Garin, 2006)] за период с

1801 по 2006 гг., затрагиваются проблемы за-
растания водоёмов болот. В библиографиче-
ских изданиях, посвящённых планктону конти-
нентальных водоёмов [Киселёв, 1979а, 1979б
(Kiselev, 1979a, 1979b); Киселёв, Стрелков,
1980 (Kiselev, Strelkov, 1980); Андроникова,
1981, 1984 (Andronikova, 1981, 1984)] и охваты-
вающих период с 1961 по 1982 гг., приводится
более 8800 публикаций¹, из которых информа-
ция о болотах содержится лишь в 40 (0.45% от
общего числа изданных в СССР работ).

Слабая разработанность данной тематики
в некой степени отражается и в учебной лите-
ратуре. Например, при анализе содержания ос-
новных отечественных учебников по гидробио-
логии [Зернов, 1934, 1949 (Zernov, 1934, 1949);
Березина, 1953, 1973 (Berezina, 1953, 1973);
Константинов, 1967, 1986 (Konstantinov, 1967,
1986); Кожова, 1987 (Kozhova, 1987); Семер-
ной, 2008 (Semernoy, 2008); Зилов, 2009 (Zilov,
2009) и др.] выяснилось, что болотам уделено
крайне мало внимания и материалы о них уме-
щаются, как правило, в 0.2–0.3 печатных листа
(при общем объёме книг от 26 до 36 листов).
Некоторым исключением может служить лишь
обзорная работа профессора И.А. Киселёва
[1950 (Kiselev, 1950)] «Жизнь в болотах и бо-
лотных отложениях», опубликованная в треть-
ем томе книги «Жизнь пресных вод СССР». Специальные отечественные издания по гидро-
биологии болот нами не обнаружены².

Помимо отсутствия современных обоб-
щающих учебно-методических работ, слабая
привлекательность болотных водоёмов для ис-
следователей обусловлена рядом объективных
и субъективных причин^{3,4}. Среди них следует

отметить низкую хозяйственную значимость и
труднодоступность объектов, их специфику
(например, малые размеры, низкий уровень во-
ды и т.п.), а также ограниченностью в приме-
нении ряда традиционных методов и методик.
Проблемы возникают и в связи со сложностью
самого объекта исследований. Так, большинст-
во гидробиологов, отлично зная свой объект
(планктон, перифитон, и т.п.), недостаточно
внимания уделяют болотам как природным
системам. В то же время болотоведы, как пра-
вило, изучают лишь растительный покров бо-
лот и их стратиграфию. Подобные противоре-
чия отражаются в невозможности проведения
корректного сравнения, анализа, использования
и применения полученных данных.

Болотные водоёмы и водотоки уникальны
по своему происхождению, они интересны тем,
что в них формируются особые биоценоличе-
ские комплексы, которые с одной стороны от-
ражают генезис и характерные черты самого
болота (трофность, режим водно-минерального
питания, система проточности или стока и др.),
а с другой несут индивидуальные особенности
саморазвития данных водных объектов. «Двой-
ственная» природа болотных водоёмов даёт
возможность, а иногда и требует их изучения
учёными различных специальностей и направ-
лений (болотоведами, лимнологами, гидробио-
логами различных профилей, микробиологами,
ботаниками, гидрологами, гидрохимиками,
торфоведами, геологами).

На наш взгляд, биологические и экологи-
ческие аспекты экосистем болотных водоёмов
и водотоков имеют новое научное значение в
рамках *гидробиологии болот* [Филиппов, 2015а
(Philippov, 2015a)].

Гидробиология болот – это научное на-
правление о биологических процессах в разно-
типных водных объектах болот и их связи со
средой. Основная цель гидробиологии болот
состоит в изучении закономерностей формиро-
вания биологического разнообразия, структур-
но-функциональной организации, сезонной,
межгодовой и многолетней динамики биоцено-
зов болотных водоёмов и водотоков. В качестве
объекта исследования выступают все живые
организмы, обитающие в болотных водоёмах и
водотоках (именно в водных объектах болотно-
го генезиса, а не болотах!), а предметом иссле-
дования является структура и экологическая
роль сообществ гидробионтов в функциониро-
вании экосистем болотных водоёмов и водото-
ков [Филиппов, 2015а (Philippov, 2015a)].

Одним из направлений гидробиологии
болот является исследование типологических
особенностей болотных водоёмов и водотоков.

¹ На самом деле количество источников в указателях
значительно больше. Это связано с особенностями
структурирования библиографических цитат внутри
изданий, когда материалы и тезисы докладов
различных конференций объединены под общим
заголовком сборника, а не расписаны как
отдельные/самостоятельные публикации.

² Мы не берём в расчёт учебное пособие «Методы и
методики гидробиологического исследования
болот», вышедшее в свет лишь в середине этого
года [Филиппов и др., 2017 (Philippov et al., 2017)].

³ «... Болота – это не леса, не луга и не степи.
Только тот, кто когда-нибудь провёл полевой сезон
в болотах, постоянно в воде, без всяких дорог, в
окружении комаров и гнуса, рискуя порой жизнью,
может понять трудности этой специальности ...»
[Нейштадт, 1966: 903 (Neustadt, 1966: 903)].

⁴ «... Из всех полевых геоботанических
исследований наиболее тяжелы работы на болотах;
они связаны с почти постоянным пребыванием в
воде, трудностями передвижения, обилием комаров,
оводов и т.д. ...» [Абрамова, Липатова, 1967: 283
(Abramova, Lipatova, 1967: 283)].

В качестве основной гипотезы можно предположить, что тип болотного водного объекта (включая его происхождение, положение в пределах болотного массива, морфометрию) определяет структурно-функциональную организацию его экосистемы. Проверка исходного утверждения возможна только при получении исходных материалов и сведений в границах

ТЕРРИТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

Для проведения исследований в качестве модельной территории была выбрана Вологодская область – одна из крупнейших в Европейской России (145.7 тыс. км²). Регион имеет относительно высокую степень заболоченности (более 17% территории) [Филоненко, Филиппов, 2013 (Filonenko, Philippov, 2013)], характеризуется многообразием типичных и уникальных типов болотных массивов и внутриболотных водоёмов и водотоков, при этом изученность биологического и ландшафтного разнообразия болот и разнотипных болотных водных

объектов невелика [Филиппов, 2010 (Philippov, 2010), с доп. и уточн.].

Основная цель настоящей работы – выявление экологических и гидробиологических особенностей структурной организации биоценозов основных типов водных экосистем болот, находящихся на разных стадиях их сукцессий.

Непосредственные гидробиологические исследования проводились нами на Шиченгском водно-болотном угодье, расположенном в центральной части Сямженского муниципального района Вологодской области (59°53' – 60°03' с.ш., 41°14' – 41°27' в.д.) в пределах подзоны средней тайги. В его состав входит болото Шиченгское, а также целый ряд разнотипных болотных водоёмов и водотоков (рис. 1).

Непосредственные гидробиологические исследования проводились нами на Шиченгском водно-болотном угодье, расположенном в центральной части Сямженского муниципального района Вологодской области (59°53' – 60°03' с.ш., 41°14' – 41°27' в.д.) в пределах подзоны средней тайги. В его состав входит болото Шиченгское, а также целый ряд разнотипных болотных водоёмов и водотоков (рис. 1).

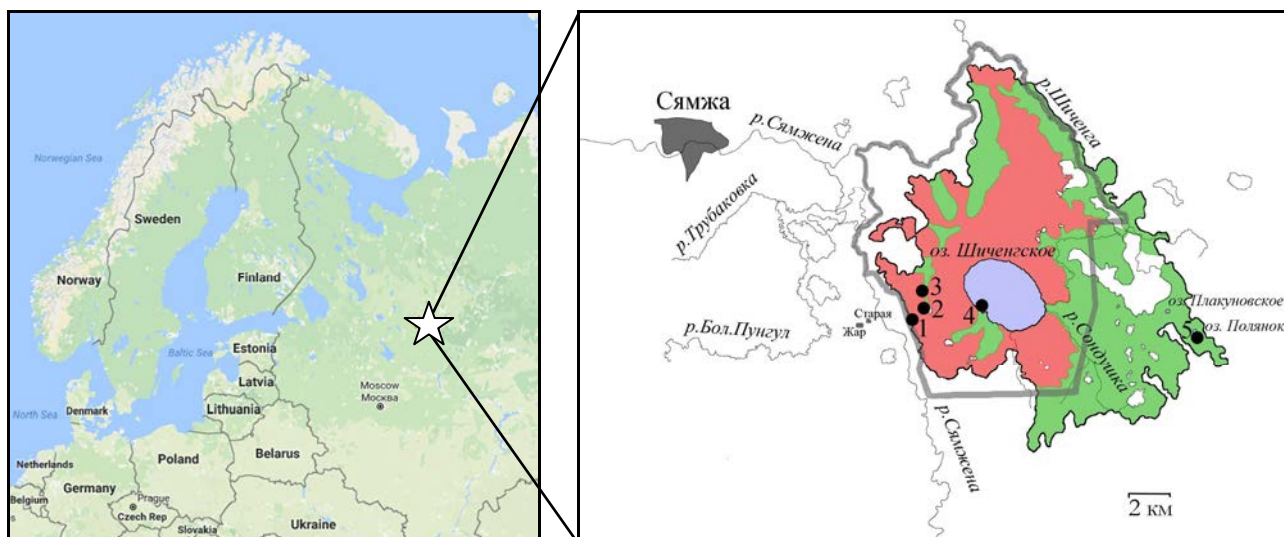


Рис. 1. Территория исследований и основные пункты отбора проб (1 – болотный ручей, 2 – сфагновая мочажина, 3 – проточная топь, 4 – оз. Шиченгское, 5 – оз. Полянок). Чёрной линией обозначены границы Шиченгского водно-болотного угодья, серой жирной линией – границы ландшафтного заказника.

Fig. 1. Research area and main sampling points (1 – mire stream, 2 – *Sphagnum* hollow, 3 – lagg, 4 – Lake Shichenskoye, 5 – Lake Polyanok). Black line marks the boundaries of the wetland “Shichenskoye”, gray bold line marks boundaries of the landscape reserve.

Болото представляет собой крупную (159 км²) болотную систему, сформировавшуюся на юго-восточных отрогах Харовской гряды в обширной озёрно-ледниковой котловине, окружённой моренными и камовыми холмами, преимущественно лимногенным путём.

По классификации Т.К. Юрковской [1992 (Yurkovskaya, 1992)] болото Шиченгское относится к кассандрово-морозково-сфагновому печорско-онежскому типу группы Северовосточноевропейских сфагновых верховых болот класса Сфагновые болота [Филиппов, 2011 (Philippov, 2011)].

В настоящее время болото находится в основном на олиготрофной стадии развития. Значительные участки заняты сосново-кустарничково-сфагновыми, кустарничково-сфагновыми и пушицево-кустарничково-сфагновыми сообществами в пределах грядово-мочажинных, кочковато-мочажинных и коврово-мочажинных болотных комплексов. На кочках и грядах доминирует *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr., реже *S. angustifolium* (C.E.O. Jensen. ex Russow) C.E.O. Jensen и *S. magellanicum* Brid., в мочажинах – *S. cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm., *S. balticum* (Russow) C.E.O. Jensen, реже

S. majus (Russow) C.E.O. Jensen, *S. fallax* (H. Klinggr.) H. Klinggr. Близ внутриболотных минеральных островов формируются необлесённые (открытые) болотнотравяно-сфагновые мезоолиготрофные проточные топи. Окрайки болота выражены слабо, как правило, облесены мелколиственными породами (*Betula pubescens* Ehrh., *Salix pentandra* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) и имеют евтрофный характер.

В центральной части болота расположено крупное внутриболотное проточное озеро Шиченгское (10.2 км²). Оно имеет форму почти правильного овала достаточно мелководно (средние глубины не превышают 1.2–2.3 м), берега низкие и заболоченные, дно ровное с небольшим поднятием в центре, донные отложения – силикатные сапропели. Зарастание прибрежное, реже фрагментарное; также имеются травяно-сфагновые сплавины. Преобладают кубышковые, рдестовые (*Potamogeton natans* L.), рдестово-кубышковые ценозы. Озеро окружено в основном мезоолиго- и олиготрофными болотными участками.

В оз. Шиченгское впадает около десяти ручьёв и две малые реки – Сондушка и Глухая Сондушка. Озеро служит истоком р. Шиченга – правым притоком р. Сямжена (бассейн Белого моря). По берегам и в небольшой долине р. Шиченга выражены евтрофные заливаемые травяные болотные участки. Для юго-восточной части болота (между рр. Шиченга, Сондушка, Глухая Сондушка) наиболее харак-

терны евтрофные и отчасти мезотрофные травяно-гипновые и травяно-сфагновые болотные фитоценозы.

В восточной краевой части Шиченгского болота расположено ещё два озера – Полянок и Плакуновское. Озёра имеют овальную форму, при небольшой площади (0.037 и 0.04 км², соответственно) они достаточно глубоководны (6–7 м), глубины нарастают постепенно от берегов к центру озера, донные отложения представлены илами и торфянистыми отложениями. Зарастание данных озёр прибрежное, отчасти донное; сплавины крайне редки. Водоёмы окружены облесёнными евтрофными напорного грунтового питания болотными участками.

Болото не подвергается прямому антропогенному воздействию. Анализ химических элементов во мхах (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum*), собранных на кочках и грядах олиготрофных участков болота близ урочища Берёзов Остров, показал, что содержание большинства тяжёлых металлов находится на уровне фоновых значений для северных территорий [Шевченко и др., 2011 (Shevchenko et al., 2011); Гапеева и др., 2015 (Gapeeva et al., 2015)].

С 1987 г. значительная часть территории Шиченгского болота входит в состав одноименного регионального комплексного заказника. В настоящее время он имеет площадь 136.1 км² и является самым крупным ландшафтным заказником Вологодской области.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В границах Шиченгского водно-болотного угодья исследования выполнялись на 5 объектах (рис. 1, 2).

Три станции (проточная топь (59°56'42" с.ш., 41°17'07" в.д.), сфагновая мочажина (59°56'30" с.ш., 41°16'57" в.д.), болотный ручей (59°56'25" с.ш., 41°16'06" в.д.)) располагались в юго-западной части Шиченгского болота и на них отбор гидробиологического материала проводился 11 раз: в вегетационный период 2012 г. (27.05, 27.06, 27.07, 27.08, 27.09), 2013 г. (26.05, 15.07, 18.09) и 2014 г. (23.05, 18.07, 19.09). Внутриболотные озёра, в силу очень слабой доступности, посещались значительно реже. Так отбор проб в оз. Шиченгское проводился в его юго-западной части (59°56'59" с.ш., 41°19'15" в.д.) дважды (28.07.2012 и 16.07.2014), а в оз. Полянок (59°56'58" с.ш., 41°31'40" в.д.) гидробиологическую съёмку удалось выполнить лишь один раз (14.07.2014).

Помимо этих результатов в работе в некой степени использованы материалы наблюдений и исследований, выполненных в другие годы (2001–2011 и 2015, 2016 гг.), основная

цель которых была связана, прежде всего, с выявлением биоразнообразия и уточнением экологических предпочтений видов из разных систематических групп.

Настоящая работа выполнена благодаря возможности применения комплекса традиционных (адаптированных к специфическим условиям болотных водных объектов) и современных методов и методик изучения водно-болотных экосистем, в том числе:

- рекогносцировочные, маршрутно-ключевые и стационарные методы полевых исследований, направленные на выполнение ландшафтной и гидробиологической съёмки ключевых точек/станций, сбор и гербаризацию высших и криптогамных растений, отбор гидробиологических и гидрохимических проб воды, образцов торфа на общетехнический и агрохимический анализ и др.;

- методы дистанционного зондирования поверхности Земли и ГИС-технологии;

- методы световой, трансмиссионной и сканирующей электронной микроскопии для идентификации таксономического состава био-

ты и количественных показателей структурных элементов болотных водоёмов и водотоков;

– частные методы (например, спектрофотометрический метод для оценки содержания хлорофилла “а” в воде; макро- и микроскопический метод определения ботанического состава и степени разложения торфов и др.);

– современные методы обработки, анализа и интерпретации полученного материала,

включая методы статистической обработки данных.

Детальное описание методов и методик, а также программы наших исследований болотных водоёмов и водотоков приведено в специальной работе [Филиппов и др., 2017 (Philippov et al., 2017)].

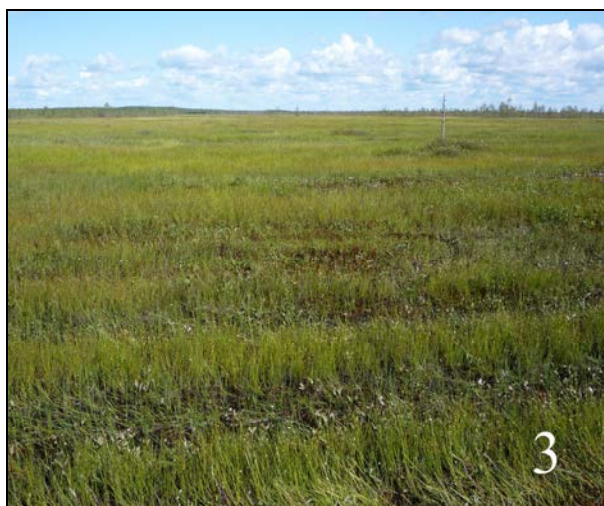
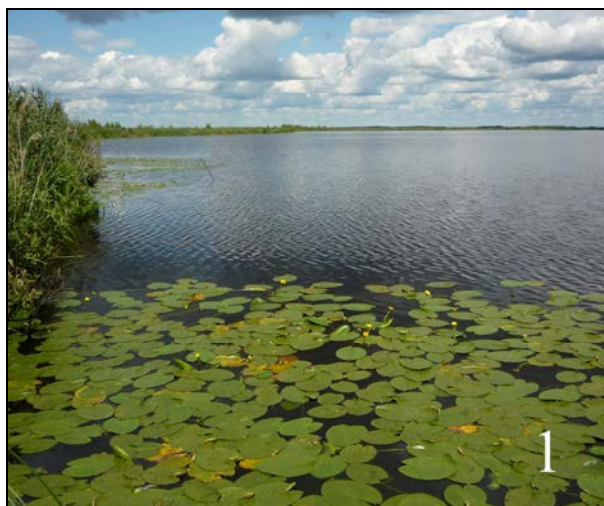


Рис. 2. Болотные водные объекты: 1 – озеро Шиченгское, 2 – болотный ручей, 3 – проточная топь, 4 – сфагновая мочажина.

Fig. 2. Mire water objects: 1 – Lake Shichenskoye, 2 – mire stream, 3 – lagg, 4 – *Sphagnum* hollow.

Непосредственно в границах модельного объекта – Шиченгского водно-болотного угодья – было загербаризировано около 800 листов сосудистых растений, собрано более 500 конвертов мохообразных, 60 конвертов (содержащих по 2–7 видов) лишайников, 25 образцов агариковых базидиомицетов, оформлено более 120 геоботанических описаний, составлено 30 флористических списков для болотных водных объектов. На сетке стандартных станций (два озера, ручей, топь, мочажина) в течение трёх полевых сезонов отобрано 36 проб на гидрохимию (в каждой пробе анализировалось 10–

12 показателей); 110 проб на вирио- и бактериопланктон; 130 проб зоопланктона; 40 проб воды на содержание в нём хлорофилла; 50 фиксированные пробы фитопланктона и 45 живых проб для последующего их культивирования (ряд выделенных штаммов пресноводных водорослей помещён в коллекцию культур BOROK WDCM602); 120 фиксированных и 120 живых проб гетеротрофных жгутиконосцев; 50 проб донных отложений для анализа макрофауны; 15 проб различных видов сфагновых мхов для изучения качественного состава раковинных амёб и солнечников; 18 проб четырёх видов

сфагновых мхов на изучение состава и структуры орибатидных комплексов. Также выполнен отбор проб торфов верхних горизонтов в разных частях болота на ботанический анализ (55 образцов) и химический анализ (110 образцов); получены материалы о пространственно-временной изменчивости температуры и относительной влажности воздуха на трёх станциях (2013–2015 гг.); собраны пробы 3 видов мхов на химический анализ (2009 и 2014 гг.); выпол-

нены количественные учёты хортобионтных насекомых на трёх станциях (2013 г.).

Обработка проб проводилась совместно с целым рядом узких специалистов, которым я выражаю искреннюю признательность. Результаты исследования Шиченгского водно-болотного угодья в значительной части опубликованы (комплексные работы – совместно со специалистами, участвовавшими в обработке и интерпретации материала).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Формирование и развитие гидрографической сети болота

Основные контуры гидрографической сети Вологодской области сформировались в дочетвертичное время, а неоднократные оледенения и неотектонические движения лишь изменяли её рисунок, направление речного стока и положение водоразделов [Воробьев, 2007 (Vorobyov, 2007)]. Современный вид водные объекты приобрели уже в послеледниковое время. В понижениях рельефа (заполненных, в той или иной степени, мореной в ледниковое время и водно-ледниковыми отложениями в межледниковья) начали скапливаться потоки талых ледниковых вод, формируя обширные водоёмы. Максимальный уровень заполнения последних на территории Вологодской области составлял 140–150 м [Квасов, 1975 (Kvasov, 1975); Воробьев, 2007 (Vorobyov, 2007)], поэтому можно утверждать, что Шиченгская древнеозёрная котловина с абсолютными высотами 130–150 м н.у.м. была заполнена водой. По мере спада уровня воды в древнем Шиченгском озере формировалась террасированная озёрно-ледниковая низменность, в центре которой сохранилось до наших дней крупное остаточное озеро Шиченгское (существенно сократившее свои исходные размеры), а на обширных освободившихся мелководьях начались первичные сукцессии и инициировалось болотообразование.

В зависимости от уровня воды на обсыхающих и обсохших мелководьях формировались прибрежно-водные и водно-болотные биотопы. Это могли быть евтрофные хвощёвые, хвощёво-осоковые, хвощёво-травяные, а также древесные (например, с доминированием ели, чёрной ольхи, берёзы) и древесно-травяные ценозы. Именно эти растительные сообщества начинали откладывать соответствующие низинные торфа. На этом этапе существования формирующегося болота болотные водные объекты представлены центральным озером с рядом впадающих в него водотоков, а также межкочья евтрофных болотных участков. Последние являются характерным, но наименее специфическим типом болотных водоёмов, так

как, по сути, представляют собой лишь небольшие понижения между кочками, постоянно или временно заполненные водой.

По мере роста торфяного тела болота происходит его естественная эволюция, как правило, от низинных стадий через переходные к верховым. Если на первых этапах основная роль в развитии болота связана с изменениями климата – экзогенные процессы, то в дальнейшем начинается изменение поверхности болота в результате торфонакопления – эндогенная динамика [Прозоров, 1985 (Prozorov, 1985)]. В процессе развития активно формируется микрорельеф и в пределах болотного участка начинают обособляться кочки и гряды (положительные микроформы), топи, мочажины и озёрки (отрицательные микроформы). Данный процесс во многом становится возможен благодаря сфагновым мхам [Смоляницкий, 1977, 1979, 1981 (Smolyanitskiy, 1977, 1979, 1981); Панов, 1991; 2006 (Panov, 1991, 2006)], которые следует рассматривать в качестве ключевого вида для данного типа экосистем. Так, сфагновые мхи отвечают двум основным признакам ключевых видов [Paine, 1969]: 1) их присутствие является решающим в поддержании организации и разнообразия сообществ; 2) они являются по сравнению с другими видами сообщества исключительными по своей важности. Именно сфагновые фитоценозы и болота обладают наибольшей устойчивостью [Куркин, 1994 (Kurkin, 1994)].

Экзо- и эндогенные сукцессии в истории развития болота прослеживаются в последовательной смене различных по ботаническому составу горизонтов торфяных залежей, и, применительно к Шиченгскому водно-болотному угодью они приведены на рисунке 3 {аналитик В.П. Денисенков (СПбГУ); диаграмма оформлена с применением программы Gistogram Maker [Филиппов В., Филиппов Д., 2010 (Philippov, Philippov, 2010)]}.

Каждый тип болотных водоёмов и водотоков формируется в определённой части болотного массива (или болотной системы) и на определённой стадии его развития: на краевых

участках и на евтрофной стадии – болотные ручьи в ложбинах стока; близ минеральных островов и на мезотрофной стадии – проточные топи; в центральных и реже склоновых частях и на мезоолиго- и олиготрофной стадии – мочажины и позднее озера.

Озеро Шиченгское имеет центральное положение (генетический центр болота), что характерно для многих остаточных озёр крупных верховых болот [Романова, 1953, 1961 (Romanova, 1953, 1961)]. Его развитие связано, прежде всего, с внутренними процессами, происходящими собственно в озере. Влияние на него прилегающих болотных участков не столь значительно, что во многом обусловлено весьма крупными размерами (более 10 км²). Болотные реки наследуют наиболее глубокие ложбины стока и в своём развитии и эволюции нераз-

рывно связаны с центральным озером, хотя некоторое влияние на них оказывают и прилегающие минеральные суходолы, в которых они берут начало (кроме р. Шиченга). Краевые озёра (Полянок и Плакуновское) также развиваются вне активного влияния болот, так как имеют значительные глубины и прилегающие болотные участки находятся под активным воздействием грунтовых вод напорного питания.

Разнообразие условий внутри болота растёт с увеличением размеров последнего, что положительно сказывается и на разнообразии болотных водных объектов. На современном этапе на ход естественной динамики водно-болотных экосистем может оказывать влияние антропогенный фактор, наиболее ярко проявляющийся при осушении и торфодобыче.

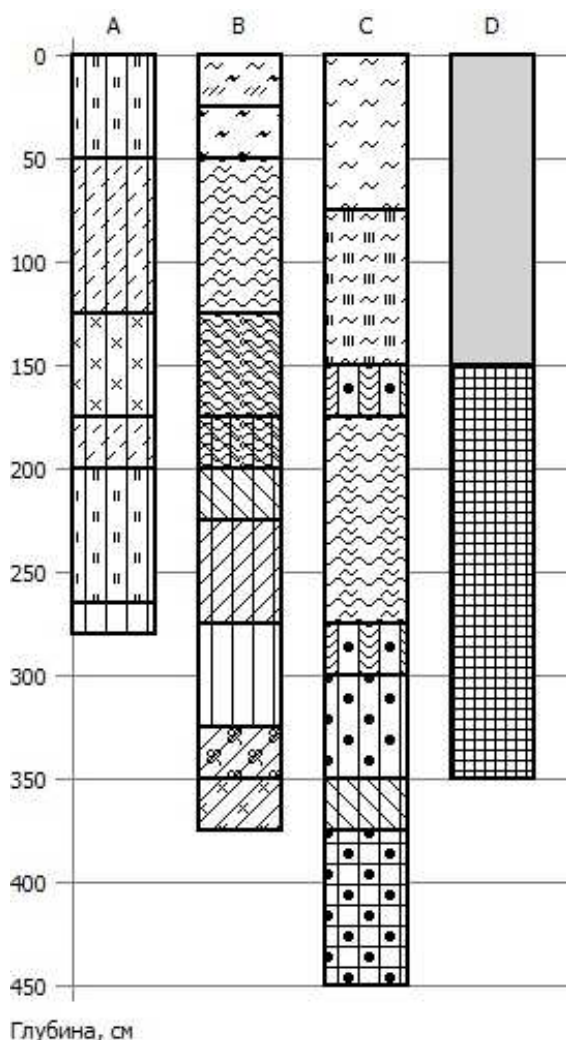
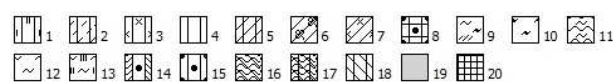


Рис. 3. Стратиграфические колонки разнотипных болотных водоёмов и водотоков Шиченгского водно-болотного угодья.

Fig. 3. Stratigraphic columns of polytypic mire water bodies and water courses of wetland “Shichenskoe”.



Условные обозначения.

Водные объекты: А – ручей, В – проточная топь, С – мочажина, D – озеро.

Низинные виды торфов (1–8): 1 – древесно-травяной, 2 – древесно-гипновый, 3 – древесно-хвощевый, 4 – древесный, 5 – древесно-осоковый, 6 – осоково-вахтовый, 7 – осоково-хвощевый, 8 – сосновый.

Верховые виды торфов (9–15): 9 – сфагновый комплексный, 10 – магелланикум-торф, 11 – пушицево-сфагновый, 12 – сфагновый мочажинный, 13 – шейхцериево-сфагновый, 14 – сосново-пушицевый, 15 – сосновый.

Переходные виды торфов (16–18): 16 – пушицевый, 17 – древесно-пушицевый, 18 – древесный.

Другое (19–20): 19 – вода, 20 – сапрпель.

Таким образом, наличие обширных и слабодренируемых участков рельефа в совокупности с избыточным увлажнением территории и гумидным климатом являются основой для формирования болота и серии первичных водоёмов и водотоков, тогда как рост и развитие торфяного болота сопровождается изменением его поверхности, и происходит формирование вторичных болотных водных объектов. Структура и динамика водоёмов и водотоков первичного происхождения и краевого положения во многом зависят от экзогенных факторов, и наоборот, вторичные водные объекты зависимы от происходящих в торфяном болоте эндогенных процессов. Орографические, геоморфологические и климатические условия территории, а также размеры и стадия развития болота определяют разнообразие болотных водоёмов и водотоков.

Особенности абиотических условий болотных водоёмов и водотоков

Болотные водные объекты могут быть весьма разнообразны по своему происхождению (естественные/искусственные; первичные/вторичные; временные/постоянные), степени проточности или застойности вод (водотоки/топи/водоёмы), положению в мезорельефе, морфометрическим характеристикам (размеры, глубины, очертания контуров берегов) и т.д. В каждом элементе поверхностной гидрографической сети болота создаётся определённый комплекс абиотических условий, лимитирующих существование биоты, её состав и структуру, а также влияющих на динамику гидробиоценозов.

Во-первых, речь идёт о болотных водах и их физико-химическом составе [Филиппов, 2014a (Philippov, 2014a) с доп.] (см. таблицу 1). На Шиченгском болоте в ряду ручей – топь – мочажина увеличивается температура и уменьшается цветность, общая минерализация, водородный показатель, содержание карбонатов, марганца, общего железа, фосфатов. Значения физико-химических параметров внутри-

болотного озера Шиченгское, как правило, близки к значениям таковых для мочажин и реже для топей. Высокие величины перманганатной окисляемости болотных вод и крайне низкие значения содержания хлоридов и фосфатов зафиксированы во всех типах водных объектов. Значения физико-химических параметров изменяются в течение вегетационного сезона, достигая, как правило, наибольших величин в июле – августе. Межгодовая динамика гидрохимического состава болотных вод, вероятно, зависит от объёмов водного питания и температуры окружающей среды. Первичные водные объекты (озёра, болотные реки и ручьи) имеют большие размеры, глубины и, следовательно, значительные объёмы свободной воды. Они не пересыхают и реже промерзают, поэтому, в отличие от вторичных водоёмов (топи, мочажины), здесь формируются более благоприятные условия для обитания гидробионтов (практически не подвержены сезонным колебаниям уровня вод и косвенному влиянию изменчивости погоды).

Таблица 1. Основные физико-химические параметры болотных вод Шиченгского водно-болотного угодья (июль 2012–2014 гг.)

Table 1. The main physicochemical parameters of mire waters of wetland “Shichenskoe” (July 2012–2014)

Параметры Parameters	Водный объект Water object				
	оз. Шиченгское Lake Shichenskoe	оз. Полянок Lake Polyanok	ручей stream	топь lagg	мочажина hollow
Температура, °C	23.5	26	16.3	18.3	23.0
Цветность, градусы	114.7	63.4	329.8	339.0	127.1
Минерализация, мг/л	124.0	122.9	218.9	222.7	181.8
pH	6.8	7.2	6.6	5.5	4.2
Перманганатная окисляемость, мгО/л	31.3	22.4	69.9	70.5	57.5
Карбонаты, мг/л	15.0	60.0	104.0	56.0	13.6
<i>Содержание ионов, мг/л</i>					
Марганец	0.035	<0.01	0.351	0.407	0.029
Железо общее	0.3	0.1	3.77	13.2	0.21
Нитрат-ион	0.27	2.60	0.33	0.38	0.38
Нитрит-ион	0.152	0.035	–	–	–
Фосфаты	0.11	<0.05	0.27	0.17	0.06
Хлориды	7.6	14.2	<10	<10	<10
Сульфаты	15.0	<10	<10	<10	<10

Во-вторых, большое влияние на особенности водной среды внутриболотных водных объектов оказывают грунты. Болотно-озёрные отложения могут быть представлены сапропелями (озёра) и торфами. Как правило, по мере перехода от первичных болотных объектов к вторичным происходит уменьшение pH (с 6.8 в оз. Шиченгское и 6.6 в болотных ручьях и до 4.5 в проточных топях и 4.0 в мочажинах) и степени насыщенности основаниями (с 98% в ручьях до 81% в топях и 47% в мочажинах), увеличение массовой доли влаги (86.8% в ру-

чье, 90.5% в топи, 93.9% в мочажинах) и содержания водорастворимых солей (0.25% в ручье, 17.0% в топи, 12.5% в мочажинах). Более нейтральные грунты озёр и ручьёв наиболее благоприятны для развития биоты [Романис, Филиппов, 2015 (Romanis, Philippov, 2015)]. Интересно, что стратиграфические профили разных типов болотных водоёмов различаются и по характеру содержания/накопления тяжёлых металлов [Удоденко, Филиппов, 2017 (Udodenko, Philippov, 2017)].

В-третьих, болотные водоёмы и водотоки собственно сфагнового болота (а не его краевых частей) во многом зависимы от сезонных колебаний поверхности в результате влияния гидрометеорологических факторов [Арефьева, 1963 (Arefyeva, 1963); Метс, 1967 (Mets, 1967)]. В пределах массива создаются несколько различающиеся микроклиматические условия (ход температур и влажности воздуха имел статистически значимые различия между всеми пробными участками (критерий Колмогорова-Смирнова, $p < 0.05$)). Так, в центральной и открытой части болота суточные колебания температуры и влажности воздуха выражены сильнее, нежели на облесённой окрайке. По всей видимости, в мочажинах грядово-мочажинных комплексов и топях происходят более выраженные изменения микроклиматических условий (и в связи с этим требующие от обитающих в них гидробионтов большего адаптивного потенциала) [Юрченко, Филиппов, неопубл.].

Видовой состав водно-болотного угодья

К настоящему времени накопились значительные материалы о биоразнообразии Шиченгского водно-болотного угодья: сосудистые растения [Филиппов, 2007, 2013, 2014, 2015б, 2015в и др. (Philippov, 2007, 2013, 2014, 2015b, 2015c et al.); Бобров и др., 2017 (Bobrov et al., 2017) и др.], листостебельные мхи [Филиппов, Бойчук, 2015 (Philippov, Boychuk, 2015)], печёночники [Дулин, Филиппов, 2010 (Dulin, Philippov, 2010); Софронова и др., 2015 (Sofronova et al., 2015); Филиппов, Дулин, 2015 (Philippov, Dulin, 2015)], водоросли [Капустин и др., 2016 (Kapustin et al., 2016a); Kapustin et al., 2016b; Стерлягова и др., 2016 (Sterlyagova et al., 2016); Вишняков, Филиппов, in press], лишайники [Филиппов, 2007 (Philippov, 2007); Чхобадзе, Филиппов, 2015 (Czhobadze, Philippov, 2015), неопубл.], агарикоидные базидиомицеты [Ширяева, Филиппов, неопубл.], протисты [Прокина и др., 2016 (Prokina et al., 2016); Prokina et al., 2017; Филиппов, 2017 (Philippov, 2017)]; животные [Ивичева, Филиппов, 2013, 2015, 2017 (Ivicheva, Philippov, 2013, 2015, 2017); Филиппов, Шабун, 2013, 2014 (Philippov, Shabunov, 2013, 2014); Зайцева и др., 2014, 2016, 2017 (Zaytseva et al., 2014, 2016, 2017); Филиппов, Пестов, 2014 (Philippov, Pestov, 2014); Филиппов, 2015г, 2015д (Philippov, 2015d, 2015e); Minor et al., 2016; Пестов, Филиппов, 2016 (Pestov, Philippov, 2016); Прокин и др., 2016 (Prokin et al., 2016); Лобуничева, Филиппов, 2017 (Lobunicheva, Philippov, 2017); Сажнев, Филиппов, 2017 (Sazhnev, Philippov, 2017)]. В обобщённой форме основные результаты инвентаризации биоразнообразия приведены в таблице 2.

Таким образом, в процессе естественной эволюции торфяного болота происходит усложнение гидрографической сети и увеличение степени специфичности водных объектов. Первичные водоёмы и водотоки Шиченгского болота имеют более благоприятные условия для существования гидробионтов (относительно большие размеры и значительные объёмы воды, наличие диапазона глубин, почти нейтральные воды и грунты). Во вторичных болотных водных объектах состав грунтов определяется стадией развития самого болота, а гидрохимический состав во многом зависит от типа водного объекта. Так водоёмы олиготрофных участков (мочажины) (в отличие от топей) значительно лучше прогреваются и характеризуются низкими значениями pH, цветности, минерализации, содержания карбонатов, фосфатов, марганца и железа.

Всего в пределах Шиченгского водно-болотного угодья к настоящему моменту зафиксировано 1128 видов, из которых 360 – высшие растения, 200 – водоросли, 50 – грибы, 91 – простейшие, 354 – беспозвоночные, 83 – позвоночные. Значительная часть видов (1074) была отмечена в границах комплексного заказника «Шиченгский». На изучаемой территории были обнаружены виды, которые ранее не приводились/не указывались для Вологодской области. Впервые для биоты области приводится 193 видов: 3 – печёночники, 2 – агарикоидные базидиомицеты, 35 – водоросли, 41 – раковинные амёбы, 20 – гетеротрофные жгутиконосцы, 5 – солнечники, 3 – простигматы, 3 – водные клещи, 16 – орибатида, 70 – насекомые. Более тысячи видов впервые приводится для Шиченгского ландшафтного заказника и несколько меньше (795) – для Сямженского муниципального района.

Исследования позволили обнаружить значительное количество редких видов. Так в Красную книгу РФ [2001, 2008 (Krasnaya... 2001, 2008)] включено 5 видов: 1 – харовая водоросль (*Chara strigosa* A. Braun), 1 – насекомое (*Anax imperator* Leach, 1815), 3 – птицы (*Pandion haliaetus* (Linnaeus, 1758), *Numenius arquata* (Linnaeus, 1758), *Lanius excubitor* Linnaeus, 1758). Ещё 60 видов, обнаруженных в пределах Шиченгского водно-болотного угодья, внесены в Красную книгу Вологодской области [Болотова и др., 2010 (Bolotova et al., 2010); Суслова и др., 2013 (Suslova et al., 2013); Постановление..., 2015 (Postanovlenie..., 2015)]: 38 – сосудистые растения, 4 – мохооб-

разные, 3 – лишайники, 4 – беспозвоночные, 11 – позвоночные. 80% общего числа охраняемых видов обнаружено в границах особо охраняемой природной территории.

Благодаря нашим исследованиям с точки зрения биоразнообразия Шиченгское водно-болотное угодье следует признать хорошо изученным природным объектом. Полученные материалы сопоставимы с другими крупными охраняемыми и при этом достаточно сильнозаболоченными территориями как Вологодской области (Дарвинский заповедник, национальный парк «Русский Север», охраняемый природный комплекс «Онежский» [Воробьев, 2007 (Vorobyov, 2007); Болотова и др., 2008 (Bolotova et

al., 2008)], так и сопредельных регионов (например, комплексные заказники Санкт-Петербурга «Сестрорецкое болото» и «Юнтоловский» [Волкова и др., 2005, 2011 (Volkova et al., 2005, 2011)], ряд болотных заказников Республики Коми [Дёгтева, Пономарев, 2014 (Degteva, Ponomareva, 2014)]). Имеющиеся отличия отражают, прежде всего, региональные особенности анализируемой территории.

Непосредственно болотные водоёмы вносят существенный вклад в общее биоразнообразие водно-болотного угодья. Так, 70% зафиксированных видов обнаружено в составе разнотипных болотных водных объектов.

Таблица 2. Число видов различных групп организмов Шиченгского водно-болотного угодья

Table 2. Number of species of different groups of organisms of wetland «Shichenskoe»

Группа организмов Group of organisms	общее число видов total number of species				общее число новых видов total number of new species		
	водно-болотное угодье wetland	болотные водоёмы mire water bodies	заказник reserve	Красная книга* Red Data Book	заказник reserve	район District	область Region
Сосудистые растения	254	104	231	38(27) / –	195	30	–
Мхи	60	28	54	3(3) / –	54	45	–
Печёночники	36	14	36	1(1) / –	36	34	3
Агариковые базидиомицеты	11	–	11	– / –	11	11	2
Лишайники	39	–	39	3(3) / –	39	21	–
Водоросли	200	200	199	– / 1	199	200	35
Раковинные амёбы	41	27	41	– / –	41	41	41
Гетеротрофные жгутиконосцы	42	42	42	– / –	42	42	20
Солнечники	8	8	8	– / –	8	8	5
Беспозвоночные (без насекомых)	159	145	151	1(0) / –	151	153	22
Насекомые	195	184	180	3(3) / 1	180	180	70
Рыбы	8	8	7	– / –	4	–	–
Амфибии	2	1	2	– / –	–	–	–
Рептилии	1	–	1	– / –	–	–	–
Птицы	65	27	65	10(10) / 3	60	30	–
Млекопитающие	7	2	7	1 (1) / –	1	–	–
Всего	1128	790	1074	60 (48) / 5	1021	795	193

Примечание. Красная книга – до косой черты перечислены виды Красной книги Вологодской области [Болотова и др., 2010 (Bolotova et al., 2010); Суслова и др., 2013 (Suslova et al., 2013); Постановление..., 2015 (Postanovlenie..., 2015)], после косой черты – виды Красной книги России [2001, 2008 (Krasnaya..., 2001, 2008)]. Виды Красной книги, обнаруженные на территории ландшафтного заказника «Шиченгский» приводятся в скобках.

В целом, таксономический состав биоты водно-болотного угодья зависит от градиента имеющихся экологических (прежде всего, абиотических) условий, который определяется размером объекта, характером и типологией слагающих его болотных участков, разнообразием внутриболотных водоёмов и водотоков. Во многом это справедливо для высших расте-

ний, позвоночных и макробеспозвоночных, тогда как богатство мелкоразмерных групп организмов (водоросли, простейшие, планктонные беспозвоночные и т.п.) в большей степени обусловлено диапазоном микроусловий внутри конкретных биотопов, а также влиянием ключевых видов (например, сфагновых мхов).

Изменение видового состава водных биоценозов в ходе эволюции болота

Структурообразующим компонентом болот и их гидрографической сети являются макрофиты. Во многом их состав зависит от

свойств верхних горизонтов болотно-озёрных отложений, поэтому может служить индикатором некоторых гидрохимических условий бо-

лот [Матюшенко, 1934 (Matyushenko, 1934); Абрамова, 1947, 1951, 1954, 1967 (Abramova, 1947, 1951, 1954, 1967); Лебедева, 1952, 1957, 1959 (Lebedeva, 1952, 1957, 1959); Боч, 1958 (Botch, 1958); Романова, 1960, 1961 (Romanova, 1960, 1961); Викторов, 1967 (Viktorov, 1967); Иванов, 1988 (Ivanov, 1988); Базанов и др., 2009 (Bazanov et al., 2009) и др.]. Так, в процессе развития болота происходит серьёзное изменение абиотических условий (уменьшение содержания минеральных веществ в грунтах и общей минерализации болотных вод, изменение pH с нейтральных значений на кислые), что сказывается на составе макрофитов. В частности, в пределах Шиченгского водно-болотного угодья уменьшается количество видов при переходе от первичных водных объектов к вторичным: болотные озёра (89) – болотные ручьи (64) – проточные топи (35) – сфагновые мочажины (18).

Изменение видового состава макрофитов приводит, во-первых, к формированию специфических грунтов (так как торфообразование – это биохимический процесс разложения (отмирания и неполного распада) болотных растений в условиях повышенной влажности и недостатке кислорода). Последние приобретают новые свойства (низинные торфа сменяются переходными, а затем – верховыми), что влияет на видовой состав донных беспозвоночных (среднее число видов в пробе уменьшается в ряду: краевое озеро (15.3) – центральное озеро (7.6) – проточная топь (5.2) – болотный ручей (4.5)) [Ивичева, Филиппов, 2017 (Ivicheva, Philippov, 2017)]. Во-вторых, макрофиты опосредованно влияют и на состав планктонных организмов. В процессе развития болотной экосистемы происходит увеличение разнообразия и проективного покрытия сфагновых мхов (ключевые виды, активные ценозообразователи), которые изменяют физико-химический состав болотных вод (увеличивается прогреваемость и уменьшается pH), что сказывается на составе планктона. Например, видовой состав зоопланктона

уменьшается в ряду: болотные озёра (60) – ручей и топь (по 52) – сфагновая мочажина (36); фитопланктона: болотное озеро (103) – топь (43) – ручей (37) – сфагновая мочажина (17) [Зайцева и др., 2014, 2016, 2017 (Zaytseva et al., 2014, 2016, 2017); Лобуничева, Филиппов, 2017 (Lobunicheva, Philippov, 2017)]. В-третьих, изменение видового состава макрофитов приводит к изменениям и в орнитофауне. Например, уменьшение числа гидрофильных растений (при переходе от первичных водоёмов к вторичным) уменьшает кормовую ценность данных биотопов для водоплавающих птиц, а увеличение доли травянистых гидрофильных растений (особенно на евтрофном и мезотрофном этапе развития болота) создаёт благоприятные условия для ржанкообразных (см., например, работу Т.А. Воропановой [1959 (Voropanova, 1959)] по питанию куликов). Наши исследования [Филиппов, Шабун, 2013 (Philippov, Shabunov, 2013); Филиппов, 2016 (Philippov, 2016)] это наглядно иллюстрируют.

Таким образом, видовой состав биоты водных объектов болот весьма разнообразен. Основная тенденция заключается в уменьшении количества видов в ходе эволюции поверхностной гидрографической сети (от первичных объектов к вторичным). При этом для разных групп организмов лимитирующими оказываются разные факторы. Например, различия в составе макрофитов и позвоночных животных водных объектов болот зависят, прежде всего, от разнообразия болотных водоёмов и водотоков в пределах болотного массива (или болотной системы), создающих разнообразие и диапазон экологических условий, а также от прилегающих «неводных» (=болотных или лесоболотных) биотопов. На видовое богатство планктонной флоры и фауны в большей мере оказывают влияние степень и характер зарастания водоёмов и водотоков, их гидрохимический режим и особенности водно-минерального питания, а также ключевые виды растений.

Особенности формирования специфики видового состава биоты

Само по себе количество видов не может в полной мере отражать изменения биоценозов болотных водных объектов, поэтому особое внимание необходимо уделить рассмотрению формирования в ходе эволюции поверхностной гидрографической сети болот специфики видового состава биоты.

Макрофиты. В процессе развития болота и формирования вторичных болотных водных объектов происходит 1) увеличение степени участия типично болотных видов и уменьшения числа случайных и индифферентных (доля видов болотного флороценотического ядра

увеличивается в ряду: реки (45.7%) → ручьи (50.0%) → оз. Шиченгское (55.3%) и Полянок (56.5%) → сплавины (71.1%) → топи (97.1%) → мочажины (100%)); 2) резкое уменьшение доли видов водной эколого-ценотической группы (с 17.4% в озёрах и 10.9% в реках и ручьях до 0% в топях и мочажинах) и увеличение роли таксонов болотной группы (4.7–8.7% – водотоки, 17.4–21.1% – озёра, 62.4% – топи, 77.8% – мочажины); 3) увеличение доли гидрофильных растений (гидрогиро- и гидрофиты) в экологическом спектре (63.0% – оз. Полянок,

67.1% – оз. Шиченгское, 65.6% – ручьи, 68.6% – топи, 72.2% – мочажины).

Зоопланктон. За исключением сфагновых мочажин (36 видов за трёхлетний период исследований), в остальных типах болотных водных объектов зафиксированы сходные значения видового богатства (оз. Шиченгское (55), проточная топь и болотный ручей (по 52)), что, однако, не делает их таксономическую структуру тождественной. Большинство обнаруженных в составе планктона оз. Шиченгское организмов относятся к группе ветвистоусых ракообразных (встречаются как фитофильные, так и пелагические виды), тогда как в болотном ручье и топи по числу видов преобладают колесовики. Специфической особенностью вторичных болотных водоёмов и водотоков следует считать отсутствие представителей сем. *Sididae* и *Bosminiidae*, характерных для подавляющего большинства водных объектов Вологодской области [Зайцева и др., 2014, 2016, 2017 (Zaytseva et al., 2014, 2016, 2017); Филиппов и др., 2015 (Philippov et al., 2015); Лобуничева, Филиппов, 2017 (Lobunicheva, Philippov, 2017)].

По характеру местообитаний в составе зоопланктона преобладают прибрежные и зарослевые виды (их доля увеличивается от первичных озёр к вторичным водоёмам). В озёрах

доля этих организмов несколько снижается, а роль пелагических и эвритопных организмов, соответственно, возрастает. Напротив, в мочажинах, где свободных от водных растений участков практически нет, пелагические виды отсутствуют. В топиях и ручьях сравнительно высока доля зоопланктеров, ведущих придонный образ жизни (преимущественно виды сем. *Chydoridae*). Характерной особенностью зоопланктона специфических болотных водных объектов (в отличие от озёр) является присутствие узкоспециализированных болотных видов (например, *Keratella paludosa* (Lucks, 1912), *Lecane lunaris* (Ehrenberg, 1832), *Chydorus ovalis* Kürz, 1875, *Kurzia latissima* (Kürz, 1875), *Streblocerus serricaudatus* (Fischer, 1849), *Diacyclops nanus* (Sars, 1863), *Ectocyclops phaleratus* (Koch, 1838)). Доля эвритопных видов уменьшается в ряду остаточные озёра – ручей – топь – мочажина [Зайцева и др., 2014, 2016, 2017 (Zaytseva et al., 2014, 2016, 2017); Филиппов и др., 2015 (Philippov et al., 2015); Лобуничева, Филиппов, 2017 (Lobunicheva, Philippov, 2017)].

Таким образом, в каждом типе болотных водоёмов и водотоков формируется специфический состав биоты, в котором в значительной степени отражаются происхождение и основные черты данных водных объектов.

Формирование специфики количественного развития

Помимо видового состава, в ходе эволюции поверхностной гидрографической сети происходят изменения количественных показателей гидробиоценозов болотных водоёмов и водотоков.

Макрофиты. По мере развития болотных водных объектов от первичных к вторичным происходит 1) уменьшение доли мало обильных видов (82.6–90.6% – озёра, реки, ручьи; 22.2–42.9% – топи и мочажины) и увеличение доли средние и очень обильных (6.3–13.0% и 0–4.3% – озёра, реки, ручьи; 42.9% и 14.3% – топи; 44.4% и 33.3% – мочажины соответственно); 2) увеличение степени зарастания (от <1% в остаточных озёрах до 80–90% в проточных топиях и 90–95% в мочажинах); 3) уменьшения доли травянистых растений и увеличение ценотической значимости мохообразных (в особенности сфагновых мхов) при зарастании (от <1 до 95%).

Фитопланктон. Содержание хлорофилла «а» (показатель является важной характеристикой биомассы фитопланктона) колеблется в водных объектах Шиченгского водно-болотного угодья от 0.1 до 165 мкг/л и увеличивается в ряду: краевое глубокое озеро → болотный ручей → центральное мелководное озеро → проточная топь → сфагновая мочажина. При этом для вторичных болотных водоёмов

характерна значительная вариабильность в концентрации пигментов в течение вегетационного сезона [Филиппов и др., 2015 (Philippov et al., 2015) с доп. и уточн.].

Также в ходе эволюции болота происходит изменение участия отдельных групп водорослей в альгоценозах. Рассмотрим на примере гидробиологической съёмки июля 2015 г.: 1) в оз. Шиченгское не обнаружены жёлтозелёные и эвгленовые водоросли, основу биомассы формируют *Bacillariophyta*, *Streptophyta*, *Chlorophyta*; 2) в болотном ручье не обнаружены зелёные, жёлтозелёные и эвгленовые водоросли, основу биомассы формируют *Streptophyta*; 3) в проточной топи не обнаружены синезелёные, жёлтозелёные, динофитовые и эвгленовые водоросли, основу биомассы формируют *Streptophyta*; 4) в сфагновой мочажине не обнаружены синезелёные, зелёные и динофитовые водоросли, основу биомассы формируют *Bacillariophyta* и *Chrysophyta* [Стерлягова и др., 2016 (Sterlyagova et al., 2017)].

Бактериопланктон. Бактериальные параметры болотных водоёмов и водотоков характеризуются большой вариабельностью, а общая численность бактерий достигает 93×10^6 кл./мл, биомасса – 3400 мгС/м³. В наиболее стабильной по абиотическим условиям мочажине (по срав-

нению с другими болотными водными объектами) средние значения микробиологических показателей не столь сильно варьируют в течение сезона. В ручье наблюдались самые низкие средние значения численности бактерий, вирусов и вирусной заражённости бактерий. Топь занимала промежуточное положение, однако уровень инфекции в них оказался самым высоким, а в отдельные периоды биомасса бактериопланктона превышала таковую в мочажине. Определённая унификация наступает в начале лета и осенью. По мере снижения температуры (в начале осени) численность и биомасса бактерий уменьшаются во всех водных объектах Шиченгского водно-болотного угодья. Оз. Шиченгское по общей численности и биомассе бактерий занимает промежуточное положение между ручьём и топью с одной стороны, и мочажинной с другой [Стройнов, Филиппов, 2015, 2016, 2017b] (Stroynov, Philippov, 2015, 2016, 2017b); Stroynov, Philippov, 2017a].

Зоопланктон. Для зоопланктона болотных водоёмов и водотоков характерны высокие величины численности и биомассы как в летние месяцы, так и в среднем за период вегетации. Анализ средних плотности и биомассы зоопланктона в летний период показал, что наибольшая численность организмов характерна для вторичных болотных объектов (средняя плотность составила в топи 749.7 ± 151.8 и в мочажине – 727.2 ± 111.9 тыс.экз./м³ при биомассе 2.4 ± 0.6 и 1.5 ± 0.3 тыс.экз./м³ соответственно). Более высокие показатели биомассы характерны для болотного ручья (3.8 ± 1.2 г/м³). Для зоопланктона топи характерны высокие плотность и биомасса коловраток, в частности *Dissotrocha aculeata* (Ehrenberg, 1832) и *Testudinella emarginula* (Stenroos, 1898). В болотном ручье доминирующей группой среди зоопланктёров в течение всего вегетационного сезона являются веслоногие ракообразные (*Cyclops furcifer* Claus, 1857, *Eucyclops macruroides* (Lilljeborg, 1901), *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857), *Microcyclops varicans* (Sars, 1863)). Биомассы копепоид и кладоцер в водотоке были практически равны. Основу доминирующего комплекса зоопланктона мочажин составляют веслоногие ракообразные (*Diacyclops bicuspidatus* (Claus, 1857), *D. nanus* (Sars, 1863), *Ectocyclops phaleratus*, *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851), *Paracyclops affinis* (Sars, 1863)). Среди коловраток высокая плотность характерна для *Conochilus unicornis* Rousselet, 1892, *Lecane scutata* (Harring et Myers, 1926), *Monommata longiseta* (Müller, 1786), *Testudinella emarginula*, кладоцер – *Alona rectangula* Sars, 1862 и *Kurzia latissima*. Средняя за период вегетации числен-

ность зоопланктона мочажин составляет 735.5 ± 71.9 тыс.экз./м³, биомасса – 1.5 ± 0.2 г/м³. Зоопланктон остаточных озёр характеризуется высоким уровнем развития. Средняя плотность планктонных беспозвоночных за два года исследований в оз. Шиченгское составила 604 ± 151 тыс.экз./м³, при биомассе 10.5 ± 2.6 г/м³. Доминирующей группой зоопланктеров являлись кладоцеры (более 90.0% общей численности) [Зайцева и др., 2014, 2016, 2017 (Zaytseva et al., 2014, 2016, 2017); Лобуничева, Филиппов, 2017 (Lobunicheva, Philippov, 2017)].

В целом, в планктонных сообществах болотных водоёмов и водотоков существенную (а в отдельные периоды подавляющую) часть биомассы составляли бактерии (рис. 4). Как правило, наблюдалось низкие значения биомассы водорослей по отношению к суммарной биомассе зоопланктона и бактериопланктона, что подтверждает наше предположение о ведущей роли разложения органических остатков и растворённых в воде субстратов в питании планктонного сообщества внутриболотных водоёмов и водотоках. По мере перехода от первичных болотных водных объектов к вторичным суммарная биомасса планктона имеет тенденцию к увеличению. Следует, однако, подчеркнуть, что в суммарной биомассе планктонного сообщества мы не учитывали простейших, которые в подобных условиях могут составлять весомую часть планктона.

Бентос. Роль донных макробеспозвоночных в ходе эволюции поверхностной гидрографической сети снижается. Биомасса зообентоса уменьшается в ряду: остаточное озеро (22.41 ± 11.1 г/м² – Полянок, 18.11 ± 3.95 г/м² – Шиченгское) – болотный ручей (5.23 ± 1.97 г/м²) – проточная топь (2.22 ± 0.85 г/м²). При этом в глубоководном оз. Полянок биомассу формируют крупные организмы (766.7 ± 88.2 экз./м²), также как и в ручье (1187.5 ± 494.2 экз./м²), а в мелководном оз. Шиченгское и проточной топи преобладают беспозвоночные меньшего размера (4850 ± 2850 и 4184.3 ± 1230.6 экз./м² соответственно) [Ивичева, Филиппов, 2017 (Ivicheva, Philippov, 2017)].

В ряду первичные болотные водные объекты – вторичные болотные водные объекты происходит уменьшение относительной численности и биомассы гомотопных видов. Эти организмы на протяжении всего жизненного цикла зависят от воды и погибают при пересыхании и/или промерзании водоёма. При экстремальных воздействиях погибают не только гомотопные, но и гетеротопные виды, однако, имаго последних способны мигрировать между разнотипными болотными водоёмами и водотока-

ми, что приводит к новому заселению водными макробеспозвоночными. Соответственно, изменение пропорций гомотопных и гетеротопных видов в ходе эволюции болот связано с адаптацией макробеспозвоночных к уменьше-

нию глубин болотных водных объектов, их постоянству/непостоянству и снижению рисков периодических промерзаний/пересыханий [Ивичева, Филиппов, 2017 (Ivicheva, Philiprov, 2017)].

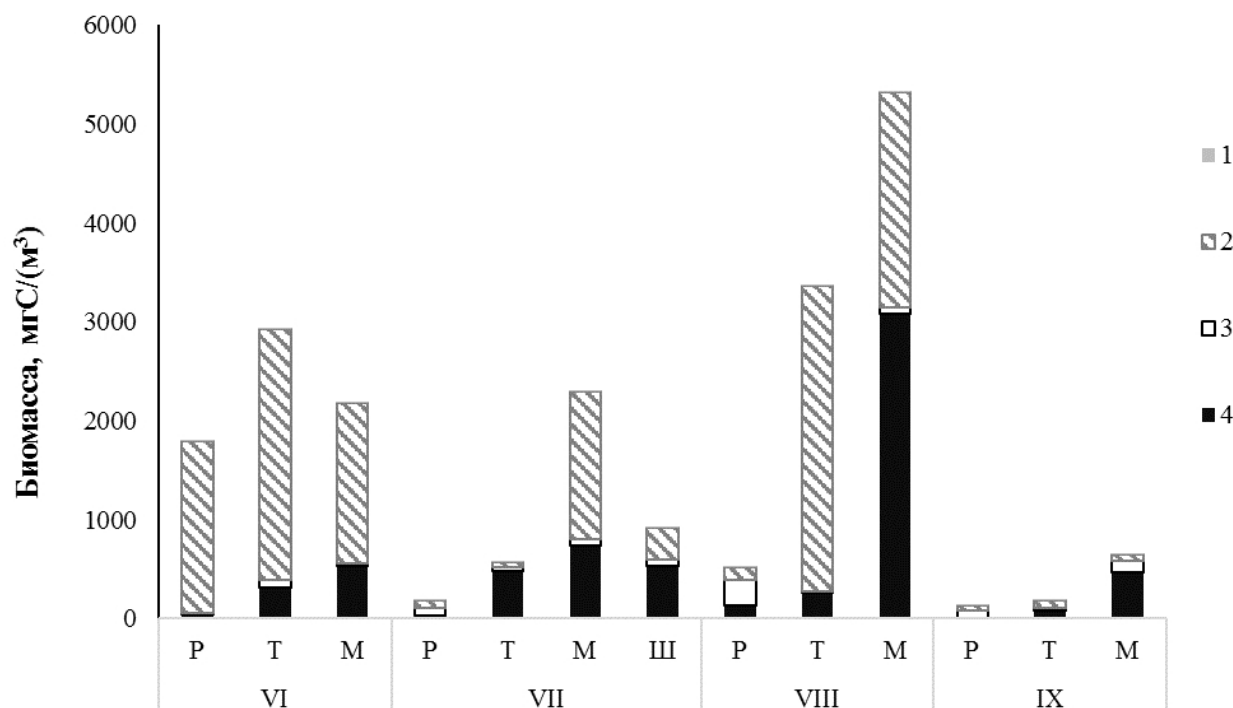


Рис. 4. Суммарная биомасса планктона в болотных водоёмах и водотоках в пересчёте на углерод и доля отдельных компонентов в её формировании (1 – суммарная биомасса свободных и прикреплённых вирусов, 2 – суммарная биомасса бактериопланктона, 3 – суммарная биомасса метазойного зоопланктона, 4 – биомасса фитопланктона; P – ручей, T – топь, M – мочажина, Ш – оз. Шиченгское).

Fig. 4. Total biomass of plankton in mire water bodies and water courses in terms of carbon and share of individual components (1 – total biomass of free and attached viruses, 2 – total biomass of bacterioplankton, 3 – total biomass of the metazoan zooplankton, 4 – phytoplankton biomass, P – stream, T – lagg, M – hollow, Ш – Lake Shichengskoe).

Роль ключевых видов в формировании структуры биоценозов болотных водных объектов

На структуру и динамику гидробиоценозов болот оказывают влияние макрофиты, среди которых основная роль принадлежит сфагновым мхам, которые мы рассматриваем в качестве ключевых видов. В ходе эволюции водно-болотного угодья сфагновые мхи увеличивают своё видовое богатство и ценотическую роль в сообществах, активно участвуя в сложении торфяных залежей и изменяя гидрохимический режим болотных водоёмов, что отражается на составе и структуре гидробиоценозов. Помимо мхов, регулирующую роль в болотных водоёмах и водотоках может играть *Utricularia* spp. (Lentibulariaceae).

Нами было показано [Зайцева и др., 2014 (Zaytseva et al., 2014)], что присутствие пузырчатки средней [*U. intermedia* Hayne.] в составе фитоценозов проточных топей во многом определяет структуру и сезонную динамику сообществ водных беспозвоночных.

Она выполняет в сообществе двойную функцию – продуцента и консумента. При этом часто (в связи со сравнительно невысокой плотностью) её роль в трансформации энергии как консумента более выражена и проявляется в изменении численности и биомассы разных групп планктонных и нектонных беспозвоночных. Интенсивность гетеротрофного питания пузырчатки средней и состав её пищи подвержены сезонным колебаниям, что связано как с особенностями онтогенеза самого растения, так и с изменением условий микроместообитаний в течение года. При этом увеличение численности организмов в ловчих пузырьках растения приводит к уменьшению плотности животных в воде. В составе пищи *U. intermedia* в связи с отсутствием у неё избирательности питания преобладают представители доминирующих в сообществе меж-

кочечных понижений водных беспозвоночных [Зайцева и др., 2014 (Zaytseva et al., 2014)].

В отсутствии пузырчатки в гидробиоценозах вторичных болотных водных объектов регулирующая функция лежит на хищных видах беспозвоночных (зоопланктёров, пиявок, амфибиотических насекомых). В первичных водоёмах и водотоках (прежде всего, остаточных озёрах) в регуляции численности и биомассы сообществ гидробионтов первостепенное значение имеют костистые рыбы и гидрофильные птицы (в основном, чайки и гусеобразные). Основную роль в ихтиоценозах внутриболотных озёр играет *Perca fluviatilis*, в связи с чем, данные водоёмы относят, как правило, к «окунёвому» или «окунёво-плотвичному» типу [Жаков, 1984 (Zhakov, 1984)].

В целом, трансформация, дифференциация, усложнение гидрографической сети непосредственно связаны с развитием самого болота. Болото и болотные водные объекты, имея близкий генезис и являясь сопряжёнными системами, находятся в постоянном взаимодействии, влияя на структуру, функционирование и динамику экосистем друг друга.

Эволюция поверхностной гидрографической сети болот связана с развитием и трансформацией под влиянием болота первичных водных объектов, формированием и развитием вторичных болотных водоёмов и водотоков. В процессе развития происходит изменение комплекса абиотических условий (отражающихся, прежде всего, в физико-химическом составе болотных вод (закисление и др.) и грунтов, объёмах свободной воды), что изменяет состав и структуру биоты. Важнейшим звеном таких изменений следует считать высшие растения, которые определяют состав грунтов (а, следовательно, и донных обитателей) и во многом влияют на болотные воды и планктон. Так, при

переходе от первичных болотных водных объектов к вторичным происходит: 1) увеличение степени зарастания (с 1–2% до 95%), содержания хлорофилла «а» (с 0.1 до 165 мкг/л) и доли в ценозах бактериопланктона; 2) уменьшение общего количества видов при увеличении доли специфических болотных представителей; 3) изменение экологической структуры гидробиоценозов: а) макрофиты – увеличение степени участия типично болотных видов макрофитов и уменьшение числа случайных и индифферентных (с 45.7% до 100%), увеличение доли болотных гидрофильных и уменьшение – водных гидрофильных видов; б) зообентос – уменьшение биомассы облигатных и факультативных хищников и увеличение доли детритофагов; в) зоопланктон – исчезновение из доминирующего комплекса эвритопных и пелагических видов, появление придонных и болотных, увеличение доли прибрежных видов, ассоциированных с водно-болотными растениями, а также смена плавающих фильтраторов ползающими и плавающими зоопланктёрами, добывающими пищу как фильтрацией воды, так и путём всасывания, активного захвата, собирания.

Подводя некоторые итоги, отметим, что в болотных водоёмах и водотоках формируются особые условия обитания, связанные с активным влиянием постоянно растущего торфяного болота. Наиболее специфичными следует считать вторичные болотные водные объекты, так как они сформировались в результате эндогенных сукцессий болотной экосистемы. Различия в структурной организации гидробиоценозов первичных и вторичных водоёмов и водотоков связаны со спецификой и размерами данных водных объектов, степенью и характером участия в их функционировании ключевых видов растений и животных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом, в пределах болотного массива (или болотной системы) одновременно могут существовать и развиваться различные типы болотных водоёмов и водотоков. При этом каждый тип болотных водных объектов характеризуется индивидуальными особенностями сукцессий, саморазвитием, схожим происхождением и возрастом, положением в пределах болотного массива, морфометрией, гидрологическим и гидрохимическим режимом, гидробиологическими особенностями и др.

В границах Шиченгского водно-болотного угодья нам удалось сравнить четыре типа болотных водных объектов.

Остаточные озёра – наиболее древние водные объекты болот. Они первичны по про-

исхождению, имеют центральное или краевое положение, значительные размеры и глубины (по сравнению с другими объектами), нейтральные или почти нейтральные воды (среди изученных кислых озёр не было, хотя они вполне типичны для данного региона), невысокую степень зарастания акватории, высокие значения выявленного таксономического разнообразия гидробионтов.

Болотные ручьи (как и озёра) первичны по своему происхождению, их развитие связано с краевым положением в пределах болотного массива и влиянием выходов грунтовых вод из-под прилегающих к болоту моренных и камовых холмов с одной стороны и стоком болотных вод со склонов и участков собственно вер-

хового болота с другой. На состав и структуру биоты ручья в значительной степени влияют проточность, наличие диапазона глубин, низкой степени зарастания, а также слабокислый и маломинерализованный характер вод.

Проточные топи вторичны по происхождению, имеют значительные общие размеры, но поверхностные воды сосредоточены лишь в межкочечных и мочажинных пространствах. На сообщества гидробионтов топи в значительной мере влияют слабокислые, высокоцветные и среднеминерализованные воды, малый объём свободной воды и значительные сезонные колебания их уровня, высокая степень зарастания.

Сфагновые мочажины грядово-мочажинных комплексов также вторичны по своему происхождению, состав, структура и динамика биоты в значительной мере определяется особенностями данных объектов (малые размеры, непроточность, мелководность, зна-

чительная степень зарастания сфагновыми мхами (как следствие мелководность, малый объём свободной воды, кислые воды)). Вторичные водные объекты (по сравнению с первичными), как правило, имеют меньшее видовое богатство, но большие значения количественного развития гидробиоценозов.

Таким образом, в ходе эволюции водно-болотной экосистемы происходит естественная трансформация остаточных водоёмов и водотоков и появление вторичных водных объектов. Каждый болотный водный объект при этом обладает собственным спектром экологических условий, а значит и собственным составом гидробионтов, структурой и количественными показателями водных сообществ. Следовательно, можно утверждать, что структурно-функциональная организация экосистем болотных водоёмов и водотоков зависит от их типологических особенностей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Основной объём материала был получен и/или обработан при поддержке РФФИ (проект №14-04-32258 мол_а). Искренне благодарю всех коллег, участвовавших в обработке материала, его обобщении и обсуждении. В особенности, В.П. Денисенкова (СПбГУ), М.А. Бойчук (ИБ КарНЦ РАН), М.В. Дулина и И.Н. Стерлягову (ИБ Коми НЦ УрО РАН), Ю.А. Боброва и Ю.Н. Шабалину (СГУ им. Питирима Сорокина), Я.В. Стройнова, К.И. Прокину, А.С. Сажнева, Д.А. Капустина, Е.С. Гусева и О.Д. Жаворонкову (ИБВВ РАН), А.Б. Чхобадзе и А.А. Шабуну (ПИ ВоГУ), О.С. Ширяеву (ИЭРиЖ РАН), М.М. Леонова (г. Воронеж), В.Л. Зайцеву, К.Н. Ивичеву и Е.В. Лобуничеву (Вологодское отделение «ГосНИОРХ»), С.В. Пестова (ИБ Коми НЦ УрО РАН, ВятГУ), С.Г. Ермилова и А.А. Хаустова (ТюмГУ), М.А. Minor (Institute of Agriculture and Environment, Massey University, New Zealand). За ценные советы и рекомендации признателен В.Г. Папченкову, А.И. Кузьмичеву, А.А. Прокину, А.В. Крылову и А.М. Черновой (ИБВВ РАН), А.А. Пржиборо (ЗИН РАН), О.И. Кулаковой (ИБ Коми НЦ УрО РАН), О.В. Галаниной (БИН РАН, СПбГУ), Т.В. Романис (ИЭПС УрО РАН), В.В. Панову (ТвГТУ), О.Л. Кузнецову, С.А. Кутенкову и В.К. Антипину (ИБ КарНЦ РАН), а также благодарю В.В. Юрченко (ИБВВ РАН) и В.А. Филиппова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамова Т.Г. Материалы к вопросу о связи между растительным покровом верхового болота и некоторыми свойствами верхних слоев его торфяной залежи // Учёные записки Ленингр. ун-та. Сер. биол. науки. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1951. № 143, вып. 30. С. 220–250.
- Абрамова Т.Г. О связи между растительным покровом болот и строением верхних слоев торфяной залежи // Учёные записки Ленингр. ун-та. Сер. биол. науки. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1954. № 167, вып. 34. С. 64–92.
- Абрамова Т.Г. Растительный покров – показатель возраста и направления развития комплексов олиготрофных торфяников Северо-Запада // Природа болот и методы их исследований. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1967. С. 186–188.
- Абрамова Т.Г. Растительный покров как показатель некоторых свойств верхних слоев торфяной залежи // Вестник Ленингр. ун-та. 1947. № 5. С. 103–105.
- Абрамова Т.Г., Липатова В.В. К 80-летию со дня рождения Иванны Донатовны Богдановской-Гиенэф // Бот. журн. 1967. Т. 52, № 2. С. 283–286.
- Андроникова И.Н. (ред.) Планктон континентальных водоёмов: Указатель отечественной литературы. 1976–1979 гг. Л.: БАН СССР, 1981. 507 с.
- Андроникова И.Н. (ред.) Планктон континентальных водоёмов: Указатель отечественной литературы. 1980–1982 гг. Л.: БАН СССР, 1984. 420 с.
- Арефьева А.И. Сезонные колебания поверхности сфагновых болот под влиянием гидрометеорологических факторов // Труды Гос. гидрол. ин-та. 1963. Вып. 105. Вопросы гидрологии болот. С. 80–108.
- Базанов В.А., Савичев О.Г., Скугарев А.А., Харанжевская Ю.А. Применение метода фитоиндикации в гидрологических исследованиях заболоченных территорий Западной Сибири (на примере р. Ключ, Томская область) // Вестник Томского гос. ун-та. Сер. Биология. 2009. № 4(8). С. 84–96.

- Батуев В.И. Классификация первичной гидрографической сети бугристых болот // Вестник Томского гос. пед. ун-та. 2010. Вып. 3(93). С. 70–77.
- Березина Н.А. Гидробиология: учебник для сред. спец. учеб. заведений. 3-е изд. М.: Пищевая пром-сть, 1973. 496 с.
- Березина Н.А. Гидробиология: учебник для техникумов рыбной пром-сти. М.: Сов. наука, 1953. 359 с.
- Бобров Ю.А., Поздеева Л.М., Филиппов Д.А. Изменение биоморфологической структуры флоры болота в ходе преобразования его поверхностной гидрографической сети // Труды ИБВВ РАН. 2017. Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. С. 23–29.
- Богдановская-Гиенэф И.Д. Болотные речки // Учёные записки Ленингр. ун-та. Сер. геогр. науки. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1955. № 199, вып. 10. С. 215–249.
- Богдановская-Гиенэф И.Д. Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа (на примере Полистово-Ловатского массива). Л.: Наука, 1969. 188 с.
- Богдановская-Гиенэф И.Д. К вопросу о движении воды в верховых болотах // Вестник Ленингр. ун-та. 1948. № 8. С. 13–28.
- Богдановская-Гиенэф И.Д. Типы внутризалежной воды // Труды Гос. гидрол. ин-та. Л.: Гидрометеор. изд-во, 1953. Вып. 39(93). Вопросы гидрологии болот. С. 81–95.
- Болотова Н.Л., Ивантер Э.В., Кривохатский В.А. (ред.) Красная книга Вологодской области. Т. 3. Животные. Вологда, 2010. 215 с.
- Болотова Н.Л., МаксUTOва Н.К., ШабунOV А.А. (ред.) Сохранение биоразнообразия природных комплексов водосбора Онежского озера на территории Вологодской области. Вологда: Изд. ВГПУ, 2008. 265 с. + 12 л. вкл.
- Боч М.С. К вопросу об использовании растительного покрова как индикатора строения торфяной залежи // Вестник Ленингр. ун-та. Биология. 1958. Вып. 1, № 3. С. 35–47.
- Викторов С.В. Болотные микроландшафты как индикаторы некоторых гидрохимических условий болот // Природа болот и методы их исследований. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1967. С. 189–191.
- Волкова Е.А., Исаченко Г.А., Храмцов В.Н. (ред.) Природа Сестрорецкой низины. СПб., 2011. 264 с. +41 л. вкл.
- Волкова Е.А., Исаченко Г.А., Храмцов В.Н. (ред.) Юнтоловский региональный комплексный заказник. СПб., 2005. 202 с.
- Вомперский С.Э., Сирин А.А., Цыганова О.П., Валяева Н.А., Майков Д.А. Болота и заболоченные земли России: попытка анализа пространственного распределения и разнообразия // Известия РАН. Сер. геогр. 2005. № 5. С. 39–50.
- Воробьев Г.А. (ред.) Природа Вологодской области. Вологда: Изд. Дом Вологжанин, 2007. 434 с.
- Воропанова Т.А. Материалы по питанию куликов Вологодской области // Учёные записки Вологод. гос. пед. ин-та. Вологда, 1959. Т. 24, ест.-геогр. С. 141–145.
- Галкина Е.А., Гилев С.Г., Иванов К.Е., Романова Е.А. Применение материалов аэрофотосъёмки для гидрографического изучения болот // Труды Гос. гидрол. ин-та. Л.: Гидрометеор. изд-во, 1949. Вып. 13(67). Вопросы гидрологии болот. С. 5–25.
- Гапеева М.В., Филиппов Д.А., Ложкина Р.А. Тяжёлые металлы, в том числе редкоземельные во мхах Северо-Западного и Центрального регионов России // Современные проблемы науки и образования. 2015. № 5. URL: www.science-education.ru/128-21608 (дата обращения 25.05.2017)
- Гарин Э.В. Водные и прибрежно-водные макрофиты России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР): Ретроспективный библиографический указатель. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2006. 177 с. DOI: 10.13140/RG.2.1.3708.3682
- Дёгтева С.В., Пономарев В.И. (ред.) Кадастр особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Сыктывкар, 2014. 426 с.
- Дулин М.В., Филиппов Д.А. Дополнения к флоре печёночников Вологодской области // Вестник Тверского гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2010. Вып. 17, № 16. С. 103–107.
- Жаков Л.А. Формирование и структура рыбного населения озёр Северо-Запада СССР. М.: Наука, 1984. 144 с.
- Зайцева В.Л., Филиппов Д.А., Лобуничева Е.В. Зоопланктон мочажин верховых болот центральной части Вологодской области // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биология. 2016. Вып. 2. С. 4–17. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.201
- Зайцева В.Л., Филиппов Д.А., Лобуничева Е.В. Состав и сезонная динамика зоопланктона ручья верхового болота // Учёные записки Петрозаводского государственного университета. 2017. № 2(163). С. 69–76.
- Зайцева В.Л., Филиппов Д.А., Лобуничева Е.В., Михайлова А.А. Влияние *Utricularia intermedia* на структуру сообществ водных беспозвоночных болотных водоёмов // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16, № 5. С. 276–281.
- Зернов С.А. Общая гидробиология. М.–Л.: Биомедгиз, 1934. 503 с.
- Зернов С.А. Общая гидробиология. 2-е изд. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 587 с.
- Зилов Е.А. Гидробиология и водная экология (организация, функционирование и загрязнение водных экосистем): учеб. пособие. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2009. 148 с.
- Иванов К.Е. Гидрология болот. Л.: Гидромет. изд-во, 1953. 299 с. + 2 л. вкл.
- Иванов К.Е. Основы гидрологии болот лесной зоны и расчёты водного режима болотных массивов. Л.: Гидрометеоздат, 1957. 500 с.

- Иванов К.Е. Трофность среды обитания растительного покрова болот и гидролого-географический метод оценки некоторых её показателей // Труды Гос. гидрол. ин-та. Л.: Гидрометеиздат, 1988. Вып. 333. С. 3–20.
- Ивичева К.Н., Филиппов Д.А. Водные макробеспозвоночные верховых болот центральной части Вологодской области // Труды Карельского научного центра РАН. Сер. Экологические исследования. 2017. (в печати).
- Ивичева К.Н., Филиппов Д.А. *Anax imperator* (Insecta, Odonata) в Вологодской области // Международный журн. прикладных и фундаментальных исследований. 2015. № 10–4. С. 748.
- Ивичева К.Н., Филиппов Д.А. О макрозоофитосе сообществ *Fontinalis antipyretica* водоёмов и водотоков Вологодской области // Ярославский пед. вестник. 2013. Т. 3, № 4. С. 166–170.
- Капустин Д.А., Филиппов Д.А., Соколова И.В., Гусев Е.С. *Petalomonas sphagnophila* (Euglenophyta, Petalomonadales) – новый для России вид эвгленовых водорослей // Новости систематики низших растений. 2016а. Т. 50. С. 112–119.
- Квасов Д.Д. Позднечетвертичная история крупных озёр и внутренних морей Восточной Европы. Л.: Наука, 1975. 278 с.
- Киселев И.А. (ред.) Планктон континентальных водоёмов: Указатель отечественной литературы. 1961–1970 гг. Ч. 1. Л.: БАН СССР, 1979а. 275 с.
- Киселев И.А. (ред.) Планктон континентальных водоёмов: Указатель отечественной литературы. 1961–1970 гг. Ч. 2. Л.: БАН СССР, 1979б. 269 с.
- Киселев И.А. Жизнь в болотах и болотные отложения // Жизнь пресных вод СССР. Т. III. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 623–682.
- Киселев И.А., Стрелков А.А. (ред.) Планктон континентальных водоёмов: Указатель отечественной литературы. 1971–1975 гг. Л.: БАН СССР, 1980. 499 с.
- Кожова О.М. Введение в гидробиологию: Учеб. пособие. Красноярск: Изд-во Краснояр. ун-та, 1987. 242 с.
- Константинов А.С. Общая гидробиология: учебник для студентов биол. спец. ун-тов. М.: Высш. шк., 1967. 431 с.
- Константинов А.С. Общая гидробиология: учебник для студентов биол. спец. вузов. 4-е изд., перераб. и доп. М.: Высш. шк., 1986. 472 с.
- Красная книга Российской Федерации (Животные). М.: АСТ Астрель, 2001. 862 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 855 с.
- Кузьмичев А.И. Гидрофильные растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР): Ретроспективный указатель научной литературы (1853–2001 гг.). 2-е изд., доп. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2002. 272 с.
- Куркин К.А. Критерии, факторы, типы и механизмы устойчивости фитоценозов // Бот. журн. 1994. Т. 79, № 1. С. 3–13.
- Лебедева Н.В. Развитие болотных массивов подножий склонов и их водопроводящей сети на примере болот Корзинской низины // Труды Карельского филиала АН СССР. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1959. Вып. 15. Торфяные болота Карелии. С. 49–57.
- Лебедева Н.В. Связь растительного покрова с внутренней водопроводящей сетью болотных массивов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1952. 18 с.
- Лебедева Н.В. Связь растительного покрова с движением воды в болотных массивах // Бот. журн. 1957. Т. 42, № 4. С. 635–639.
- Лобуничева Е.В., Филиппов Д.А. Зоопланктон внутриболотных первичных озёр Шиченгского болота (Вологодская область) // Труды ИБВВ РАН. 2017. Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. С. 95–100.
- Мазинг В.В. К классификации элементов гидрографической сети верховых болот // Учёные записки Тартуского гос. ун-та. Тарту, 1963. Вып. 145. Труды по ботанике: 7. С. 253–257.
- Мазинг В.В. Структурная организация болот // Чтения памяти В.Н. Сукачёва: XI: Биогеоценотические особенности болот и их рациональное использование. М.: Наука, 1994. С. 38–60.
- Матюшенко В.П. О геоботанических основах гидрологии торфяных болот // Труды Ин-та торфа. 1934. Вып. 14. С. 182–201.
- Метс Л.Я. Колебание верхних слоёв сфагнового болота в зависимости от осадков // Природа болот и методы их исследований. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1967. С. 213–217.
- Нейштадт М.И. К семидесятилетию Николая Яковлевича Каца // Бот. журн. 1966. Т. 51, № 6. С. 901–905.
- Панов В.В. Некоторые особенности развития сфагнового мохового покрова верховых болот // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 3. С. 32–40.
- Панов В.В. О разделении понятий «болото», «болото – водный объект» и «болотный водный объект» // Труды ИБВВ РАН. 2017. Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. С. 130–140.
- Панов В.В. Об организации болотных морфосистем на основе стереофотограмметрического метода наблюдений // Болота охраняемых территорий: проблемы охраны и мониторинга. Л., 1991. С. 100–103.
- Пестов С.В., Филиппов Д.А. Двукрылые (Diptera) болота Шиченгское (Вологодская область) // Экология родного края: проблемы и пути решения: Материалы Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. 28–29 апреля 2016 г. Кн. 1. Киров: Изд-во «Радуга-ПРЕСС», 2016. С. 410–415.
- Постановление Правительства Вологодской области № 125 от 24.02.2015 «Об утверждении перечня (списка) редких и исчезающих видов (внутривидовых таксонов) растений и грибов, занесённых в Красную книгу Вологодской области».

- Прозоров Ю.С. Закономерности развития, классификация и использование болотных биогеоценозов. М.: Наука, 1985. 209 с.
- Прокин А.А., Петров П.Н., Сажнев А.С., Столбов В.А., Филиппов Д.А. Новые указания водных жесткокрылых (Coleoptera: Dytiscidae, Gyrinidae, Hydrophilidae) для Вологодской и Тюменской областей // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран: Материалы VI Всероссийского симп. (с междунар. участием) по амфибиотическим и водным насекомым, посвящ. памяти известного российского учёного-энтомолога Л.И. Жильцовой. Владикавказ: Изд-во СОГУ, 2016. С. 114–117.
- Прокина К.И., Филиппов Д.А., Мыльников А.П. О гетеротрофных жгутиконосцах сфагновых мочажин верховых болот Европейского Севера России // Материалы VI Междунар. симп. «Биология сфагновых мхов» (Санкт-Петербург; Ханты-Мансийск. 28 июля – 11 августа 2016 г.). Томск: Изд. Дом Томск. гос. ун-та, 2016. С. 56–58.
- Романис Т.В., Филиппов Д.А. Свойства торфяных отложений болотных водоёмов верхового болота Шиченгское (Вологодская область) // Экология – 2015: Материалы V Междунар. молодёжной науч. конф. (22–24 сентября 2015 г.). Архангельск, 2015. С. 53–54.
- Романова Е.А. Геоботанические основы гидрологического изучения верховых болот (с использованием аэрофотосъёмки). Л.: ГИМИЗ, 1961. 244 с. + 4 л. вкл.
- Романова Е.А. Классификация элементов поверхностной гидрографической сети на болотах // Труды Гос. гидрол. ин-та. Л.: Гидрометеор. изд-во, 1953. Вып. 39(93). Вопросы гидрологии болот. С. 60–80.
- Романова Е.А. О связи между растительностью, верхними слоями торфяной залежи и водным режимом верховых болот Северо-Запада // Труды Гос. гидрол. ин-та. Л., 1960. Вып. 89. С. 92–122.
- Сажнев А.С., Филиппов Д.А. О водных и амфибиотических жесткокрылых (Insecta: Coleoptera) болотных водоёмов Вологодской области // Труды ИБВВ РАН. 2017. Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. С. 194–199.
- Семерной В.П. Общая гидробиология: Текст лекций. Ярославль: ЯрГУ, 2008. 182 с.
- Смоляницкий Л.Я. Метаболизм верховых болот в связи с проблемой их взаимоотношений с лесными экосистемами // Труды Дарвин. гос. заповедника. Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1979. Вып. 15. Болота и болотные ягодники (Материалы симп. «Взаимоотношения леса и болота; болотные ягодники; всплывание торфов на затопленных болотах»). С. 21–31.
- Смоляницкий Л.Я. Метаболическая организация выпуклых олиготрофных болот // Антропогенные изменения, охрана растительности болот и прилегающих территорий (материалы VI Всесоюз. совещ., 5–7 сентября 1979 г.). Минск: Наука и техника, 1981. С. 206–210.
- Смоляницкий Л.Я. Некоторые закономерности формирования дернины сфагновых мхов // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 9. С. 1262–1272.
- Софронова Е.В., Абдурахманова З.И., Афонина О.М., Акатова Т.В., Андреева Е.Н., Бакалин В.А., Безгодов А.Г., Боровичев Е.А., Чернядьева И.В., Дорошина Г.Я., Дулин М.В., Федосов В.Э., Головина Е.О., Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Коткова В.М., Кожин М.Н., Кучера Я., Курбатова Л.Е., Кушневская Е.В., Леушина Э.Г., Макарова М.А., Максимова А.Ю., Николаев И.А., Филиппов Д.А., Попова Н.Н., Потёмкин А.Д., Преловская Е.С., Телеганова В.В., Вильнет А.А., Волкова Е.М., Золотухин Н.И. New bryophyte records. 5 – Новые бриологические находки. 5 // Arctoa. 2015. Vol. 24, № 2. С. 584–609. DOI: 10.15298/arctoa24.51
- Стерлягова И.Н., Шабалина Ю.Н., Филиппов Д.А. Материалы к альгофлоре Шиченгского болота (Вологодская область) // XXIII Всероссийская молодёжная науч. конф. (с элементами науч. шк.) «Актуальные проблемы биологии и экологии». Материалы докл. 4–8 апреля 2016 г. Сыктывкар, Республика Коми, Россия. Сыктывкар, 2016. С. 41–44.
- Стройнов Я.В., Филиппов Д.А. Бактерио- и вириопланктон внутриболотных водных объектов верхового болота // Материалы Всерос. молодёжной гидробиол. конф. «Перспективы и проблемы современной гидробиологии». Борок, 2016. С. 52–53.
- Стройнов Я.В., Филиппов Д.А. Вирио- и бактериопланктон первичных озёр Шиченгского болота (Вологодская область) // Труды ИБВВ РАН. 2017б. Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. С. 222–227.
- Стройнов Я.В., Филиппов Д.А. Вириопланктон верхового болота Шиченгское (Вологодская область) // Шестая междунар. Верещагинская Байкальская конф. 4-й Байкальский Микробиол. Симп. с междунар. участием «Микроорганизмы и вирусы в водных экосистемах». 7–12 сентября, 2015. Тез. докл. и стенд. сообщ. Иркутск: Изд-во «Аспринт», 2015. С. 313–314.
- Суслова Т.А., Чхобадзе А.Б., Филиппов Д.А., Ширяева О.С., Левашов А.Н. Второе издание Красной книги Вологодской области: изменения в списках охраняемых и требующих биологического контроля видов растений и грибов // Фиторазнообразия Восточной Европы. 2013. Т. 7, № 3. С. 93–104.
- Удоденко Ю.Г., Филиппов Д.А. Ртуть в торфяных отложениях Шиченгского болота (Вологодская область) // Труды ИБВВ РАН. 2017. Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. С. 236–242.
- Филиппов В.А., Филиппов Д.А. О методике построения стратиграфических колонок торфяных залежей с использованием программы Gistogram Maker // Труды Инсторфа. 2010. № 2(55). С. 11–14.
- Филиппов Д.А. *Oxycoccus microcarpus* (Ericaceae) в Вологодской области // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2015в. Т. 9, № 3. С. 135–144.
- Филиппов Д.А. *Papilio machaon* Linnaeus, 1758 (Insecta, Lepidoptera, Papilionidae) в Вологодской области // Международный журн. прикладных и фундаментальных исследований. 2015г. № 8–4. С. 697–701.

- Филиппов Д.А. Ботанические заметки о сплавинах некоторых водоёмов Вологодской области // II Всероссийская (XVII) молодёжная науч. конф. (с элементами науч. шк.) «Молодёжь и наука на Севере»: Материалы докл. (22–26 апреля 2013 г. Сыктывкар, Республика Коми, Россия). Т. 1. Сыктывкар, 2013. С. 140–141.
- Филиппов Д.А. Гидробиология болот // Болота Северной Европы: разнообразие, динамика и рациональное использование. Междунар. симп. (Петрозаводск, 2–5 сентября 2015 г.): Тез. докл. Петрозаводск: Изд. КарНЦ РАН, 2015а. С. 75–76.
- Филиппов Д.А. Гидрохимическая характеристика внутриболотных водоёмов (на примере Шиченгского верхового болота, Вологодская область) // Вода: химия и экология. 2014а. № 7(73). С. 10–17.
- Филиппов Д.А. К познанию флоры верховых болот центральных районов Вологодской области // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докл. Тринадцатой молодёж. науч. конф. Ин-та биол. Коми НЦ УрО РАН (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 3–7 апреля 2006 г.). Сыктывкар, 2007. С. 257–259.
- Филиппов Д.А. Новые сведения о редких птицах Вологодской области // Русский орнитол. журн. 2016. Т. 25, экспресс-вып. 1282. С. 1644–1645.
- Филиппов Д.А. О верховых болотах вологодской части бассейна Белого моря // Геология морей и океанов: Материалы XIX Междунар. науч. конф. (Школы) по морской геологии. Москва, 14–18 ноября 2011 г. Т. 3. М.: ГЕОС, 2011. С. 285–289.
- Филиппов Д.А. О зарастании внутриболотных озёр Архангельской и Вологодской областей // XXI Всероссийская молодёжная науч. конф. «Актуальные проблемы биологии и экологии» (посвящ. 70-летию А.И. Таскаева): Материалы докл. 7–11 апреля 2014 г. Сыктывкар, Респ. Коми, Россия. Сыктывкар, 2014б. С. 91–95.
- Филиппов Д.А. О находках некоторых редких в Вологодской области насекомых // Международный журн. прикладных и фундаментальных исследований. 2015д. № 11–1. С. 127.
- Филиппов Д.А. Растительный покров, почвы и животный мир Вологодской области (ретроспективный библиографический указатель). Вологда: Изд-во «Сад-Огород», 2010. 217 с.
- Филиппов Д.А. Флора Шиченгского водно-болотного угодья (Вологодская область) // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2015б. Т. 9, № 4. С. 86–117.
- Филиппов Д.А., Бойчук М.А. Мхи Шиченгского ландшафтного заказника (Вологодская область) // Вестник Северного (Арктического) федерального ун-та. Сер. Естеств. науки. 2015. № 2. С. 80–89.
- Филиппов Д.А., Дулин М.В. Печёночники Шиченгского ландшафтного заказника (Вологодская область) // Бюл. Брянского отд-ния РБО. 2015. № 1(5). С. 14–21.
- Филиппов Д.А., Леонов М.М. Первые материалы о раковинных амёбах (Testacea) болот Вологодской области // Труды ИБВВ РАН. 2017. Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. С. 243–250.
- Филиппов Д.А., Лобуничева Е.В., Гусев Е.С., Стройнов Я.В., Зайцева В.Л., Романис Т.В., Юрченко В.В. Разнотипные болотные водоёмы и их структурные компоненты // XXII Всероссийская молодёжная науч. конф. «Актуальные проблемы биологии и экологии». Материалы докл. 6–10 апреля 2015 г. Сыктывкар, Республика Коми, Россия. Сыктывкар, 2015. С. 5–11.
- Филиппов Д.А., Пестов С.В. Предварительный список насекомых болотных местообитаний Вологодской области // Труды Инсторфа. 2014. № 10(63). С. 3–19.
- Филиппов Д.А., Прокин А.А., Пржиборо А.А. Методы и методики гидробиологического исследования болот: учебное пособие. Тюмень: Изд-во Тюменского гос. ун-та, 2017. 207 с.
- Филиппов Д.А., Шабунов А.А. Об орнитофауне Шиченгского верхового болота (Вологодская область) // Русский орнитол. журн. 2013. Т. 22, экспресс-вып. 950. С. 3413–3421.
- Филиппов Д.А., Шабунов А.А. Серый журавль *Grus grus* в Вологодской области // Русский орнитол. журн. 2014. Т. 23, экспресс-вып. 1088. С. 4152–4161.
- Филоненко И.В., Филиппов Д.А. Оценка площади болот Вологодской области // Труды Инсторфа. 2013. № 7(60). С. 3–11.
- Чхобадзе А.Б., Филиппов Д.А. Новые местонахождения редких видов лишайников в Вологодской области // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2015. Т. 9, № 1. С. 121–131.
- Шевченко В.П., Филиппов Д.А., Гордеев В.В., Демина Л.Л. Содержание тяжёлых металлов в сфагновых мхах Вологодской области // Современные проблемы науки и образования. 2011. № 4. URL: www.science-education.ru/98-4714 (дата обращения 25.05.2017)
- Юрковская Т.К. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб., 1992. 256 с.
- Kapustin D.A., Philippov D.A., Gusev E.S. Four new chrysophycean stomatocysts with true complex collar from the Shichenskoe raised bog in Central Russia // Phytotaxa. 2016b. Vol. 288, № 3. P. 285–290. DOI: 10.11646/phytotaxa.288.3.10
- Minor M.A., Ermilov S.G., Philippov D.A., Prokin A.A. Relative importance of local habitat complexity and regional factors for assemblages of oribatid mites (Acari: Oribatida) in *Sphagnum* peat bogs // Experimental and Applied Acarology. 2016. Vol. 70, is. 3. P. 275–286. DOI: 10.1007/s10493-016-0075-9
- Paine R.T. A note on trophic complexity and community stability // Amer. Naturalist. 1969. Vol. 103, № 929. P. 91–93. DOI: 10.1086/282586
- Prokina K.I., Zagumyonnyi D.G., Philippov D.A. Centrohelids in the mires of Northern Russia // Protistology. 2017. Vol. 11, № 1. P. 3–19. DOI: 10.21685/1680-0826-2017-11-1-1

- Stroynov Ya.V., Philippov D.A. Bacterio- and virioplankton in water bodies of a raised bog (Vologda oblast, Russia) // Inland Water Biology. 2017a. Vol. 10, № 1. P. 37–43. DOI: 10.1134/S1995082917010175
- Vompersky S.E., Sirin A.A., Salnikov A.A., Tsyganova O.P., Valyaeva N.A. Estimation of forest cover extent over peatlands and paludified shallow-peat lands in Russia // Contemporary Problems of Ecology. 2011. Vol. 4, № 7. P. 734–741. DOI: 10.1134/S1995425511070058

REFERENCES

- Abramova T.G. 1947. Rastitel'nyy pokrov kak pokazatel' nekotorykh svoystv verkhnikh sloyev torfyanoy zalezhi [Vegetative cover as an indicator of some properties of the upper layers of the peat deposit] // Vestnik Leningradskogo universiteta. № 5. S. 103–105. [In Russian]
- Abramova T.G. 1951. Materialy k voprosu o svyazi mezhdru rastitel'nyim pokrovom verkhovogo bolota i nekotorymi svoystvami verkhnikh sloyov yego torfyanoy zalezhi [Materials on the relationship between the vegetation cover of the raised bog and certain properties of the upper layers of its peat deposit] // Uchenye zapiski Leningradskogo universiteta. Ser. biol. nauki. Leningrad: Izd-vo Leningradskogo universiteta. № 143, vyp. 30. S. 220–250. [In Russian]
- Abramova T.G. 1954. O svyazi mezhdru rastitel'nyim pokrovom bolot i stroyeniyem verkhnikh sloyov torfyanoy zalezhi [On the relationship between the vegetation cover of mires and the structure of the upper layers of the peat deposit] // Uchenye zapiski Leningradskogo universiteta. Ser. biol. nauki. Leningrad: Izd-vo Leningradskogo universiteta. № 167, vyp. 34. S. 64–92. [In Russian]
- Abramova T.G. 1967. Rastitel'nyy pokrov – pokazatel' vozrasta i napravleniya razvitiya kompleksov oligotrofnykh torfyanikov Severo-Zapada [Vegetation cover as indicator of the age and the development course of patterns of oligotrophic bogs in North-West] // Priroda bolot i metody ikh issledovaniy. Leningrad: Nauka. S. 186–188. [In Russian]
- Abramova T.G., Lipatova V.V. 1967. K 80-letiyu so dnya rozhdeniya Ivonny Donatovny Bogdanovskoy-Giyenef [For the 80th birthday of Yvonna Donatovna Bogdanovskaya- Guihéneuf] // Botanicheskij zhurnal. Vol. 52, № 2. S. 283–286. [In Russian]
- Andronikova I.N. (ed.) 1981. Plankton kontinental'nykh vodoyomov: Ukazatel' otechestvennoj literatury. 1976–1979 gg. [Plankton of continental reservoirs: Index of native land literature. 1976–1979]. Leningrad: BAN SSSR. 507 s. [In Russian]
- Andronikova I.N. (ed.) 1984. Plankton kontinental'nykh vodoyomov: Ukazatel' otechestvennoj literatury. 1980–1982 gg. [Plankton of continental reservoirs: Index of native land literature. 1980–1982]. Leningrad: BAN SSSR. 420 s. [In Russian]
- Arefyeva A.I. 1963. Sezonnye kolebaniya poverkhnosti sfagnovykh bolot pod vliyaniem gidrometeorologicheskikh faktorov [Seasonal fluctuations of the surface of *Sphagnum* bogs under the influence of hydrometeorological factors] // Trudy Gidrologicheskogo instituta Vyp. 105. Voprosy gidrologii bolot. S. 80–108. [In Russian]
- Batuev V.I. 2010. Klassifikatsiya pervichnoj gidrograficheskoy seti bugristykh bolot [Classification of the primary hydrographic network of frost mound bogs] // Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta. Vyp. 3(93). S. 70–77. [In Russian]
- Bazanov V.A., Savichev O.G., Skugarev A.A., Haranzhevskaya J.A. 2009. Primeneniye metoda fitoindikatsii v gidrologicheskikh issledovaniyakh zabolochennykh territorij Zapadnoj Sibiri (na primere r. Klyuch, Tomskaya oblast') [Application of method phytindication in hydrological researches of boggy territories of the Western Siberia (by the example of the small river Kluch, Tomsk Area)] // Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Biologiya. № 4(8). S. 84–96. [In Russian]
- Berezina N.A. 1953. Gidrobiologiya: uchebnik dlya tekhnikumov rybnoj promyshlennosti [Hydrobiology: textbook for technical schools of fish industry]. Moskva: Sovetskaya nauka. 359 s. [In Russian]
- Berezina N.A. 1973. Gidrobiologiya: uchebnik dlya srednikh uchebnykh zavedeniy. 3-e izd. [Hydrobiology: textbook for secondary special educational institutions. 3rd edit.]. Moskva: Pischevaya promyshlennost'. 496 s. [In Russian]
- Bobroff Yu.A., Pozdeeva L.M., Philippov D.A. 2017. Izmeneniye biomorfologicheskoy struktury flory bolota v khode preobrazovaniya yego poverkhnostnoj gidrograficheskoy seti [Variation of biomorphological structure of mire flora during the evolution of its surface hydrographic network] // Trudy IBVV RAN. Vyp. 79(82). Gidrobiologicheskie issledovaniya bolot. S. 23–29. [In Russian]
- Bogdanovskaia-Guihéneuf I.D. 1948. K voprosu o dvizhenii vody v verkhovykh bolotakh [To the question of the movement of water in the raised bogs] // Vestnik Leningradskogo universiteta. № 8. S. 13–28. [In Russian]
- Bogdanovskaia-Guihéneuf I.D. 1953. Tipy vntrizaleznoy vody [Types of intramundal water] // Trudy Gosudarstvennogo gidrologicheskogo instituta. Vyp. 39(93). Voprosy gidrologii bolot. Leningrad: Gidrometeor. izd-vo. S. 81–95. [In Russian]
- Bogdanovskaia-Guihéneuf I.D. 1955. Bolotnye rechki [Mire rivers] // Uchenye zapiski Leningradskogo universiteta. Ser. geogr. nauki. Leningrad: Izd-vo Leningradskogo universiteta. № 199, vyp. 10. S. 215–249. [In Russian]
- Bogdanovskaia-Guihéneuf I.D. 1969. Zakonomernosti formirovaniya sfagnovykh bolot verhovogo tipa (na primere Polistovo-Lovatskogo massiva) [Regularities formation of *Sphagnum* bogs upper type (on the example of the Polistovo-Lovatsky mire massif)]. Leningrad: Nauka. 186 s. [In Russian]
- Bolotova N.L., Ivanter E.V., Krivokhatskiy V.A. (eds.) 2010. Krasnaya kniga Vologodskoy oblasti. Tom 3. Zhivotnye [Red Data Book of the Vologda Region. Vol. 3. Animals]. Vologda. 215 s. [In Russian]

- Bolotova N.L., Maksutova N.K., Shabunov A.A. (eds.) 2008. Sokhraneniye bioraznoobraziya prirodnykh kompleksov vodosbora Onezhskogo ozera na territorii Vologodskoj oblasti [Conservation of the biodiversity of natural complexes of drainage area Lake Onega on the territory of the Vologda Region]. Vologda: Izd. VGPU. 265+12 s. [In Russian]
- Botch M.S. 1958. K voprosu ob ispol'zovanii rastitel'nogo pokrova kak indikatora stroyeniya torfyanoj zalezhi [On the use of vegetative cover as an indicator of the structure of the peat deposit] // Vestnik Leningradskogo universiteta. Biologiya. Vyp. 1, № 3. S. 35–47. [In Russian]
- Czhobadze A.B., Philippov D.A. 2015. Novyye mestonakhozhdeniya redkikh vidov lishajnikov v Vologodskoj oblasti [New location of protected species of lichens in the Vologda Region] // Fitoraznoobrazie Vostochnoj Evropy. Vol. 9, № 1. S. 121–131. [In Russian]
- Degteva S.V., Ponomarev V.I. (eds.) 2014. Kadastr osobo okhranyaemykh prirodnykh territorij Respubliki Komi [Cadastral of specially protected natural territories of the Komi Republic]. Syktyvkar. 426 s. [In Russian]
- Dulin M.V., Philippov D.A. 2010. Dopolneniya k flore pechyonochnikov Vologodskoj oblasti [Addition to the liverworts flora of the Vologda Region] // Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Biologiya i ekologiya. Vyp. 17, № 16. S. 103–107. [In Russian]
- Filonenko I.V., Philippov D.A. 2013. Otsenka ploshadi bolot Vologodskoj oblasti [Estimation of the area of mires in the Vologda Region] // Trudy Instorfa. № 7(60). S. 3–11. [In Russian]
- Galkina E.A., Gilev S.G., Ivanov K.E., Romanova E.A. 1949. Primenenie materialov aerofotos'emki dlya gidrograficheskogo izucheniya bolot [Application of aerial photography materials for hydrographic study of mires] // Trudy Gosudarstvennogo gidrologicheskogo instituta. Vyp. 39(93). Voprosy gidrologii bolot. Leningrad: Gidrometeor. izd-vo. S. 5–25. [In Russian]
- Gapeeva M.V., Philippov D.A., Lozhkina R.A. 2015. Tyazholye metally, v tom chisle redkozemel'nyye vo mkhakh Severo-Zapadnogo i Tsentral'nogo regionov Rossii [Heavy metals including rare earth ones in mosses of Northwestern and Central Russia] // Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya. № 5. URL: www.science-education.ru/128-21608 (date of the application 25.05.2017) [In Russian]
- Garin E.V. 2006. Vodnye i pribrezhno-vodnye makrofity Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR): Retrospektivnyy bibliograficheskij ukazatel' [Water and coastal-water macrophytes of Russia and neighboring countries (within the former USSR): Retrospective bibliographic index]. Rybinsk: Rybinskij Dom pechati. 180 s. DOI: 10.13140/RG.2.1.3708.3682 [In Russian]
- Ivanov K.E. 1953. Gidrologiya bolot [Mire hydrology]. Leningrad: Gidromet. izd-vo. 299+2 s. [In Russian]
- Ivanov K.E. 1957. Osnovy gidrologii bolot lesnoj zony i raschyoty vodnogo rezhima bolotnykh massivov [Fundamentals of hydrology of mires in the forest zone and calculations of the water regime of mire massifs]. Leningrad: Gidromet. izd-vo. 500 s. [In Russian]
- Ivanov K.E. 1988. Trofnost' sredy obitaniya rastitel'nogo pokrova bolot i gidrologo-geograficheskij metod otsenki nekotorykh yeyo pokazatelej [The trophicity of the habitat of the vegetation cover of the mires and the hydrological-geographical method of estimating some of its indicators] // Trudy Gosudarstvennogo gidrologicheskogo instituta. Vyp. 333. Leningrad: Gidrometeoizdat. S. 3–20. [In Russian]
- Ivicheva K.N., Philippov D.A. 2013. O makrozoofitose soobschestv *Fontinalis antipyretica* vodoyomov i vodotokov Vologodskoy oblasti [On macrozoophytes in *Fontinalis antipyretica* communities in ponds and streams of the Vologda Region] // Yaroslavskij pedagogicheskij vestnik. Vol. 3, № 4. S. 166–170. [In Russian]
- Ivicheva K.N., Philippov D.A. 2015. *Anax imperator* (Insecta, Odonata) v Vologodskoj oblasti [*Anax imperator* (Insecta, Odonata) in the Vologda Region] // Mezhdunarodnyj zhurnal prikladnykh i fundamental'nykh issledovanij. № 10–4. S. 748. [In Russian]
- Ivicheva K.N., Philippov D.A. 2017. Vodnyye makrobepozvonochnyye verkhoverykh bolot tsentral'noj chasti Vologodskoy oblasti [Aquatic macroinvertebrates of raised bog in the central part of the Vologda Region, Russia] // Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN. Ser. Ekologicheskie issledovaniya. (in print). [In Russian]
- Kapustin D.A., Philippov D.A., Gusev E.S. 2016b. Four new chrysophycean stomatocysts with true complex collar from the Shichenskoe raised bog in Central Russia // Phytotaxa. 2016. Vol. 288, № 3. P. 285–290. DOI: 10.11646/phytotaxa.288.3.10
- Kapustin D.A., Philippov D.A., Sokolova I.V., Gusev E.S. 2016a. *Petalomonas sphagnophila* (Euglenophyta, Petalomonadales) – novyy dlya Rossii vid evglenovykh vodoroslej [*Petalomonas sphagnophila* (Euglenophyta, Petalomonadales), a new euglenophyte species for Russia] // Novosti sistematiki nizhshikh rastenij. Vol. 50. S. 112–119. [In Russian]
- Kiselev I.A. (ed.) 1979a. Plankton kontinental'nykh vodoyomov: Ukazatel' otechestvennoj literatury. 1961–1970 gg. Chast' 1 [Plankton of continental reservoirs: Index of native land literature. 1961–1970. Part 1]. Leningrad: BAN SSSR. 275 s. [In Russian]
- Kiselev I.A. (ed.) 1979b. Plankton kontinental'nykh vodoyomov: Ukazatel' otechestvennoj literatury. 1961–1970 gg. Chast' 2 [Plankton of continental reservoirs: Index of native land literature. 1961–1970. Part 2]. Leningrad: BAN SSSR. 269 s. [In Russian]
- Kiselev I.A. 1950. Zhizn' v bolotakh i bolotnykh otlozheniyakh [Life in mires and mires sediments] // Zhizn' presnykh vod SSSR. Vol. III. Moskva–Leningrad: Izd-vo AN SSSR. S. 623–682. [In Russian]

- Kiselev I.A., Strelkov A.A. (eds.) 1980. Plankton kontinental'nykh vodoyomov: Ukazatel' otechestvennoj literatury. 1971–1975 gg. [Plankton of continental reservoirs: Index of native land literature. 1971–1975]. Leningrad: BAN SSSR. 499 s. [In Russian]
- Konstantinov A.S. 1967. Obschaya gidrobiologiya: uchebnik dlya studentov biol. spetsial'nostej universitetov [Fundamentals of hydrobiology: tutorial for student of university biological specialities]. Moskva: Vysshaya shkola. 431 s. [In Russian]
- Konstantinov A.S. 1986. Obschaya gidrobiologiya: uchebnik dlya studentov biol. spetsial'nostej vuzov [Fundamentals of hydrobiology: tutorial for student of university biological specialities in high school]. Moskva: Vysshaya shkola. 472 s. [In Russian]
- Kozhova O.M. 1987. Vvedeniye v gidrobiologiyu: Uchebnoye posobiye [Introduction to hydrobiology: tutorial]. Krasnoyarsk: Izd-vo Krasnoyarskogo universiteta. 242 s. [In Russian]
- Krasnaya kniga Rossijskoj Federatsii (rasteniya i griby) [Red Data Book of Russian Federation (plants and fungi)]. 2008. Moskva: Tovarichestvo nauchnykh izdanij KMK. 855 s. [In Russian]
- Krasnaya kniga Rossijskoj Federatsii (Zhivotnye) [Red Data Book of Russian Federation (Animals)]. 2001. Moskva: AST Astrel'. 862 s. [In Russian]
- Kurkin K.A. 1994. Kriterii, faktory, tipy i mekhanizmy ustojchivosti fitotsenozov [The criteria, factors, types and mechanisms of phytocenose resistance] // Botanicheskij zhurnal. Vol. 79, № 1. S. 3–13. [In Russian]
- Kuzmichev A.I. 2002. Gidrofil'nyye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR): Retrospektivnyj ukazatel' nauchnoj literatury (1853–2001 gg.). 2-ye izd., dop. [Hydrophilic plants of Russia and neighboring countries (within the former USSR): Retrospective index of scientific literature (1853–2001). 2nd edit.]. Rybinsk: Rybinskij Dom pečati. 272 s. [In Russian]
- Kvasov D.D. 1975. Pozdnechetvertichnaya istoriya krupnykh ozyor i vnutrennikh morej Vostochnoj Evropy [Late Quaternary history of large lakes and inland seas of Eastern Europe]. Leningrad: Nauka. 278 s. [In Russian]
- Lebedeva N.V. 1952. Svyaz' rastitel'nogo pokrova s vnutrennej vodoprovodyashej set'yu bolotnykh massivov [The connection of the vegetation cover with the internal water supply network of mire massifs]. Avtoreferat dissertatsii na soiskanie uchenoj stepeni kandidata biol. nauk. Leningrad. 18 c. [In Russian]
- Lebedeva N.V. 1957. Svyaz' rastitel'nogo pokrova s dvizheniyem vody v bolotnykh massivakh [The connection of vegetation cover with the movement of water in mire massifs] // Botanicheskij zhurnal. Vol. 42, № 4. S. 635–639. [In Russian]
- Lebedeva N.V. 1959. Razvitiye bolotnykh massivov podnozhij sklonov i ikh vodoprovodyashej seti na primere bolot Korzinskoj niziny [The development of mire massifs in the bottoms of the slopes and their water supply networks, by the example of the Korzinskaya lowland mires] // Trudy Karel'skogo filial AN SSSR. Vyp. 15. Torfyanые болота Karelii. Petrozavodsk: Gos. izd-vo Karel'skoj ASSR. S. 49–57. [In Russian]
- Lobunicheva E.V., Philippov D.A. 2017. Zooplankton vnutribolotnykh pervichnykh ozyor Shichenskogo bolota (Vologodskaya oblast') [Zooplankton of intramire primary lakes of the Shichenskoe mire (Vologda Region, Russia)] // Trudy IBVV RAN. Vyp. 79(82). Gidrobiologicheskie issledovaniya bolot. S. 95–100. [In Russian]
- Matyushenko V.P. 1934. O geobotanicheskikh osnovakh gidrologii torfyanых болот [About geobotanical bases of hydrology of peat bogs] // Trudy Instituta torfa. Vyp. 14. S. 182–201. [In Russian]
- Mazing V.V. 1963. K klassifikatsii elementov gidrograficheskoy seti verkhovykh болот [To the classification of elements of the hydrographic network of the raised bogs] // Uchenye zapiski Tartuskogo gosudarstvennogo universiteta. Tartu. Vyp. 145. Trudy po botanike: 7. S. 253–257. [In Russian]
- Mazing V.V. 1994. Strukturnaya organizatsiya болот [Structural organization of mires] // Chteniya pamyati V.N. Sukacheva: XI: Biogeotsenoticheskiye osobennosti болот i ikh ratsional'noye ispol'zovaniye. Moskva: Nauka. S. 38–60. [In Russian]
- Mets L.Ja., 1967. Kolebanie verkhnykh slojov sfagnovogo болота v zavisimosti ot osadkov [Oscillations of top-layers in moss-bog according to precipitations] // Priroda болот i metody ikh issledovaniy. Leningrad: Nauka. S. 213–217. [In Russian]
- Minor M.A., Ermilov S.G., Philippov D.A., Prokin A.A. 2016. Relative importance of local habitat complexity and regional factors for assemblages of oribatid mites (Acari: Oribatida) in *Sphagnum* peat bogs // Experimental and Applied Acarology. Vol. 70, is. 3. P. 275–286. DOI: 10.1007/s10493-016-0075-9
- Neustadt M.I. 1966. K semidesyatiletiyu Nikolaya Yakovlevicha Kattsa [For the 70th birthday of Nicolai Jakovlevich Katz] // Botanicheskij zhurnal. Vol. 51, № 6. S. 901–905. [In Russian]
- Paine R.T. 1969. A note on trophic complexity and community stability // Amer. Naturalist. Vol. 103, № 929. P. 91–93. DOI: 10.1086/282586
- Panov V.V. 1991. Ob organizatsii болотnykh morfosistem na osnove stereofotogrammetricheskogo metoda nablyudenij [On the organization of mire morphosystems based on the stereophotogrammetric method of observations] // Bolota okhranyaemykh territorij: problem okhrany i monitoring. Leningrad. S. 100–103. [In Russian]
- Panov V.V. 2006. Nekotorye osobennosti razvitiya sfagnovogo mokhovogo pokrova verkhovykh болот [Some features of the *Sphagnum* moss cover development in bogs] // Botanicheskij zhurnal. Vol. 91, № 3. S. 32–40. [In Russian]
- Panov V.V. 2017. O razdelenii ponyatij «болото», «болото – vodnyj ob'ekt» i «болотnyj vodnyj ob'ekt» [About the distinction between the concepts “mire”, “mire – water object” and “water object of the mire”] // Trudy IBVV RAN. Vyp. 79(82). Gidrobiologicheskie issledovaniya болот. S. 130–140. [In Russian]

- Pestov S.V., Philippov D.A. 2016. Dvukrylyye (Diptera) bolota Shichenskoe (Vologodskaya oblast') [Diptera of the Shichenskoe mire (Vologda Region)] // *Ekologiya rodnogo kraja: problemy i puti resheniya: Materialy Vserossijskoj nauch.-prakt. konf. s mezhdunarodnym uchastiyem*. 28–29 aprelya 2016 g. Kniga 1. Kirov: Izd-vo «Raduga-PRESS». S. 410–415. [In Russian]
- Philippov D.A. 2007. K poznaniyu flory verkhovykh bolot tsentral'nykh rajonov Vologodskoj oblasti [On the knowledge of flora of raised bogs of the central districts of the Vologda Region] // *Aktual'nyye problemy biologii i ekologii: Materialy dokl. Trinadtsatoy molodozhnoy nauchnoj konferentsii Instituta biologii Komi NTs UrO RAN (Syktyvkar, Respublika Komi, Rossiya, 3–7 aprelya 2006 g.)*. Syktyvkar. S. 257–259. [In Russian]
- Philippov D.A. 2010. Rastitel'nyj pokrov, pochvy i zhivotnyj mir Vologodskoj oblasti (retrospektivnyj bibliograficheskij ukazatel') [Plants, soils and animals of the Vologda Region (retrospective bibliographical index)]. Vologda: Izd-vo "Sad-Ogorod". 217 s. [In Russian]
- Philippov D.A. 2011. O verkhovykh bolotakh vologodskoj chasti bassejna Belogo morya [Some data about raised bogs on the Vologda part of the White Sea catchment area] // *Geologiya morej i okeanov: Materialy XIX Mezhdunarodnoj nauch. konferentsii (Shkoly) po morskoj geologii*. Moskva, 14–18 noyabrya 2011 g. Tom 3. Moskva: GEOS. S. 285–289. [In Russian]
- Philippov D.A. 2013. Botanicheskie zametki o splavinakh nekotorykh vodoyomov Vologodskoj oblasti [Botanical notes of some water bodies floating mires of Vologda Region] // *II Vserossijskaya (XVII) molodyozhnaya nauch. konferentsiya (s elementami nauchnoj shkoly) "Molodyozh' i nauka na Severe": Materialy dokladov (22–26 aprelya 2013 g. Syktyvkar, Respublika Komi, Rossiya)*. Tom 1. Syktyvkar. S. 140–141. [In Russian]
- Philippov D.A. 2014a. Gidrokhimicheskaya kharakteristika vnutribolotnykh vodoyomov (na primere Shichenskogo verkhovogo bolota, Vologodskaya oblast') [Hydrochemical characteristics of mire water tracks (by the example of Shichenskoe raised bog, Vologda Region)] // *Voda: khimiya i ekologiya*. № 7(73). S. 10–17. [In Russian]
- Philippov D.A. 2014b. O zarastanii vnutribolotnykh ozyor Arkhangel'skoj i Vologodskoj oblastej [On overgrowing of intramire lakes in Arkhangel'sk and Vologda Regions] // *XXI Vserossijskaya molodyozhnaya nauchnaya konf. "Aktual'nye problem biologii i ekologii" (posvyaschyonnoj 70-letiyu A.I. Taskaeva): Materialy dokladov*. 7–11 aprelya 2014 g. Syktyvkar, Respublika Komi, Rossiya. Syktyvkar. S. 91–95. [In Russian]
- Philippov D.A. 2015a. Gidrobiologiya bolot [Mire hydrobiology] // *Bolota Severnoj Yevropy: raznoobraziye, dinamika i ratsional'noe ispol'zovanie. Mezhdunarodnyj simpozium (Petrozavodsk, 2–5 sentyabrya 2015 g.)*: Tezisy dokladov. Petrozavodsk: Izd. KarNTS RAN. S. 75–76. [In Russian]
- Philippov D.A. 2015b. Flora Shichenskogo vodno-bolotnogo ugod'ya (Vologodskaya oblast') [Flora of wetland "Shichenskoe" (Vologda Region, Russia)] // *Fitoraznoobrazie Vostochnoj Evropy*. Vol. 9, № 4. S. 86–117. [In Russian]
- Philippov D.A. 2015c. *Oxycoccus microcarpus* (Ericaceae) v Vologodskoj oblasti [*Oxycoccus microcarpus* (Ericaceae) in the Vologda Region] // *Fitoraznoobrazie Vostochnoj Evropy*. Vol. 9, № 3. S. 135–144. [In Russian]
- Philippov D.A. 2015d. *Papilio machaon* Linnaeus, 1758 (Insecta, Lepidoptera, Papilionidae) v Vologodskoj oblasti [*Papilio machaon* Linnaeus, 1758 (Insecta, Lepidoptera, Papilionidae) in the Vologda Region] // *Mezhdunarodnyj zhurnal prikladnykh i fundamental'nykh issledovaniy*. № 8–4. S. 697–701. [In Russian]
- Philippov D.A. 2015e. O nakhodkakh nekotorykh redkikh v Vologodskoj oblasti nasekomykh [On the records of some rare insects in the Vologda Region] // *Mezhdunarodnyj zhurnal prikladnykh i fundamental'nykh issledovaniy*. № 11–1. S. 127. [In Russian]
- Philippov D.A. 2016. Novyye svedeniya o redkikh ptitsakh Vologodskoj oblasti [New data about rare birds of the Vologda Oblast] // *Russkij ornitologicheskij zhurnal*. Vol. 25, ekspress-vyp. 1282. S. 1644–1645. [In Russian]
- Philippov D.A., Boychuk M.A. 2015. Mkhi Shichenskogo landshaftnogo zakaznika (Vologodskaya oblast') [Mosses of the Shichenskiy Landscape Reserve (Vologda Region)] // *Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) federal'nogo universiteta. Ser. Estestvennye nauki*. № 2. S. 80–89. [In Russian]
- Philippov D.A., Dulin M.V. 2015. Pechyonochniki Shichenskogo landshaftnogo zakaznika (Vologodskaya oblast') [Liverworts of the Shichenskiy Landscape Reserve (Vologda Region)] // *Bulleten' Bryanskogo otdeleniya RBO*. № 1(5). S. 14–21. [In Russian]
- Philippov D.A., Leonov M.M. 2017. Pervyye materialy o rakovinnykh amyobakh (Testacea) bolot Vologodskoj oblasti [First materials on testate amoebas (Testacea) in mires of the Vologda Region, Russia] // *Trudy IBVV RAN*. Vyp. 79(82). Gidrobiologicheskie issledovaniya bolot. S. 243–250. [In Russian]
- Philippov D.A., Lobunicheva E.V., Gusev E.S., Stroynov Ya.V., Zaytseva V.L., Romanis T.V., Yurchenko V.V. 2015. Raznotipnyye bolotnyye vodoyomy i ikh strukturnyye komponenty [Polytypic mire water bodies and their structural components] // *XXII Vserossiyskaya molodozhnaya nauchnaya konf. "Aktual'nyye problemy biologii i ekologii"*. Materialy dokl. 6–10 aprelya 2015 g. Syktyvkar, Respublika Komi, Rossiya. Syktyvkar. S. 5–11. [In Russian]
- Philippov D.A., Pestov S.V. 2014. Predvaritel'nyj spisok nasekomykh bolotnykh mestoobitanij Vologodskoj oblasti [Preliminary checklist of insects of mire biotopes of the Vologda Region] // *Trudy Instorfa*. № 10(63). S. 3–19. [In Russian]
- Philippov D.A., Prokin A.A., Przhiboro A.A. 2017. Metody i metodiki gidrobiologicheskogo issledovaniya bolot: uchebnoe posobie. [Methods and methodology of hydrobiological study of mires: tutorial]. Tyumen': Izd-vo Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. 207 s. [In Russian]
- Philippov D.A., Shabunov A.A. 2013. Ob ornitofaune Shichenskogo verkhovogo bolota (Vologodskaya oblast') [On ornithofauna of the Shichenskoe raised bog (Vologda Region)] // *Russkij ornitologicheskij zhurnal*. Vol. 22, ekspress-vyp. 950. S. 3413–3421. [In Russian]

- Philippov D.A., Shabunov A.A. 2014. Seryj zhuravl' *Grus grus* v Vologodskoj oblasti [The common crane *Grus grus* in the Vologda Oblast] // Russkij ornitologicheskij zhurnal. Vol. 23, ekspress-vyp. 1088. S. 4152–4161. [In Russian]
- Philippov V.A., Philippov D.A. 2010. O metodike postroyeniya stratigraficheskikh kolonok torfyanykh zalezhej s ispol'zovaniem programmy Gistogram Maker [On the method of drawing of stratigraphic columns of peat deposits with using of Gistogram Maker software] // Trudy Instorfa. № 2(55). S. 11–14. [In Russian]
- Postanovlenie Pravitel'stva Vologodskoj oblasti № 125 ot 24.02.2015 «Ob utverzhdenii perechnya (spiska) redkikh i ischezayuschikh vidov (vnutrividovikh taksonov) rastenij i gribov, zanesyonnykh v Krasnyu knigu Vologodskoj oblasti» [Resolution of the Government of the Vologda Region from 24.02.2015 № 125 «On approval of list of rare and endangered species (intraspecific taxa) plants and fungi, which feature in the Red Data Book of the Vologda Region»] 2015. [In Russian]
- Prokin A.A., Petrov P.N., Sazhnev A.S., Stolbov V.A., Philippov D.A. 2016. Novye ukazaniya vodnykh zhestkokrylykh (Coleoptera: Dytiscidae, Gyrinidae, Hydrophilidae) dlya Vologodskoj i Tyumenskoj oblastej [New records of water beetles (Coleoptera: Dytiscidae, Gyrinidae, Hydrophilidae) from Vologda and Tyumen Oblasts, Russia] // Problemy vodnoj entomologii Rossii i sopredel'nykh stran: Materialy VI Vserossiyskogo simpoziuma (s mezhdunarodnym uchastiyem) po amfibioticheskim i vodnym nasekomym, posvyaschyonnom pamyati izvestnogo rossijskogo uchyonogo-entomologa L.I. Zhil'tsovoy. Vladikavkaz: Izd-vo SOGU. S. 114–117. [In Russian]
- Prokina K.I., Philippov D.A., Mylnikov A.P. 2016. O geterotrofnym zhgutikonostsakh sfagnovykh mochazhin verkho-vykh bolot Evropejskogo Severa Rossii [On heterotrophic flagellates of raised bogs *Sphagnum* hollows in the North of European Russia] // Materialy VI Mezhdunar. simpozium "Biologiya sfagnovykh mkhov" (Sankt-Peterburg; Khanty-Mansiysk. 28 iyulya – 11 avgusta 2016 g.). Tomsk. S. 56–58 [In Russian]
- Prokina K.I., Zagumyonni D.G., Philippov D.A. 2017. Centrohelids in the mires of Northern Russia // Protistology. Vol. 11, № 1. P. 3–19. DOI: 10.21685/1680-0826-2017-11-1-1
- Prozorov Yu.S. 1985. Zakonomernosti razvitiya, klassifikatsiya i ispol'zovaniye bolotnykh biogeotsenozov [Regularities of development, classification and use of mire biogeocenosis]. Moskva: Nauka. 209 s. [In Russian]
- Romanis T.V., Philippov D.A. 2015. Svoystva torfyanykh otlozhenij bolotnykh vodoyomov verkhovogo bolota Shichenskoe (Vologodskaya oblast') [Properties of peat deposits of mire water bodies of raised bog Shichenskoe (Vologda Region)] // Ekologiya – 2015: Materialy V Mezhdunarodnoj molodyozhnoj nauchnoj konferentsii (22–24 sentyabrya 2015 g.). Arkhangel'sk. S. 53–54. [In Russian]
- Romanova E.A. 1953. Klassifikatsiya elementov poverkhnostnoj gidrograficheskoy seti na bolotakh [Classification of surface hydrographic network elements in bogs] // Trudy Gosudarstvennogo gidrologicheskogo instituta. Vyp. 39(93). Voprosy gidrologii bolot. Leningrad: Gidrometeor. izd-vo. S. 60–80. [In Russian]
- Romanova E.A. 1960. O svyazi mezhdru rastitel'nost'yu, verkhnimi sloyami torfyanoj zalezhi i vodnym rezhimom verkho-vykh bolot Severo-Zapada [On the connection between vegetation, the upper layers of the peat deposit and the water regime of the raised bogs of the North-West] // Trudy Gosudarstvennogo gidrologicheskogo instituta. Vyp. 89. Leningrad. S. 92–122. [In Russian]
- Romanova E.A. 1961. Geobotanicheskiye osnovy gidrologicheskogo izucheniya verkho-vykh bolot (s ispol'zovaniyem aerofotos"yomki) [Geobotanical fundamentals of hydrological study of raised bogs (using aerial photography)]. Leningrad: GIMIZ. 244 s. [In Russian]
- Sazhnev A.S., Philippov D.A. 2017. O vodnykh i amfibioticheskikh zhestkokrylykh (Insecta: Coleoptera) bolotnykh vodoyomov Vologodskoj oblasti [On aquatic and amphibiotic beetles (Insecta: Coleoptera) of mire water bodies of the Vologda Region, Russia] // Trudy IBVV RAN. Vyp. 79(82). Gidrobiologicheskie issledovaniya bolot. S. 194–199. [In Russian]
- Semernoy V.P. 2008. Obschaya gidrobiologiya: Tekst lektsij [Basic hydrobiology: text of lectures]. Yaroslavl: YarGU. 182 s. [In Russian]
- Shevchenko V.P., Philippov D.A., Gordeev V.V., Demina L.L. 2011. Soderzhaniye tyazholykh metallov v sfagnovykh mkhakh Vologodskoj oblasti [Contents of heavy metals in *Sphagnum* mosses of Vologda Region] // Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya. № 4. URL: www.science-education.ru/98-4714 (date of the application 25.05.2017) [In Russian]
- Smolyanitskiy L.Ya. 1977. Nekotoryye zakonomernosti formirovaniya derniny sfagnovykh mkhov [Some regularities in the formation of *Sphagnum* mosses mats] // Botanicheskij zhurnal. Vol. 62. № 9. S. 1262–1272. [In Russian]
- Smolyanitskiy L.Ya. 1979. Metabolizm verkho-vykh bolot v svyazi s problemoj ikh vzaimootnoshenij s lesnymi ekosistemami [Metabolism of the raised bogs in connection with the problem of their relationship with forest ecosystems] // Trudy Darvinskogo gos. zapovednika. Vyp. 15. Bolota i bolotnyye yagodniki (Materialy simp. «Vzaimootnosheniya lesa i bolota; bolotnyye yagodniki; vsplyvaniye torfov na zatoplennykh bolotakh»). Vologda: Severo-Zapadnoe knizhnoe izd-vo. S. 21–31. [In Russian]
- Smolyanitskiy L.Ya. 1981. Metabolicheskaya organizatsiya vypuklykh oligotrofnym bolot [Metabolic organization of convex oligotrophic mires] // Antropogennye izmeneniya, okhrana rastitel'nosti bolot i prilegayuschikh territorij (materialy VI Vsesoyusnogo soveschaniya, 5–7 sentyabrya 1979 g.). Minsk: Nauka i tekhnika. S. 206–210. [In Russian]
- Sofronova E.V., Abdurachmanova Z.I., Afonina O.M., Akatova T.V., Andreeva E.N., Bakalin V.A., Bezgodov A.G., Borovichev E.A., Chernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dulin M.V., Fedosov V.E., Golovina E.O., Ignatov M.S., Ignatova E.A., Kotkova V.M., Kozhin M.N., Kučera J., Kurbatova L.E., Kushnevskaya E.V., Leushina E.G., Makarova M.A., Maksimova A.Yu., Nikolajev I.A., Philippov D.A., Popova N.N., Potemkin A.D., Prelovskaya E.S., Te-

- Ieganova V.V., Vilnet A.A., Volkova E.M., Zolotukhin N.I. 2015. New bryophyte records. 5 // *Arctoa*. Vol. 24, № 2. S. 584–609. DOI: 10.15298/arctoa24.51 [In Russian and English]
- Sterlyagova I.N., Shabalina Yu.N., Philippov D.A. 2016. Materialy k al'goflore Shichenskogo bolota (Vologodskaya oblast') [Materials for the algoflora of Shichenskoe mire (Vologda Region)] // XXIII Vserossiyskaya molodyozhnaya nauchnaya konf. (s elementami nauchnoj shkoly) "Aktual'nye problem biologii i ekologii". Materialy dokl. 4–8 aprelya 2016 g. Syktyvkar, Respublika Komi, Rossiya. Syktyvkar. S. 41–44. [In Russian]
- Stroynov Ya.V., Philippov D.A. 2015. Virioplankton verkhovogo bolota Shichenskoe (Vologodskaya oblast') [Virioplankton of raised bog Shichenskoe (Vologda Region)] // Shestaya mezhdunarodnaya Vereshchaginskaya Baykal'skaya konf. 4-j Baykal'skij Mikrobiologicheskij Simpozium s mezhdunarodnym uchastiyem «Mikroorganizmy i virusy v vodnykh ekosistemakh». 7–12 sentyabrya, 2015. Tezisy dokladov i stendovye soobscheniya. Irkutsk: Izd-vo "Asprint". S. 313–314. [In Russian]
- Stroynov Ya.V., Philippov D.A. 2016. Bakterio- i virioplankton vnutribolotnykh vodnykh ob'yektov verkhovogo bolota [Bacterio- and virioplankton of the inter-mire waterbodies of the raised bog] // Materialy Vserossiyskoy molodyozhnoy gidrobiologicheskoy konf. «Perspektivy i problemy sovremennoj gidrobiologii». Borok. S. 52–53. [In Russian]
- Stroynov Ya.V., Philippov D.A. 2017a. Bakterio- and virioplankton in water bodies of a raised bog (Vologda oblast, Russia) // *Inland Water Biology*. Vol. 10, № 1. P. 37–43. DOI: 10.1134/S1995082917010175
- Stroynov Ya.V., Philippov D.A. 2017b. Virio- i bakterioplankton pervichnykh ozyor Shichenskogo bolota (Vologodskaya oblast') [Virio- and bakterioplankton of primary lakes of the Shichenskoe mire (Vologda Region, Russia)] // *Trudy IBVV RAN*. Vyp. 79(82). Gidrobiologicheskie issledovaniya bolot. S. 222–227. [In Russian]
- Suslova T.A., Chobadze A.B., Philippov D.A., Shiryayeva O.S., Levashov A.N. 2013. Vtoroye izdaniye Krasnoj knigi Vologodskoj oblasti: izmeneniya v spiskakh okhranyayemykh i trebuyuschikh biologicheskogo kontrolya vidov rastenij i gribov [The second edition of Red Data Book of the Vologda Region: revisions in lists of protected and biological control required species of plants and fungi] // *Fitoraznoobrazie Vostochnoj Evropy*. Vol. 7, № 3. S. 93–104. [In Russian]
- Udodenko Yu.G., Philippov D.A. 2017. Rtut' v torfyanykh otlozheniyakh Shichenskogo bolota (Vologodskaya oblast') [Mercury in peat deposits of the Shichenskoe mire (Vologda Region, Russia)] // *Trudy IBVV RAN*. Vyp. 79(82). Gidrobiologicheskie issledovaniya bolot. S. 236–242. [In Russian]
- Viktorov S.V. 1967. Bolotnye mikrolandshafty kak indicatory nekotorykh gidrokhimicheskikh uslovij bolot [Bog microlandscapes as indicators of some hydrochemical properties of bogs] // *Priroda bolot i metody ikh issledovaniy*. Leningrad: Nauka. S. 189–191. [In Russian]
- Volkova E.A., Isachenko G.A., Khramtsov V.N. (eds.) 2005. Yuntolovskij regional'nyj kompleksnyj zakaznik [Yuntolovskiy regional complex natural reserve]. Sankt-Peterburg. 202 s. [In Russian]
- Volkova E.A., Isachenko G.A., Khramtsov V.N. (eds.) 2011. Priroda Sestroretskoj niziny [Nature of the Sestroretskaya Lowland]. Sankt-Peterburg. 264+41 s. [In Russian]
- Vompersky S.E., Sirin A.A., Salnikov A.A., Tsyganova O.P., Valyaeva N.A. 2011. Estimation of forest cover extent over peatlands and paludified shallow-peat lands in Russia // *Contemporary Problems of Ecology*. Vol. 4, № 7. P. 734–741. DOI: 10.1134/S1995425511070058
- Vompersky S.E., Sirin A.A., Tsyganova O.P., Valyaeva N.A., Maikov D.A. 2005. Bolota i zabolochennyye zemli Rossii: popytka analiza prostranstvennogo raspredeleniya i raznoobraziya [Peatlands and paludified lands of Russia: attempt of analyses of spatial distribution and diversity] // *Izvestiya RAN. Ser. geogr.* № 5. S. 39–50. [In Russian]
- Vorobyov G.A. (ed.) 2007. Priroda Vologodskoj oblasti [Nature of the Vologda Region]. Vologda: Izdatel'skij Dom Vologzhanin, 2007. 434 s. [In Russian]
- Voropanov T.A. 1959. Materialy po pitaniyu kulikov Vologodskoj oblasti [Materials on feeding of Charadrii of the Vologda Region] // *Uchyonye zapiski Vologodskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo instituta*. Vologda. Vol. 24, estestvenno-geograficheskij. S. 141–145. [In Russian]
- Yurkovskaya T.K. 1992. Geografiya i kartografiya rastitel'nosti bolot Evropejskoj Rossii i sopredel'nykh territorij [Geography and cartography of mire vegetation of the European Russia and neighbouring territories]. Sankt-Peterburg. 256 s. [In Russian]
- Zaytseva V.L., Philippov D.A., Lobunicheva E.V. 2016. Zooplankton mochazhin verkhovykh bolot tsentral'noj chasti Vologodskoj oblasti [Zooplankton of raised bogs hollows in the central part of the Vologda Region] // *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Ser. 3. Biologiya*. Is. 2. S. 4–17. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.201 [In Russian]
- Zaytseva V.L., Philippov D.A., Lobunicheva E.V. 2017. Sostav i sezonnaya dinamika zooplanktona ruch'ya verkhovogo bolota [Composition and seasonal dynamics of zooplankton in a raised bog stream] // *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta*. № 2(163). S. 69–76. [In Russian]
- Zaytseva V.L., Philippov D.A., Lobunicheva E.V., Mikhaylova A.A. 2014. Vliyanie *Utricularia intermedia* na strukturu soobshchestv vodnykh bespozvonochnykh bolotnykh vodoyomov [Influence of *Utricularia intermedia* on the aquatic invertebrate community structure in mire water tracks] // *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossijskoj akademii nauk*. Vol. 16, № 5. S. 276–281. [In Russian]
- Zernov S.A. 1934. Obschaya gidrobiologiya [Fundamentals of hydrobiology]. Moskva–Leningrad: Biomedgiz. 503 s. [In Russian]
- Zernov S.A. 1949. Obschaya gidrobiologiya. 2-e izd. [Fundamentals of hydrobiology. 2nd edit.]. Moskva–Leningrad: Izd-vo AN SSSR. 587 s. [In Russian]

- Zhakov L.A. 1984. Formirovaniye i struktura rybnogo naseleniya ozyor Severo-Zapada SSSR [Formation and structure of the fish population of the lakes of the North-West of the USSR]. Moskva: Nauka. 144 s.
- Zilov E.A. 2009. Gidrobiologiya i vodnaya ekologiya (organizatsiya, funktsionirovaniye i zagryazneniye vodnykh ekosistem): uchebnoye posobiye [Hydrobiology and water ecology (organization, functioning and contamination of aquatic ecosystems): textbook]. Irkutsk: Izd-vo Irkutskogo universiteta. 148 s. [In Russian]

SPECIFIC FEATURES OF STRUCTURAL ORGANIZATION OF HYDROBIOCENOSSES IN DIFFERENT-TYPE OF MIRE WATER BODIES AND WATER COURSES

D. A. Philippov

Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences

Borok, 152742, Russia, e-mail: philippov_d@mail.ru

The paper outlines and substantiates mire hydrobiology, a special area in hydrobiology, devoted to biological processes in different-type water objects of mires and the ways they are related to their environment. The main aim of mire hydrobiology is to study the regularities determining biodiversity, structural-functional organization, as well as seasonal, interannual, and long-term dynamics of communities in mire water bodies and water courses. All living organisms inhabiting mire water bodies and water courses may be considered as the object of study. The main issue is the structure and ecological role of aquatic communities in the functioning of ecosystems in mire water bodies and water courses. It is stated that the type of mire water object (including its genesis, location within the mire massif, morphometric features) determines the structural-functional organization of its ecosystem. The statement is verified and illustrated by the author's original data obtained in long-term studies of the Shichenskoe mire (Vologda Region). The distinguishing features of taxonomic and ecological composition and structural-functional organization of aquatic communities in different-type water objects of mires are described and analyzed, including such subsystems as the vegetation, bacterioplankton, phytoplankton, zooplankton and macrozoobenthos. The role of sphagnum mosses as a key taxonomic group and the coenogenetic traits of various components of mire aquatic communities are considered.

Keywords: structure, mire water bodies, mire lake, stream, lagg, hollow, macrophytes, zooplankton, phytoplankton, bacterioplankton, zoobenthos, biodiversity, Vologda Region

СУКЦЕССИЯ ЗООПЛАНКТОНА ЗАБОЛОЧЕННЫХ ОЗЁР И БОЛОТ ОЗЁРНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

А. В. Черевичко

*Государственный научно-исследовательский институт
озерного и речного рыбного хозяйства им. Л.С. Берга, Псковское Отделение – филиал
180007 г. Псков, ул. М. Горького, д. 13, e-mail: acherevichko@mail.ru*

Изучен зоопланктон малых заболоченных озёр и болот озёрного происхождения разных ландшафтов Псковской области. Исследованные водоёмы имеют приблизительно одинаковый возраст и происхождение, но различны по скорости сукцессии в системах озеро/водосбор. Методом сравнения состава и структуры зоопланктона ряда разнотипных водоёмов, показано, что состав зоопланктона и направление сукцессии сообщества, в полной мере отражает стадию развития экосистемы водоёма, и в свою очередь может служить одним из индикаторов сукцессионной стадии водной экосистемы. Отмечено, что олиготрофно-эвтрофная сукцессия озёр задровых ландшафтов идее быстрее, чем холмисто-моренных. Зоопланктон дистрофных озёр озёрно-ледниковых равнин не отражает их трофического состояния, а только сукцессионную стадию развития водоёма. Для зоопланктона сукцессионного ряда болот (низинные → переходные → верховые) выявлены определенные закономерности: сообщества эвтрофных вод сменяются на сообщества олиготрофных, виды эврибионты замещаются стенобионтами. Аналогичная сукцессия зоопланктона характерна для крупного болотного массива, смена сообществ происходит от краевой зоны к центральной. В целом, состав и структура зоопланктона водоёма и соответственно направление сукцессии сообществ непосредственно зависят от ландшафта и генезиса территории.

Ключевые слова: сукцессия, озёрная экосистема, болотный водоём, ландшафт, состав, структура, трофический статус, эврибионты и стенобионты.

ВВЕДЕНИЕ

Концепция сукцессии озёрных экосистем предполагает, что озёра проходят последовательно разные стадии трофности, начиная с олиготрофной, через мезотрофную к эвтрофной [Thinemann, 1950]. Дальнейшее заиление, обмеление, зарастание и заболачивание озёр при одновременном усилении гумификации органики приводит к дистрофии, затем озеро замещается болотом.

Понятие сукцессия, включает в себя как последовательность сообществ, сменяющих друг друга в данном биотопе (экологическая сукцессия), так и схему развития экосистемы в целом (историческая сукцессия) [Одум, 1986, (Odum, 1986)]. Следовательно, озёра и современные болота, образовавшиеся на месте озёрных котловин, можно рассматривать как экосистемы, имеющие одинаковый возраст и происхождение и находящиеся на разных этапах исторической сукцессии. Одним из возможных путей заболачивания озера является его дистрофикация на любой из стадий развития, что определяется рельефом местности, подстилающими породами, условиями водосбора и т.п. [Абросов, 1982 (Abrosov, 1982)]. В целом, сукцессия водоёмов послеледниковых областей непосредственно зависят от ландшафта и генезиса территории. Историческая сукцессия озера заканчивается при полном превращении его в болото. Болотообразование, а в частности один из основных его типов – заторфовывание озёр

было подробно описано В.Н. Сукачевым. Смена основных стадий развития болот (низинная, переходная, верховая) представляют собой типичный пример экологической сукцессии [Сукачев, 1973 (Sukachev, 1973)].

Нами была предложена общая модель олиготрофно-эвтрофно-олиготрофной сукцессии, включающая как озёрный, так и болотный сукцессионные ряды с учётом особенностей процесса в каждой природной зоне умеренного пояса Евразии, заключающихся в усечении потенциальной сукцессионной сети под воздействием ландшафтных фильтров [Прокин и др., 2015 (Prokin et al., 2015)].

По определению И.Н. Андрониковой, зоопланктон – это организованная биологическая система с определенной взаимосвязанностью и упорядоченностью её структурных и функциональных показателей, которая является большой, сложной частью экосистемы водоёма, тесно связанной со всеми остальными её звеньями и должна рассматриваться исходя из концепции системной экологии [Андроникова, 1993 (Andronikova, 1993)].

Цель наших исследований – показать, что состав и структура зоопланктона и направление сукцессии сообщества, в полной мере отражает стадию развития экосистемы водоёма, частью которой это сообщество является, и в свою очередь может служить одним из индикаторов сукцессионной стадии водной экосистемы.

Как показывают литературные данные посвященные изучению «болотного» зоопланктона, к болотным водоёмам отнесено большое количество самых различных водных объектов, в том числе довольно большие озёра, окруженные болотными массивами, малые озёра различной степени зарастания и заболачивания, а так же небольшие озёрки и мочажины расположенные непосредственно внутри болот.

Обращаясь к истории исследования зоопланктона болотных водоёмов можно выделить три основных этапа: 1) фаунистические исследования болот (начало XX в.); 2) сравнительно-лимнологические исследования болотных озёр (середина XX в.); 3) изучение оценки влияния антропогенного закисления поверхностных вод на биологические системы (конец XX в.).

Ряд работ отечественных исследователей посвященных изучению зоопланктона болот, а именно небольших болотных водоёмов (мочажин, прудов, карьеров и т.п.) был выполнен в 20-е годы прошлого века. Довольно подробные данные о распределении ракообразных по разным зонам верхового болота на примере Луцинского болота Московской области приведены в работе С.Н. Скадовского, он выделяет зоны в болотном массиве, сменяющие друг друга от края к центру, называя их первая и вторая береговая, и центральная – соответственно. Зоны отличаются друг от друга рядом гидрохимических характеристик, в частности величиной рН. Автор отмечает, смену видового состава зоопланктона. К руководящим формам он относит *Chydorus ovalis* и *Scapholeberis microcephala*, отмечает, что во II-ой береговой и центральной зоне распространена *Alonella excisa*. Из веслоногих *Megacyclops viridis* не заходит дальше береговой зоны, в то время как *Diacyclops languidus* распространен по всем трем зонам и наиболее многочислен в центральной зоне болота. Кроме того, отмечено, что какой-либо определенной смены форм в течение лета установить не удалось, встречаются одни и те же виды [Скадовский, 1928 (Scadovskiy, 1928)].

Есть работы этого периода, посвященные водоёмам на сфагновом болоте измененным деятельностью человека, а именно торфяным карьерам Московской области [Дуне, 1928 (Dune, 1928); Себенцов, 1926 (Sebentsov, 1926)]. В обоих случаях, отмечено более богатое видовое разнообразие зоопланктона, чем на естественном верховом болоте. Есть некоторые данные о зоопланктоне сфагнового зыбуна (=сплавнины) в прибрежье оз. Валдайское [Корде и др., 1926 (Korde et al, 1926)]. Характерными видами авторы считают *Diacyclops nanus* Sars, 1863, *D. languidus* (Sars, 1863), *Megacyc-*

lops viridis (Jurine, 1820); к сфагнофильным кладоцерам они относят *Scapholeberis microcephala* Sars, 1890, *Streblocerus serricaudatus* (Fischer, 1849); выделяют виды, наиболее часто встречающиеся в торфянике: *Ceriodaphnia laticaudata* P.E. Müller, 1867, *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1785).

Основные результаты изучения гидрофауны болот и влияющих на нее факторов обобщены в работе И.А. Киселева [1950 (Kiselev, 1950)]. Часть данных получена им на самобитном не тронутым деятельностью человека болоте Целау, а также проанализированы материалы других исследователей, отражающие в основном видовой состав фауны и обилие тех или иных видов. Основным факторами определяющим видовое разнообразие зоопланктона болот автор считает климатические (резкие колебания температуры), физиологические (условия питания), малый объем водной массы, а также факторы, связанные с химизмом среды [Киселев, 1950 (Kiselev, 1950)].

Следующий этап исследований проводимых в данном направлении был посвящен сравнительной физико-химической и гидробиологической характеристике болотных озёр и с различной степенью гумификации и уровнем рН воды. Особенности состава, структуры и функционирования зоопланктона болотных гумифицированных водоёмов изучались в озёрах Карелии и Ленинградской области [Андроникова, 1992 (Andronnikova, 1992)]. Эти работы были ориентированы в основном на влияние “дистрофности” на гидробионтов, степень которой определялась по уровню гумификации. Зависимость состава и разнообразия фауны озёр (планктона и бентоса) от величины рН воды на основе сравнительного исследования 550 водоёмов гумидной зоны показал А.А. Салазкин. Он же предложил классификацию озёр по уровню закисления и дал биолого-продукционную характеристику для каждого типа [Салазкин, 1976 (Salazkin, 1976)].

Дальнейшие исследования гумифицированных кислых водоёмов, продолжающиеся и в наши дни посвящены оценке влияния антропогенного закисления поверхностных вод, связанного с промышленной эмиссией в атмосферу окислов серы и азота, на биологические системы. В России такие исследования проводились в Карелии, Мурманской, Ленинградской, Вологодской областях [Моисеенко, 2005 (Moiseenko, 2005)]. Показано, что закисление среды приводит к изменению видового состава, количества и соотношения отдельных таксономических групп, что отражается на структуре зоопланктона [Лазарева, 1991 (Lazareva, 1991)].

В целом, с точки зрения гидробиологии всё разнообразие типов местообитаний на болоте для организмов зоопланктона можно классифицировать следующим образом: стоячие водоёмы и текущие воды (по И.А. Киселеву). К первым отнесены озёра, озёрки, прудообразные скопления воды, расположенные в значительных понижениях между кочками, мочажины –

местные депрессии поверхности, имеющие вид слабых понижений или плоских луж. Как видно из вышесказанного, основное отличие водоёмов в их площади и свободной водной поверхности. К текущим водам отнесены каналы, реки и речки (открытые, погребённые, глухие, в виде жил, ложбин и полос стока).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Характер и направление сукцессии озёрных экосистем, как правило, изучают методом сравнения ряда разнотипных водоёмов, имеющих приблизительно одинаковый возраст и происхождение, но различных по скорости сукцессии в системах озеро/водосбор [Трифорова, 1990 (Trifonova 1990)].

Основная часть наших исследований выполнена на водоёмах Псковской области, находящиеся в северо-западной части Восточно-Европейской равнины. Большинство озёр и болот озёрного происхождения области возникло после отступления Валдайского ледника (10–12 тыс. лет назад). Современный облик рельефа, сформированный ледником, характеризуется хорошей сохранностью ледниковых и водно-ледниковых форм рельефа, молодостью гидрографической сети.

Крупные поднятия коренных пород способствовали образованию холмисто-моренного рельефа, для которого характерны ледниковые озёрные котловины, имеющие высокие сильно расчленённые берега. По депрессиям коренного рельефа ледниковые потоки проникали далеко к югу. В этих понижениях при таянии льда формировались обширные озёрно-ледниковые водоёмы, которые по мере отступления ледника осушались и на их месте возникли озёрно-ледниковые равнины. В результате осушения крупных приледниковых водоёмов в понижениях озёрно-ледниковых равнин образовались остаточные озёрные котловины. Они, как правило, круглые, мелководные берега их низкие изрезаны слабо. Один из примеров таких сильно заболоченных равнин – Полистово-

Ловатская болотная система (13440 км²) на востоке области. Южная часть области принадлежит к внешней зоне ледникового комплекса и занята пологоволнистой зандровой равниной. Озёрные котловины здесь ледникового происхождения, имеют овально-лопастную форму, изрезанность берегов слабая, берега преимущественно не высокие пологие, дно плоско-вогнутое. На севере области расположена Псковско-Чудская приозёрная низменность (936 км², в т.ч. акватория Псковского и Чудского озёр – 240 км²) она занимает территорию огромной депрессии, бывшую ранее балтийским ледниковым озером, и представлена приозёрной террасированной равниной. Здесь широко представлены разнообразные низинные, переходные и верховые болота (42.5% территории), отнесённые к Псковско-Чудскому болотному району [Лесненко, Абросов, 1973 (Lesnenko, Abrosov, 1973)].

Для изучения сукцессии зоопланктона пробы были собраны в модельных зарастающих и заболачивающихся озёрах трёх типов ландшафтов Псковской области, отличающихся по скорости сукцессии озёрных экосистем, а так же в озёрах, озёрках и мочажинах Полистово-Ловатской системы верховых болот и в мочажинах болот разных сукцессионных стадий (низинное, переходное, верховое) Псковско-Чудской приозёрной низменности.

Рассматриваемые в работе озёра различались морфометрическими и гидрохимическими характеристиками, что определяется условиями водосбора (см. таблицу 1).

Таблица 1. Морфометрические и гидрохимические характеристики озёр Псковской области (лето 2015 г.)

Table 1. Morphometric and hydrochemical characteristics of the lakes of Pskov Region (summer 2015)

Показатели Character	Заозерье Zaozerye	Платично Platichno	Кашино Kashino
Тип рельефа	холмисто-моренный	зандровый	озёрно-ледниковый
Тип озёрной котловины	ледниковая	ледниковая	остаточная
Площадь озера, км ²	30.3	4.5	20.6
Глубина средняя (максимальная), м	3 (6)	1.8 (3)	1.5 (2.5)
Площадь водосбора, км ²	1.4	2.3	10.6
Минерализация, мг/л	277	163	100
pH	8.6	6.4	5.2
Перманганатная окисляемость, мгО/л	12.0	14.0	55.0
Степень зарастания, %	50	100	30

Оз. Заозерье отличалось наибольшей глубиной озёрной котловины. Его расположение в холмисто-моренном ландшафте среди лесов и сельхозугодий и малая площадь водосбора, определяли высокую минерализацию.

Оз. Платично, расположенное среди лиственных лесов, в задровом ландшафте, характеризовалось мелкой пологой котловиной, полностью заросшей макрофитами.

Минимальные величины общей минерализации и рН воды, высокая перманганатная окисляемость отмечены в оз. Кашино, водосбор которого занят полностью верховым болотом, по берегам развита сфагновая славина.

В 2010–2011 гг. материал был собран в мочажинах различных болот Псковско-Чудской приозёрной низменности (данные типы болот отражают разные стадии болотообразования в условиях низменной террасированной равнины). Низинные болота приурочены к берегам рек и ручьев (часто в междуречьях) облесённые – кустарниково-осоковые и открытые осоково-злаковые и осоково-высокотравные. Переходные болота приурочены к окраинам верховых болот, осоково-сфагновые; зарастают берёзой или сосной. Верховые болота занимают значительные площади, имеются грядово-мочажинные и грядово-озерковые комплексы, с (сосново)-кустарниково-травяно-сфагновой растительностью [Боч, Смагин, 1992 (Botch, Smagin 1992)].

Исследованные в 2004–2008 гг. водные объекты Полистово-Ловатской болотной системы, были разделены на озёра (первичные по происхождению), вторичные водоёмы болотного массива (различные скопления воды в понижениях моховой поверхности). Были изучены внутриболотные озёра небольшие (ср. глубина 1.5–2 м, площадь ~ 0.5 км²), полигумозные (перманганатная окисляемость 55–65 мг О/л), кислотные (рН 4.8–5.3) водоёмы. Вторичные водоёмы болотного массива (различные скопления воды в понижениях моховой поверхности) (глубина 0.5–1.5 м, рН 3.5–5.5, перманганатная окисляемость 70–100 мг О/л) Вторичные водоёмы были разделены на три группы с учётом их расположения трофического статуса растительных сообществ на водоёмы краевой зоны (заняты евтрофными растительными сообществами), переходной (с мезотрофной растительностью) и центральной зон болотного массива [Черевичко, 2009 (Cherevichko, 2009)].

Зоопланктон озёр собирали фильтрованием 50–100 литров воды через планктонную сеть (размер ячеек 64 мкм). Границы между биотопами в мелководных водоёмах весьма условны, в наших исследованиях к зоопланктону отнесе-

ны пелагические коловратки и ракообразные, а также придонные и бентосные формы из этих таксонов. Для возможности сравнивать структурные характеристики зоопланктона мелких болотных водоёмов с сообществами других водных объектов, его собирали общепринятыми методами (фильтрованием определенного объема воды через планктонную сеть). Однако, сбор зоопланктона в таких водоёмах имеет свои особенности, из-за малого объема свободной воды над моховой поверхностью и большого количества взвеси использовали ёмкости малого объема (1.0–1.5 л). Зачастую профильтровать удавалось не более 10 л, поэтому для дальнейшей обработки использовали интегральную пробу (смешивали несколько таких отфильтрованных проб и брали часть общего объема).

Зоопланктон оценивали по видовому составу, численности (N), биомассе (B), доле отдельных групп в общей биомассе, индексу Шеннона, рассчитанному по численности (H_N) и биомассе (H_B), коэффициенту трофии Мязетса (E), средней индивидуальной массе зоопланктона ($W_{ср}$). Для выявления фаунистического сходства использовали индекс Чекановского-Съеренсена (I_{cs} , %).

Для оценки экологического разнообразия экосистем, как показателя их сукцессионного состояния определяли «коэффициент стенобионтности» биоценоза [Розанов, 1999 (Rozanov, 1999)]:

$$K_s = \frac{(\sum B_s)n_e}{(\sum B_e)n_s}$$

где B_e и B_s – биомассы отдельных видов эври- и стенобионтов, n_e и n_s — количество видов эври- и стенобионтов. В расчётах использовали среднюю за вегетационный период ($V-X$) биомассу видов эври- и стенобионтов.

В наших исследованиях видами, встречающимися только в полигумозных водоёмах с рН<5, были кладоцеры – *Scapholeberis microcephala*, *Acantholeberis curvirostris* (O.F. Müller, 1776), *Streblocerus serricaudatus* и копеподы – *Diacyclops nanus*, *D. languidus*, *D. languidoides* (Lilljeborg, 1901). Это позволяет признать названные виды ацидофильными, а также предпочитающими водоёмы с высокой степенью гумификации. К таковым они были отнесены и рядом авторов [Филимонова, 1965 (Philimonova, 1965); Fray, 1980; Пидгайко, 1984 (Pidgayko, 1984)]. Кроме того, массовыми эти виды были в водоёмах со сплошным покровом из сфагновых мхов, что позволяет их определить, как сфагнофильные. Данные виды, а также *Holopedium gibberum* Zaddach, 1885, доминирующий в пелагиали внутриболотных слабоминерализованных озёр, были отнесены к

стенобионтным. К эврибионтным видам, встреченным практически во всех изученных водоёмах отнесены *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Müller 1785), *Diaphanosoma brachyurum*

(Liévin, 1848), *Bosmina longirostris* (O.F. Müller, 1785), *Chydorus* sp., *Polyphemus pediculus* (Linnaeus 1761), *Megacyclops viridis*, *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Малые озёра трёх различных ландшафтов Псковской области отличались составом и структурой зоопланктона. Общими для озёр были 11 широко распространённых видов зоопланктеров, среди которых массового развития достигали коловратки *Asplanchna priodonta* и *Keratella cohclearis* (Gosse, 1851), кладоцеры: *Ceriodaphnia quadrangula*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Polyphemus pediculus* – распространённые во всех биотопах исследованных озёр, также в этот список вошли обитатели зарослей *Acroporus harpae* Baird, 1834 и *Simnocephalus serrulatus*;

копеподы *Eucyclops serrulatus* (Fisher, 1851), *Megacyclops viridis*.

Максимальное число видов отмечено в высокоэвтрофном оз. Заозерье (см. таблицу 2). Наиболее сходно с ним по составу оз. Платично ($I_{cs}=67\%$). В составе зоопланктона оз. Кашино число видов минимально, кроме того оно максимально отличалось от других водоёмов (сходство на 39% с оз. Заозерье и на 51% с оз. Платично). Виды стенобиоты *Scapholeberis microcephala*, *Acantholeberis curvirostris*, *Holopedium gibberum* были обнаружены только в оз. Кашино, где достигали значительного развития.

Таблица 2. Показатели видового богатства, разнообразия и количества зоопланктона озёр Псковской области

Table 2. Indicators of species richness, diversity and quantity of zooplankton of the lakes of Pskov Region

Показатель Character	Заозерье Zaozerye	Платично Platichno	Кашино Kashino
Общее число видов (n)	39	27	22
Индекс Шеннона (HN)	2.5	1.7	2.0
Индекс Шеннона (HB)	2.1	1.5	2.2
Коэффициент трофии (E)	3.44	1.26	0.29
Число доминантов в пробе	3–5	1–3	2–3
Среднесезонная численность (N , тыс. экз./м ³)	174.5	258.2	227.9
Среднесезонная биомасса (B , г/м ³)	2.84	1.55	4.88
Индивидуальная масса зоопланктеров (W_{cp} мкг)	0.015	0.006	0.027
Коэффициент стенобионтности (Ks)	0	0	2.5

Среднесезонные индексы видового разнообразия Шеннона минимальны в оз. Платично, такой показатель свидетельствует о нестабильности условий среды. В двух остальных озёрах величины индекса выше 2 бит/экз., что характеризует условия, как вполне благоприятные для обитания различных видов и групп зоопланктеров. Коэффициент трофии рассчитанный по зоопланктону показывает значительную разницу в уровне трофии озёр и позволяет отнести оз. Заозерье и Платично к эвтрофным водоёмам, оз. Кашино к олиготрофным. Значительно отличается величина индивидуальной массы зоопланктеров, исследованных озёр, которая показывает, что в оз. Платично преобладают мелкокоразмерные виды, а в оз. Кашино доминируют крупные ветвистоусые ракообразные.

В оз. Заозерье и Платично, значительную долю численности зоопланктона составляли коловратки (рис. 1), доминировали *Keratella cohclearis*, *K. qadrata* (Muller 1786), *Poliarthra* sp. Из кладоцер в оз. Заозерье доминировали *Daphnia cuculata* Sars, 1862 и *Bosmina longirostris*, здесь была велика доля веслоногих ракообразных с преобладанием *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg, 1888) и видов рода *Mesocyclops*.

В оз. Платично и Кашино в среднем за сезон, по численности преобладали ветвистоусые ракообразные (рис. 1). В оз. Платично в летний период складывались исключительно монодоминантные комплексы *Bosmina longirostris*. В оз. Кашино доминантный комплекс был постоянным в течение вегетационного периода и включал *Ceriodaphnia quadrangula*, *Bosmina longirostris*, *Asplanchna priodonta*, *Polyphemus pediculus*. В середине лета доминировал *Holopedium gibberum*.

Для водоёмов болот Псковско-Чудской приозёрной низменности выявлены следующие закономерности в распределении зоопланктона.

Наименьшее видовое богатство (16 видов) было отмечено в верховых болотах, здесь преобладали сфагнофильные кладоцеры: *Acantholeberis curvirostris* (O.F. Müller, 1776), *Scapholeberis microcephala*, *Chydorus ovalis* Kurz, 1874, *Alonella exisa* (Fischer, 1854) и копе-

поды: *Diacyclops* spp. Видовой состав зоопланктона переходных болот существенно не отличался от такового верховых (20 видов), его дополнили коловратки *Epiphanis brachionus* (Ehrenberg, 1837), *Keratella paludosa* (Lucks, 1912) и эврибионтные виды ветвистоусых ракообразных *Daphnia pulex* Leidy, 1860 и *Scapholeberis mucronata* (O.F. Muller, 1776), встреченные в незначительном количестве.

Низинные болота отличались наибольшим видовым богатством (32 вида), здесь массовыми были литорально-зарослевые виды характерные для побережья водоёмов и водотоков: клadoцеры – *Daphnia pulex*, *Ceriodaphnia reticulata* (Jurine, 1820), *C. laticaudata* P.E. Müller, 1867, *Simoccephalus expinosus* (Koch, 1841), *Polyphemus pediculus*; копеподы *Megacyclops viridis*, *Microcyclops grasilis* (Lilljeborg, 1853), *Cyclops strennus* Fischer, 1851 [Черевичко 2010 (Cherevichko, 2010)].

Минимальные величины Индекса Шеннона были отмечены для низинных болот, максимальные для верховых. Количество зоопланктона евтрофных болот было выше, чем в олиготрофных. Коэффициент трофии, соответствовал трофическому статусу растительных сообществ. Коэффициент стенобионтности закономерно увеличивался от низинных болот к верховым (см. таблицу 3).

Таблица 3. Показатели видового богатства, разнообразия и количества зоопланктона болот Псковско-Чудской приозёрной низменности

Table 3. Indicators of species richness, diversity and quantity of zooplankton in mires of the Pskovsko-Chudskaya lowland

Показатель Character	Болота / Mires		
	Низинные Eutrophic	Переходные Mesotrophic	Верховые Oligotrophic
Общее число видов (<i>n</i>)	32	20	16
Индекс Шеннона (<i>HN</i>)	1.71	2.35	2.49
Индекс Шеннона (<i>HB</i>)	1.89	2.24	2.42
Коэффициент трофии (<i>E</i>)	1.96	0.71	0.33
Среднесезонная численность (<i>N</i> , тыс.экз./м ³)	202.3	158.5	186.0
Среднесезонная биомасса (<i>B</i> , г/м ³)	6.93	2.66	3.07
Летняя биомасса (<i>B</i> , г/м ³)	7.89	4.11	2.31
Индивидуальная масса зоопланктеров (<i>W_{ср}</i> , мкг)	0.034	0.017	0.017
Коэффициент стенобионтности (<i>K_s</i>)	0.5	2.3	4.0

В низинных болотах отмечена определенная сезонная сукцессия зоопланктона, связанная снижением уровня воды, отмиранием растительности и накоплением органического вещества. Весной доминируют первичные фильтраторы фитофаги, летом первичные фильтраторы детритофаги, осенью вторичные фильтраторы детритофаги. В течение вегетационного сезона снижается доля облигантных и увеличивается факультативные хищников. Организмы добывающие пищу в толще воды ус-

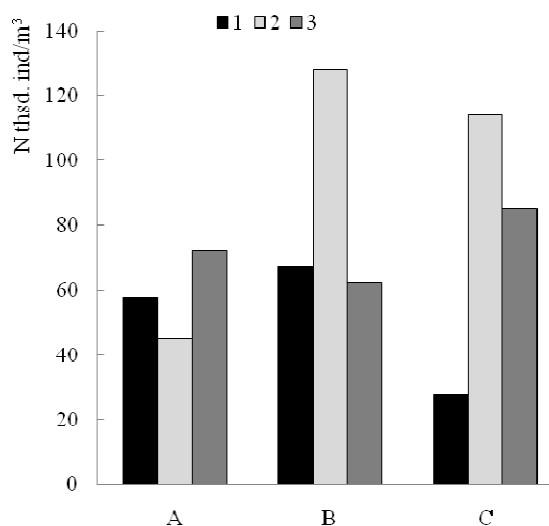


Рис. 1. Структура среднесезонной численности зоопланктона (1 – Rotifera, 2 – Cladocera, 3 – Copepoda) заболоченных озёр разных ландшафтов Псковской области (А – оз. Заозерье, В – оз. Платочно, С – оз. Кашино).

Fig. 1. Structure of the average seasonal abundance of zooplankton (1 – Rotifera, 2 – Cladocera, 3 – Copepoda) paludified lakes of different landscapes of Pskov Region (A – Zaozerye lake, B – Platochno lake, C – Kashino lake).

тупают место организмам добывающим пищу с поверхности субстрата (рис. 2а).

В верховых сфагновых болотах с более стабильным уровнем режимом в течение сезона видовой состав доминантов зоопланктона постоянен и представлен ползающее-плавающими зоопланктерами сфагнофильными и ацидофильными клadoцерами детритофагами и копеподами – факультативными хищниками и эврифагами (рис. 2b).

В исследованных водоёмах Полистово-Ловатской болотной системы отмечено 58 видов планктонных беспозвоночных, из которых 14 – коловратки, 8 – веслоногие и 36 – ветвистоусые ракообразные.

В составе зоопланктона внутриболотных озёр обнаружено 40 видов. Основу разнообразия составляли в основном литорально-зарослевые и донные виды ветвистоусых ракообразных, встречающиеся в единичных экземплярах. Доминантный комплекс был постоянным в течение вегетационного периода и включал *Ceriodaphnia quadrangula*, *Asplanchna priodonta*, *Bosmina longispina*, *Polyphemus pediculus* и *Holopedium gibberum*. Отмечены вспышки в развитии отдельных доминантов (до 90% общей биомассы), как правило, *H. gibberum* в начале лета и *A. priodonta* в конце лета, что определяло высокое количество планктона в водоёмах.

В зоопланктоне вторичных водоёмов за период исследований было встречено минимальное число (29) видов зоопланктеров. В состав доминантов водоёмов центральной зоны входили: *Acantholeberis curvirostris*, *Streblocerus serricaudatus*, *Scapholeberis microcephala*, *Chydorus ovalis*, *Alonella exisa*, *Diacyclops* spp. Облигатный хищник *Polyphemus pediculus* присутствовал только в мочажинах и озёрках центральной зоны болотного массива. В краевой и переходной зонах в значительном количестве отмечены коловратки семейства Philodinidae, факультативные хищники здесь представлены *Megacyclops viridis* и род *Diacyclops*.

Определённой смены доминантов и увеличение роли отдельных видов в течение вегетационного периода установить не удалось. Минимальные величины индекса Шеннона характерны для первичных озёр, во вторичных водоёмах этот показатель был несколько выше.

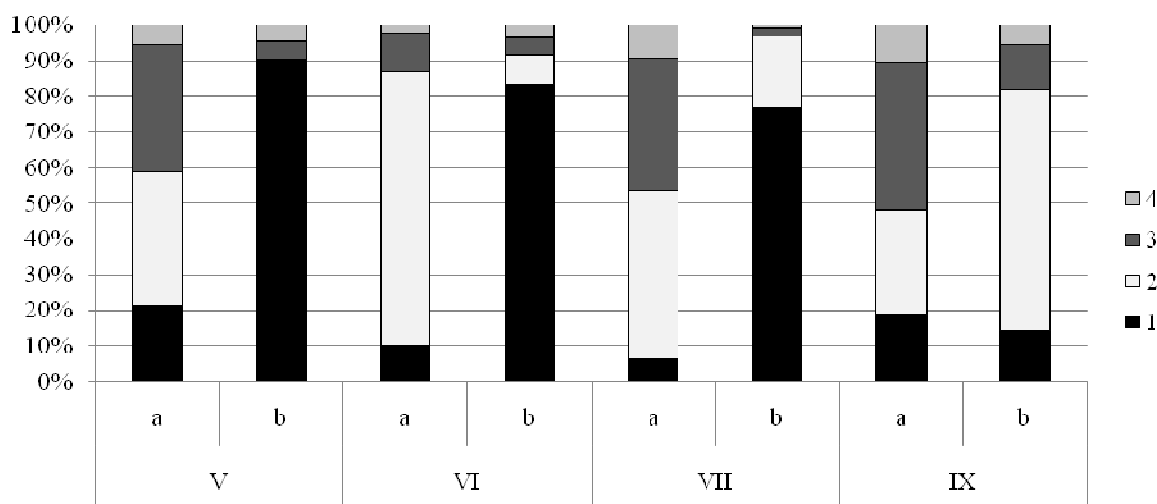


Рис. 2. Сезонная динамика трофической структуры зоопланктона низинного болота (а) и верхового болота (б) (1 – организмы, добывающие пищу в толще воды; 2 – организмы, добывающие пищу с поверхности субстрата; 3 – фитофильные и прикрепленно-плавающие организмы; 4 – смешанная по способам питания и передвижения в пространстве группа Cyclopoida).

Fig. 2. Seasonal dynamics of the trophic structure of the zooplankton of the eutrophic mire (a) and the oligotrophic mire (b) (1 – organisms that produce food in the water column, 2 – organisms that extract food from the surface of the substrate, 3 – phytophilic and attached-floating organisms, 4 – mixed by methods of nutrition and movement in space group Cyclopoida).

Зависимость видового состава зоопланктеров от характера растительных сообществ хорошо прослеживается во вторичных болотных водоёмах, что становится очевидным при анализе коэффициента трофии (см. таблицу 4). Его величина, рассчитанная для вторичных водоёмов краевой зоны, где распространены евтрофные растительные сообщества, позволяет отнести данные водоёмы к категории эвтрофных. Для водоёмов переходной зоны с мезотрофными растительными сообществами этот показатель соответствует мезотрофным водам.

Для центральной зоны болотного массива, занятой олиготрофными растительными комплексами, величина коэффициента трофии минимальна и характеризует расположенные здесь водоёмы, как олиготрофные. Для озёр этот показатель соответствует олиготрофным водам. Анализ расчёта коэффициента стенобионтности по биомассе показал, что максимальных значений (4.3) он достигал во вторичных водоёмах центральной зоны болотного массива, затем в этом ряду шли водоёмы переходной зоны (2.5), затем первичные дистрофные озёра

(2.2). Минимальные значения отмечены для водоёмов краевой зоны болота (0.15). Краевая зона болотного массива во многом отличается от центральной и переходной не только составом зоопланктона, но и евтрофными растительными комплексами, и не соответствует классическому пониманию верхового болота.

Трофическая структура зоопланктона озёр отличается от таковой вторичных водоёмов, что во многом определяется пищевыми ресурсами и выражается в качественном составе и соотношении трофических групп. В озё-

рах, наряду с фитофагами (44%) значительную роль в трофической структуре играли детритофаги (14%) и факультативные хищники (38%). Во вторичных водоёмах верхового болота «мирный» зоопланктон представлен только детритофагами (90%), здесь складываются исключительно детритные трофические цепи. По мере смены растительных сообществ от евтрофных к олиготрофным: снижалась доля коловраток детритофагов, повышалась доля ракообразных детритофагов, и хищников [Черевичко, 2009 (Cherevichko, 2009)].

Таблица 4. Показатели видового богатства, разнообразия и количества зоопланктона водоёмов Полистово-Ловатской болотной системы

Table 4. Indicators of species richness, diversity and quantity of zooplankton in water bodies of the Polistovo-Lovatskaya mire system

Показатель Character	Озёра Lakes	Вторичные болотные водоёмы Secondary mire water bodies		
		Краевая зона Edge zone	Переходная зона Transitional zone	Центральная зона Central zone
Общее число видов (<i>n</i>)	40	20	18	18
Индекс Шеннона (<i>HN</i>)	1.8	2.2	2.3	1.9
Индекс Шеннона (<i>HB</i>)	1.6	1.9	2.1	2.1
Коэффициент трофии (<i>E</i>)	0.25	0.14	0.63	1.63
Среднесезонная численность (<i>N</i> , тыс. экз./м ³)	46.0	93.6	117.1	222.7
Среднесезонная биомасса (<i>B</i> , г/м ³)	1.7	1.5	1.6	2.7
Индивидуальная масса зоопланктеров (<i>W_{ср}</i> , мкг)	0.037	0.016	0.014	0.012
Коэффициент стенобионтности (<i>Ks</i>)	2.2	0.2	2.5	4.3

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно представлениям о генезисе и эволюции озёр, озёрная котловина в своем развитии переживает несколько стадий: юности, зрелости, старости и угасания. Анализ морфометрии озёрных котловин и гидрологического режима водоёмов показывает, что большинство ледниковых озёр Псковской области находятся на стадии зрелости, в то время как остаточные озёра переживают стадию старости и угасания [Лесненко, Абросов, 1973 (Lesnenko, Abrosov, 1973), Лесненко, 1976 (Lesnenko, 1976)].

Заболачивающиеся озёра Заозерье и Платично, расположенные на холмисто-моренной и зандровой равнине, по морфометрии, гидрохимическим характеристикам и степени зарастания можно отнести к евтрофным водоёмам. Однако, эти озёра находятся на разных стадиях сукцессии. Более глубокая котловина оз. Заозерье продолжает активно эвтрофироваться, в то время как мелкая и пологая котловина оз. Платично переживает стадию дистрофикации.

Состав и структура зоопланктона оз. Заозерье (видовое богатство и разнообразие, преобладание видов индикаторов эвтрофных вод, уровень биомассы) соответствуют таковым эвтрофных водоёмов. Зоопланктон оз. Платично, в отличие от оз. Заозерье характеризуется сни-

жением показателей видового разнообразия, преобладанием мелкоразмерных форм зоопланктеров, формированием монодоминантных комплексов в структуре сообщества, что, с одной стороны, является чертами более высокого уровня трофии, а, с другой стороны, величина среднесезонной биомассы зоопланктона и коэффициент трофии Мязьметса близки к мезотрофным водам, что можно считать чертами дистрофикации водоёма.

Структурные показатели зоопланктона остаточного оз. Кашино, расположенного на озёрно-ледниковой равнине не однозначны. Часть общепринятых характеристик (коэффициент трофии и представленность видов индикаторов олиготрофных вод) придают водоёму черты олиготрофии, а преобладание крупноразмерных зоопланктеров и уровень среднесезонной биомассы этого водоёма характерны для эвтрофных вод. Аналогичные характеристики за исключением высоких биомасс отмечены и в остаточных озёрах Полистово-Ловатской болотной системы. В трофической структуре зоопланктона этих озёр высока доля факультативных хищников и детритофагов. Такая картина объяснима преобладанием в водоёмах аллохтонного органического вещества,

поступающего с болотных водосборов. Зоопланктон остаточных озёр озёрно-ледниковых равнин не отражает их трофического состояния, а только сукцессионную стадию развития водоёма. Такие озёра находятся на поздней стадии лимногенеза, часть их акватории в разной степени уже занята сфагновой сплavinой. Мы можем констатировать, используя терминологию В.Н. Абросова [1982 (Abrosov, 1982)], что эти озёра проходят дистрофную стадию, имея в виду, не трофическое состояние экосистемы, а лишь этап сукцессии водоёма.

Болота Полистово-Ловатской болотной системы и Псковско-Чудской приозёрной низменности, образовавшиеся на месте бывших озёрных котловин, представляют собой дальнейшие сукцессионные стадии озёрных экосистем. Состав и структура зоопланктона вторичных болотных водоёмов Полистово-Ловатской болотной системы и Псковско-Чудской приозёрной низменности определяются, прежде всего, сукцессионной стадией болотных комплексов, то есть непосредственно зависят от состава растительных сообществ и химизма среды. Отмечены определенные закономерности

изменений состава и структуры зоопланктона болот в Псковско-Чудской приозёрной низменности – от низинных к верховым.

Для зоопланктона сукцессионного ряда болот (низинные → переходные → верховые) выявлены следующие закономерности снижается видовое богатство, увеличивается индекс видового разнообразия Шеннона. Коэффициент трофии Мяэметса соответствует трофическому статусу растительных сообществ болотных комплексов. Виды эврибионты замещаются стенобионтами. Среднесезонная биомасса зоопланктона низинных болот, как правило, выше, чем верховых. Сезонная сукцессия зоопланктона имеет место на низинных болотах и отсутствует на верховых.

Аналогичные, но менее выраженные, закономерности смены зоопланктона характерны и для Полистово-Ловатской болотной системы от краевой к центральной зоне болотного массива. В сукцессионном ряду краевая → переходная → центральная зона, от края к центру происходит смена зоопланктоценозов от сообществ евтрофных болот к сообществам олиготрофных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассматриваемые водоёмы, в зависимости от типа рельефа, определяющего скорость сукцессии за счет особенностей биогеохимических процессов, находятся на различных стадиях развития. Олиготрофно-эвтрофная сукцессия озёрных котловин идет быстрее на зандровых ландшафтах, чем на холмисто-моренных; в условиях озёрно-ледникового рельефа для остаточных озёрных котловин дистрофикация водоёма может начинаться с любой стадии раз-

вития. Болота озёрного происхождения отражают разные стадии процесса болотообразования, скорость которого, в свою очередь, так же зависит от генезиса озёрной котловины.

Состав и структура зоопланктона водоёма и соответственно направление сукцессии сообществ непосредственно зависят от ландшафта и генезиса территории, и в свою очередь, могут служить одним из индикаторов сукцессионной стадии водной экосистемы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абросов В.Н. Зональные типы лимногенеза. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1982. 144 с.
- Андроникова И.Н. Основные итоги исследования ветвистоусых ракообразных гумифицированных водоёмов // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. С. 81–99.
- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озёрных систем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
- Боч М.С., Смагин В.А. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны // Труды Ботанического института РАН (новая серия). СПб., 1993. Вып. 7. 223 с.
- Дуне Э. Некоторые данные по биологии планктона торфяного карьера «Сима» в связи с физико-химическими условиями среды // Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод. М.: МГУ, 1928. С. 87–98.
- Киселев И.А. Жизнь в болотах и болотные отложения // Жизнь пресных вод СССР. Т. III. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 623–682.
- Корде Н.В., Ласточкин Д.А., Охоткина М.А., Цешинская Н.И. Прибрежные сообщества Валдайского озера // Записки гос. гидролог. ин-та. Т. 1. Л., 1926. 236 с.
- Лазарева В.И. Зоопланктон малых озёр Дарвинского заповедника в связи с индикацией антропогенного закисления: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 27 с.
- Лесненко В.К. О происхождении болот Псковской области // Природа и хозяйственное использование озёр северо-запада Русской равнины. Л., 1976. С. 28–39.
- Лесненко В.К., Абросов В.Н. Озёра Псковской области. Псков: ПГПИ, 1973. 175 с.
- Моисеенко Т.И. Закисление вод: факторы механизмы и экологические последствия. М.: Наука, 2003. 275 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

- Пидгайко М.Л. Зоопланктон водоёмов Европейской части СССР. М.: Наука, 1984. 207 с.
- Прокин А.А., Черевичко А.В., Крылов А.В. Сукцессии водных экосистем Евразии: попытка создания модели в свете работ С.М. Разумовского и В.В. Жерихина // Палеоэнтомология: сообщества и кризисы: тез. докл. конф., посвящ. 70-летию юбилею (памяти) В.В. Жерихина, 10–11 ноября 2015 г. М.: ПИН РАН, 2015. С. 24–28.
- Розанов С.И. Показатели биоразнообразия в оценке сукцессионного состояния экосистем // Успехи современной биологии. 1999. № 4. С. 404–410.
- Салазкин А.А. Основные типы озёр гумидной зоны и их биологопродукционная характеристика // Известия ГосНИОРХ. Л., 1976. Т. 108. 163 с.
- Себенцов Б.М. Планктон торфяных карьеров в связи с нахождением в последних личинок *Anopheles* // Русский журн. троп. медицины. 1926. № 3. С. 34–39.
- Скадовский С.Н. Наблюдения над фауной коловраток и ракообразных в Луцинском болоте // Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод. М.: МГУ, 1928. С. 433–450.
- Сукачев В.Н. Болота, их образование, развитие и свойства // Избранные труды. Т. 2. Проблемы болотоведения, палеоботаники и палеогеографии. Л.: Наука, 1973. С. 97–188.
- Трифонов И.С. Экология и сукцессия озёрного фитопланктона. Л.: Наука, 1990. 184 с.
- Филимонова З.И. Низшие ракообразные планктона озёр Карелии // Фауна озёр Карелии. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1965. С. 132–148.
- Черевичко А.В. Закономерности формирования зоопланктона водоёмов системы верховых болот (на примере Полистово-Ловатского болотного массива) // Поволжский экол. журн. 2011. № 4. С. 542–548.
- Черевичко А.В. Зоопланктон водоёмов и водотоков Полистово-Ловатской болотной системы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2009. 28 с.
- Черевичко А.В. Зоопланктон разнотипных болот Псковско-Чудской приозёрной низменности в весенне-летний период 2010 г. // Экология водных беспозвоночных: Сб. материалов Междунар. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского. Борок, ИБВВ РАН, 30 октября – 2 ноября 2010 г. Ярославль: [Принтхаус], 2010. С. 335–337.
- Thinemann A. Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt European // Die Binnengewässer. 1950. Bd. 18. S. 1–809.
- Fray G. Acidity and species diversity in freshwater crustacean faunas // Freshwater Biol. 1980. Vol. 10, № 1. P. 76–84.

REFERENCES

- Abrosova V.N. 1982. Zonal'nye tipy limnogeneza [Zonal types of limnogenesis]. Leningrad: Nauka. 144 s. [In Russian]
- Andronikova I.N. 1992. Osnovnye itogi issledovaniya vetvistousykh rakoobraznykh gumifitsirovannykh vodoyomov [The main results of the study of the branching crustaceans of humified reservoirs] // Sovremennye problemy izucheniya vetvistousykh rakoobraznykh. Sankt-Peterburg: Gidrometeoizdat. S. 81–99. [In Russian]
- Andronikova I.N. 1996. Strukturno-funktsional'naya kharakteristika zooplanktona ozyornykh system raznykh troficheskikh tipov [Structurally functional organization of zooplankton of lake systems of different trophic types]. Sankt-Peterburg: Nauka. 189 s. [In Russian]
- Botch M.S. Smagin V.A. 1993. Flora i rastitel'nost' bolot Severo-Zapada Rossii i printsipy ikh okhrany [Flora and vegetation of mires of North-West Russia and principles of its protections] // Trudy Botanicheskogo instituta RAN (novaya seriya). Sankt-Peterburg. Vyp. 7. 223 s. [In Russian]
- Cherevichko A.V. 2009. Zooplankton vodoyomov i vodotokov Polistovo-Lovatskoj bolotnoj sistemy [Zooplankton of water bodies and water courses of Polistovo-Lovatskaya mire system]. Avtoreferat dissertatsii na soiskanie uchenoj stepeni kandidata biol. nauk. Borok. 28 s. [In Russian]
- Cherevichko A.V. 2010. Zooplankton raznotipnykh bolot Pskovsko-Chudskoj priozernoj nizmennosti v vesenne-letnij period 2010 g. [Zooplankton of heterogeneous mires of Pskovsko-Chudskaya lowland in the spring-summer period of 2010] // Ekologiya vodnykh bespozvonochnykh: Sbornik materialov Mezhdunarodnoj konf., posvyasch. 100-letiyu so dnya rozhdeniya F.D. Mordukhay-Boltovskogo. Borok, IBVV RAN, 30 oktyabrya – 2 noyabrya 2010 g. Yaroslavl': Printkhaus. S. 335–337. [In Russian]
- Cherevichko A.V. 2011. Zakonomernosti formirovaniya zooplanktona vodoyomov sistemy verkhovykh bolot (na primere Polistovo-Lovatskogo bolotnogo massiva) [Zooplankton formation regularities in upper-bog reservoirs (with the Polistovo-Lovatskaya upper-bog system as an example)] // Povolzhskij ekologicheskij zhurnal. № 4. S. 542–548. [In Russian]
- Dune E.A. 1928. Nekotorye dannye po biologii planktona torfyanogo karera "Sima" v svyazi s fiziko-khimicheskimi usloviyami sredy [Some data on the biology of plankton peat pit "Sima" in connection with the physical and chemical conditions of the environment] // Primenenie metodov fizicheskoy khimii k izucheniyu biologii presnykh vod. Moskva: MGU. S. 87–98. [In Russian]
- Fray G. 1980. Acidity and species diversity in freshwater crustacean faunas // Freshwater Biol. Vol. 10, № 1. P. 76–84.
- Kiselev I.A. 1950. Zhizn' v bolotakh i bolotnykh otlozheniyakh [Life in mires and mires sediments] // Zhizn' presnykh vod SSSR. Vol. III. Moskva-Leningrad: Izd-vo AN SSSR. S. 623–682. [In Russian]
- Korde N.V., Lastochkin D.A., Okhotkina M.A., Tzeshinskaya H.I. 1926. Pribrezhnye soobshchestva Valdayskogo ozera [Coastal communities of Valdayskoe lake] // Zapiski gidrologicheskogo instituta. Leningrad. Tom 1. 236 s. [In Russian]

- Lazareva V.I. 1991. Zooplankton malykh ozyor Darvinskogo zapovednika v svyazi s indikatsiej antropogennogo zakisleniya [Zooplankton of small lakes of Darvinskiy Reserve in connection with the indication of anthropogenic acidification]. Avtoreferat dissertatsii na soiskanie uchenoj stepeni kandidata biol. nauk. Moskva. 27 s. [In Russian]
- Lesnenko V.K. 1976. O proiskhozhdenii bolot Pskovskoy oblasti [About genesis of Pskov Region mires] // Priroda i khozyaystvennoe ispol'zovanie ozyor severo-zapada Russkoj ravniny. Leningrad. S. 28–39. [In Russian]
- Lesnenko V.K., Abrosov V.N. 1973. Ozyora Pskovskoy oblasti [Lakes of Pskov Region]. Pskov: PGPI. 175 s. [In Russian]
- Moiseenko T.I. 2003. Zakislenie vod: faktory, mekhanizmy i ekologicheskie posledstviya [Acidification of water: factors mechanisms and environmental effects]. Moskva: Nauka. 275 s. [In Russian]
- Odum E. 1975. Osnovy ekologii [Fundamentals of ecology]. Moskva: Mir. 740 s. [In Russian]
- Philimonova Z.I. 1965. Nizshie rakoobraznye planktona ozyor Karelii [Lower crustaceans of plankton of lakes of Karelia] // Fauna ozyor Karelii. Leningrad: Nauka. S. 132–148. [In Russian]
- Pidgaiko M.L. 1984. Zooplankton vodoyomov Evropejskoj chasti SSSR [Zooplankton of reservoirs of the European part of the USSR]. Moskva: Nauka. 207 s. [In Russian]
- Prokin A.A., Cherevichko A.V., Krylov A.V. 2015. Suktsessii vodnykh ekosistem Yevrazii: popytka sozdaniya modelej v svete rabot S.M. Razumovskogo i V.V. Zherikhina [Successions of water ecosystems in Eurasia: attempt to create a model in light of publications of S.M. Razumovsky and V.V. Zherikhin] // Paleoentomologiya: soobschestva i krizisy: tezisy dokladov konferentsii, posvyaschennoj 70-letnemu yubileyu (pamyati) V.V. Zherikhina, 10–11 Noyabrya 2015 g. Moskva: PIN RAN. S. 24–28. [In Russian]
- Rozanov S.I. 1999. Pokazateli bioraznoobraziya v otsenke suksessionnogo sostoyaniya ekosistem [Biodiversity indicators in the assessment of the succession of ecosystems] // Uspekhi sovremennoj biologii. № 4. S. 404–410. [In Russian]
- Salazkin A.A. 1976. Osnovnye tipy ozyor gumidnoj zony i ikh biologoproduktsionnaya kharakteristika [The main types of lakes in the humid zone and their biologic production characteristics] // Izvestiya GosNIORKh. Tom 108. Leningrad. 163 s. [In Russian]
- Sebentsov B.M. 1926. Plankton torfyanykh kar'erov v svyazi s nakhozhdeniem v poslednikh lichinok Anopheles [Plankton peat pits in connection with the presence in the last larvae Anopheles] // Russkij zhurnal tropicheskoy meditsiny. № 3. S. 34–39. [In Russian]
- Skadovskiy S.N. 1928. Nabludeniya nad faunoy kolovratok i rakoobraznykh v Lutsinskom bolote [Observations on the fauna of rotifers and crustaceans in the Lutsinskoe mire] // Primenenie metodov fizicheskoy khimii k izucheniyu biologii presnykh vod. Moskva: MGU. S. 433–450. [In Russian]
- Sukachev V.N. 1973. Bolota, ikh obrazovanie, razvitie i svoystva [Mires: formation, development and properties] // Izbrannyye trudy. Vol. 2. Problemy bolotovedeniya, paleobotaniki i paleogeografii. Leningrad: Nauka. S. 97–188. [In Russian]
- Thinemann A. 1950. Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt European // Die Binnengewässer. Bd. 18. P. 1–809. [In German]
- Trifonova I.S. 1990. Ekologiya i suksessiya ozyornogo fitoplanktona [Ecology and succession of lake phytoplankton]. Leningrad: Nauka. 184 s. [In Russian]

ZOOPLANKTON SUCCESSION IN PALUDIFIED LAKES AND MIRES OF LAKE ORIGIN

A. V. Cherevichko

*Pskov Department, L.S. Berg State Research Institute on Lake and River Fisheries
Pskov, 180007, Russia, e-mail: acherevichko@mail.ru*

The zooplankton of small paludified lakes and mires of lake origin was investigated in different landscapes of Pskov Region. The water bodies under study have nearly the same age and origin but differ in the rate of succession in the lake-watershed systems. The composition and structure of zooplankton was compared between the different-type water bodies; it has been demonstrated that the zooplankton composition and the direction of succession in the community correspond completely with the succession stage of the water body ecosystem, which in its turn can serve as an indicator of succession stage of the entire aquatic ecosystem. The oligotrophic-eutrophic succession in lakes of sandur landscapes goes on faster than in hilly-morainic ones. The zooplankton in dystrophic lakes on lake-glacier plains reflects not their trophic state but only the succession stage of water body. The following trends are revealed for the zooplankton in the succession row in mires (low – transitional – raised): the oligotrophic water communities replace eutrophic ones, stenobiontic species replace eurybiontic. A similar succession in zooplankton is typical of a large mire massif; change in the communities goes from the marginal zone to the central one. In general, the composition and structure of zooplankton in water body and correspondingly the direction of community succession depend directly on the landscape and origin of the territory.

Keywords: succession, lake ecosystem, mire water body, landscape, composition, structure, trophic state, eurybionts, stenobionts

БИОГЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ В ВОДНЫХ ОБЪЕКТАХ ЗАБОЛОЧЕННЫХ ЛАНДШАФТОВ ТУНДРЫ И СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ (АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ)

А. А. Чупакова, А. В. Чупаков, Л. С. Широкова,
С. А. Забелина, О. Ю. Морева, Н. В. Неверова

*Институт экологических проблем Севера, Федеральный исследовательский центр
комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова РАН
163000 г. Архангельск, наб. Северной Двины, д. 109, e-mail: anna.a.ershova@gmail.com*

Представлены результаты исследований основных гидролого-гидрохимических параметров (содержание растворённого кислорода, удельная электропроводимость, pH, содержание растворённого органического углерода) и содержания биогенных элементов (азот, фосфор) в водных объектах Иласского болотного массива (Архангельская область, Приморский район) и в термокарстовых водных объектах Большеземельской тундры (Архангельская область, Ненецкий автономный округ). Исследования позволили установить, что при переходе от вод «торфяного раствора» болота немерзлотной зоны или просадок в зоне прерывистой мерзлоты к более крупным водным объектам обнаруживается сходство значений и динамики изменений основных гидрохимических показателей: увеличение содержания растворённого кислорода, увеличение pH, уменьшение удельной электрической проводимости и уменьшение содержания растворённого органического углерода. Выявить подобной однозначной динамики для растворённого азота и фосфора не удалось.

Ключевые слова: биогенные элементы, болото, термокарстовые озёра, мерзлота.

ВВЕДЕНИЕ

Одним из центральных вопросов учёных в науках о Земле является оценка и предсказание комплексной реакции природной среды на происходящие глобальные изменения, включая антропогенное загрязнение и изменение климата. Особенно важны эти изменения в северных (бореальных и тундровых) ландшафтах, в силу их чувствительности к любым внешним воздействиям, низкой продуктивности биоты и короткого вегетационного периода.

Проведённые натурные исследования позволили дать сравнительную оценку закономерностей изменения гидролого-гидрохимических характеристик, таких как со-

держание растворённого общего азота, содержание растворённого общего фосфора, содержание растворённого кислорода, удельная электрическая проводимость, pH, концентрации растворённого органического углерода в различных по площади водных объектах термокарстовых экосистем Большеземельской тундры и грядово-озерковых болот Архангельской области. В ходе выполнения натурных исследований установлены сходства и различия между заболоченными ледниковыми и термокарстовыми ландшафтами не только по уровню признака, но и по характеру его изменения с увеличением площади водного объекта.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на примере Иласского болотного массива (Приморский район Архангельской области) и термокарстовых водных объектов Большеземельской тундры (Ненецкий автономный округ Архангельской области).

В рамках проведённых в июле 2016 г. работ, нами были исследованы термокарстовые водные объекты Большеземельской тундры на различной стадии своей эволюции, начиная от просадок с площадью 0.3 м² и глубиной в несколько сантиметров, до термокарстовых озёр площадью более 0.1 км² и глубиной до двух метров. Выделение стадий развития термокарстовых озёр основывалось на описанном ранее механизме их образования и цикличности развития в зависимости от их ландшафтно-экологических особенностей [Кирпотин и др., 2008 (Kirpotin et al., 2008);

Pokrovsky et al., 2011]. Подобный механизм можно применить к грядово-озерковым и грядово-мочажинным ландшафтам (которые были изучены нами ранее в июле 2014–2015 гг.), находящимся вне территории развития криолитозоны.

В комплекс гидролого-гидрохимических наблюдений входили: измерение содержания растворённого кислорода (мг/л), удельной электропроводимости (УЭП, мкСм/см), pH и температуры. Для обеспечения единства средств измерения определение показателей производилось однотипными приборами производства HANNA и WTW. Отбор проб и их подготовка для определения содержания растворённых форм азота, углерода, фосфора, осуществлялись по единому стандарту с применением одинаковых фильтрационных насадок Millex-HP с диаметром пор 0.45 мкм; ана-

лиз воды выполнялся по стандартным и апробированным методикам. Определение концентраций растворённого органического углерода производили методом каталитического сжигания на платиновом катализаторе при 800°C с инфракрасным детектором CO₂ Shimadzu TOC 6000. Определение содержания общего растворённого азота производилось фотомет-

рическим методом с салицилатом натрия после окисления пробы персульфатом калия, определение содержания общего растворённого фосфора осуществлялось методом с использованием молибдата аммония и аскорбиновой кислоты после окисления пробы персульфатом калия.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ основных гидрохимических характеристик, таких как УЭП, pH, содержание растворённого кислорода, содержание растворённого органического углерода (РОУ), показал сходство между водными объектами обоих

районов исследования и позволил выявить зависимость параметров среды от размера водного объекта (торфяные просадки, мочажины, маленькие озёра, сформировавшиеся термокарстовые озёра) (рис. 1).

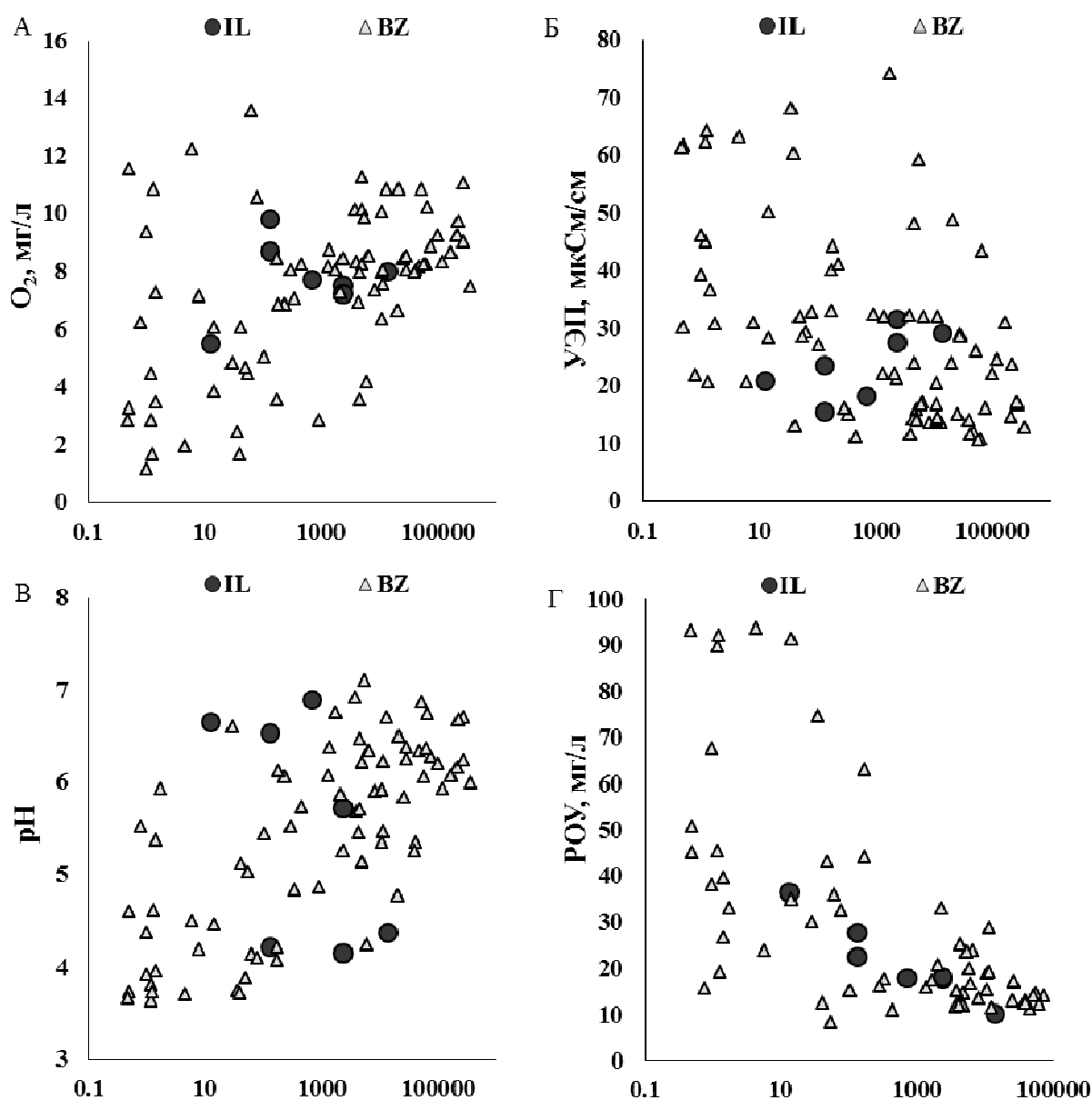


Рис. 1. Значения концентрации O_2 (А), УЭП (Б), pH (В), концентрации РОУ (Г). Здесь и на рис. 2: IL – водные объекты Иласского болотного массива; BZ – водные объекты Большеземельской тундры.

Fig. 1. Values of concentration of O_2 (A), Conductivity (Б), pH (В), concentration of DOC (Г). Here and in Fig. 2: IL – water bodies of the Ilassy mire massif; BZ – water objects of Bolshezemelskaya tundra.

Для водных объектов зоны прерывистой мерзлоты Большеземельской тундры и болотного массива северной тайги наблюдается общие тренды поведения показателей при увеличении площади водного объекта: увеличение содержания растворённого кислорода (от 1 до 15 мгО₂/л) и значений pH (от 3.6 до 7.3); уменьшение содержания РОУ (от 93 до 11 мг/л) и значений УЭП (от 74 до 9 мкСм/см). Изменение содержания РОУ может быть обусловлено различными морфометрическими (соотношение $S_{\text{дно}}/S_{\text{зеркало}}$) климатическими (осадки), физико-химическими (фотодеструкция) и биологическими (биодеструкция) процессами. Однако, именно от поведения данного макрокомпонента зависит множество других характеристик водной толщи в частности концентрации О₂ и значений pH. Чем больше содержание РОУ, тем большее количество

кислорода тратиться на его окисления. Чем больше содержание РОУ, тем больше концентрация гуминовых кислот, являющихся основными донорами Н⁺, следовательно, тем меньше значение pH. Уменьшение значений по мере увеличения площади водного объекта УЭП связано с большим разбавлением осадками и поверхностным стоком.

Таким образом, при переходе от вод «торфяного раствора» болота немерзлотной зоны или просадок в зоне прерывистой мерзлоты к более крупным водным объектам обнаруживается сходство значений и динамики изменений рассмотренных показателей.

Анализ содержания растворённого общего азота ($N_{\text{общ}}$), как и растворённого общего фосфора ($P_{\text{общ}}$) не позволил выявить однозначной динамики изменения содержания данных показателей в зависимости от площади водного объекта (рис. 2).

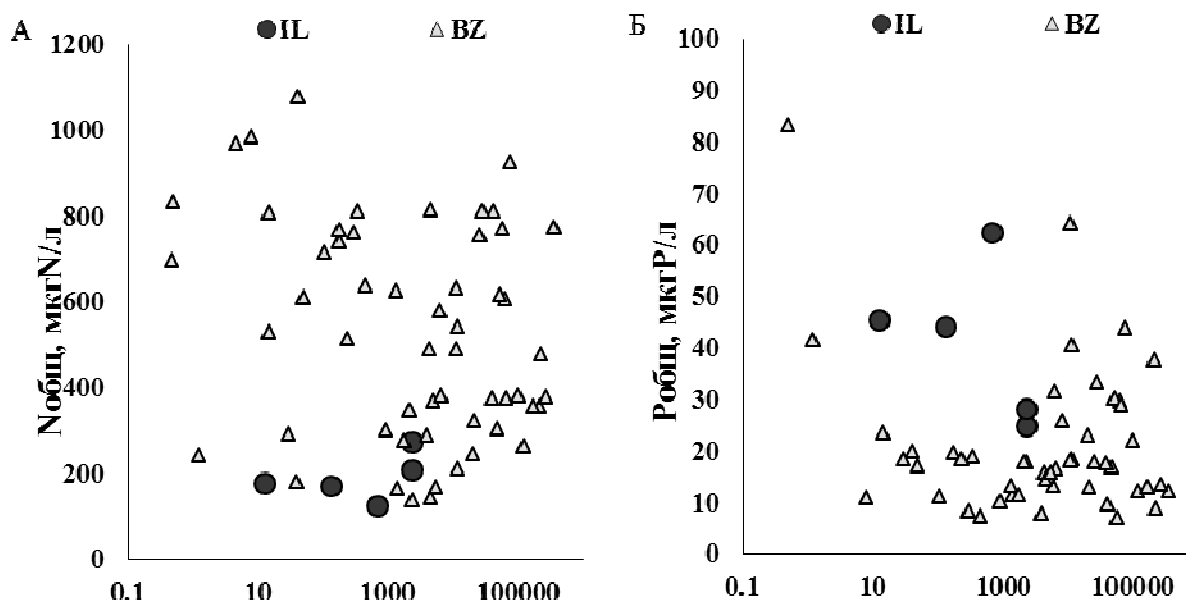


Рис. 2. Значения концентраций растворённого $N_{\text{общ}}$ (А) и растворённого $P_{\text{общ}}$ (Б).

Fig. 2. Values of the concentrations of dissolved N_{val} (A) and dissolved P_{val} (B).

Диапазон концентраций растворённого азота и концентрации растворённого фосфора в водных объектах Иласского болотного массива составлял 176–273 мкгN/л и 45–63 мкгP/л соответственно. В водных объектах Большеземельской тундры отмечается широкий диапазон концентраций растворённого азота (136–1076 мкгN/л) и растворённого фосфора массива

(7–64 мкгP/л), что, скорее всего, связано с большим числом объектов в выборке, нежели с физико-химическими характеристиками. Максимальные концентрации растворённого фосфора в водных объектах Большеземельской тундры наблюдались в просадках с лишайниками на дне.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведённые натурные исследования позволили установить, что при переходе от вод «торфяного раствора» болота немерзлотной зоны или просадок в зоне прерывистой мерзлоты к более крупным водным объектам обнару-

живается сходство значений и динамики изменений основных гидрохимических показателей: увеличение содержания растворённого кислорода, увеличение pH, уменьшение удельной электрической проводимости и уменьшение

содержания растворённого органического углерода. Выявить подобной однозначной динами-

ки для растворённого азота и фосфора не удалось.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ № 15-17-10009 «Эволюция экосистем термокарстовых озёр Большеземельской тундры в контексте климатических изменений и антропогенной нагрузки: натурные наблюдения и экспериментальное моделирование».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кирпотин С.Н., Полнщук Ю.М., Брыксина Н.А. Динамика площадей термокарстовых озёр в сплошной и прерывистой криолитозонах Западной Сибири в условиях глобального потепления // Вестник Томского государственного университета. 2008. № 133. С. 185–189.
- Pokrovsky O.S., Shirokova L.S., Kirpotin S.N., Audry S., Viers J., Dupre B. Effect of permafrost thawing on the organic carbon and metal speciation in thermokarst lakes of western Siberia // Biogeosciences. 2011. Vol. 8. P. 565–583.

REFERENCES

- Kirpotin S.N., Polnschik Yu.M., Bryksina N.A. 2008. Dinamika ploschadej termokarstovykh ozyor v sploshnoj i preryvistoj kriolitozonakh Zapadnoj Sibiri v usloviyakh global'nogo potepleniya [Thermokarst lakes square dynamics of West Siberian continuous and discontinuous permafrost under impact of global warming] // Vestnik Tomskogo gosyarsvennogo universiteta. № 133. S. 185–189. [In Russian]
- Pokrovsky O.S., Shirokova L.S., Kirpotin S.N., Audry S., Viers J., Dupre B. 2011. Effect of permafrost thawing on the organic carbon and metal speciation in thermokarst lakes of Western Siberia // Biogeosciences. Vol. 8. P. 565–583.

BIOGENIC ELEMENTS IN WATER OBJECTS OF BOGGY LANDSCAPES OF TUNDRA AND NORTHERN BOREAL FOREST ZONES (ARKHANGELSK REGION, RUSSIA)

**A. A. Chupakova, A. V. Chupakov, L. S. Shirokova,
S. A. Zabelina, O. Yu. Moreva, N. V. Neverova**

*Institute of Ecological Problems of the North, N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research
Arkhangelsk, 163000, Russia, e-mail: anna.a.ershova@gmail.com*

The paper presents the results of studies of the main hydrological and hydrochemical parameters (dissolved oxygen content, specific electrical conductivity, pH, dissolved organic carbon content) and the content of nutrients (nitrogen, phosphorus) in the water bodies of the Ilassky mire massif (Arkhangelsk Region, Primorsky district) and in thermokarst water bodies of Bolshezemelskaya tundra (Arkhangelsk Region, Nenets Autonomous Area). Our studies revealed that the similarities in the values and the dynamics of changes in the main hydrochemical parameters are found between the waters of the “peat solution” of the mire in the non-permafrost zone or of subsidence in the permafrost zone, on one hand, and larger water bodies, on the other hand. In both the cases we observed an increase in dissolved oxygen, an increase in pH, a decrease in the specific electric conductivity, and decrease in the content of dissolved organic carbon. We failed to find such an unambiguous dynamics for dissolved nitrogen and phosphorus.

Keywords: biogenic elements, mire, thermokarst lakes, permafrost

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ТОКСИЧНОСТИ БОЛОТНЫХ ВОД МЕТОДАМИ БИОТЕСТИРОВАНИЯ

И. А. Шадрин

Красноярский государственный аграрный университет
660049 г. Красноярск, проспект Мира, д. 90, e-mail: schadrin@bk.ru

Проведена оценка токсичности болотных вод по реакции выживаемости инфузории *Paramecium caudatum* (Ehrenberg, 1833) заказника «Саратовское болото» (Красноярский край). Полевые исследования выполнены в мае 2017 г. Были отобраны пробы болотных вод на четырёх участках болота, отличающихся по степени антропогенного воздействия. Установлено, что в целом токсичность болотных вод по реакции выживаемости простейших оценивается на уровне допустимой степени токсичности ($T_i=0.02-0.19$), что свидетельствует о невысоком уровне токсического воздействия на болотную экосистему. Наибольший токсический эффект отмечался в пробах, отобранных на юго-восточном участке, расположенном рядом с д. Кононово, и оценённый на уровне умеренной токсичности ($T_i=0.29-0.42$). Токсичный эффект по показателю выживаемости *Paramecium caudatum* проявлялся в основном на уровне 2–10% и выше смертности особей. Отмечено снижение выживаемости клеток инфузорий в опытных пробах по истечению 60 минут эксперимента. Исследуемые образцы природных болотных вод оказывали незначительное воздействие на поведенческие реакции (хемотаксис) парameций.

Ключевые слова: болотные воды, тест-объект, *Paramecium caudatum*, инфузории, простейшие.

ВВЕДЕНИЕ

В связи с ростом антропогенного воздействия растёт потребность в оценке токсичности природных вод, в том числе, болот. Широко применяемые в экологическом мониторинге физико-химические методы не всегда способны выявить токсичное влияние комплекса химических элементов, а также отдалённые последствия загрязнения [Бурдин, 1985 (Burdin, 1985)]. Для решения подобной задачи рекомендуется применять методы биотестирования, способные дать интегральную оценку состояния водных экосистем [Бойкова, 1991 (Boykova, 1991); Жмур, 1997 (Zhmur, 1997)].

Для оценки токсичности природных вод болот, как правило, применяются методы химического анализа [Шмаков, 2015 (Shmakov, 2015)]. В тех же случаях, когда она проводится по биологическим показателям, в качестве тест-объектов обычно применяются личинки и эмбрионы земноводных. Это связано с тем, что различные виды амфибий имеют неодинаковую

устойчивость к действию болотных вод [Saber, Dunson, 1978]. Возможно, токсичность болотных вод может объясняться низкими значениями pH [Karns, 1984].

Возможность использования в качестве тест-объекта протистов показана на примере болот Западной Сибири, где по реакции хемотаксиса инфузорий *Paramecium caudatum* (Ehrenberg, 1833) установлена зависимость между содержанием алюминия и токсичностью болотных вод [Воробьева, Неведова, 2014 (Vorobyeva, Nefedova, 2014)].

Целью настоящей работы был анализ возможностей использования реакции выживаемости и хемотаксиса *Paramecium caudatum* для оценки токсичности болотных вод в условиях Восточной Сибири. Отметим, что данный тест-объект широко применяется для оценки токсичности природных вод на территории Красноярского края [Gol'd et al., 2003], однако на болотах региона ещё не использовался.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования являлись природные воды заказника «Саратовское болото» (Красноярский край, Сухобузимский муниципальный район; $\sim 56^{\circ}31'$ с.ш., $\sim 93^{\circ}41'$ в.д.). Заказник организован в 2015 г. с целью сохранения и восстановления редких и исчезающих видов растений и животных, занесённых в Красные книги России и Красноярского края. Заказник имеет площадь 67.44 км². На территории заказника встречаются торфяные отложения и своеобразные болотные фитоценозы. Данная территория подвержена сильному антропогенному воздействию из-за высокой плотности населения и хозяйственной деятель-

ности человека [интенсивной охоты, добычи биоресурсов (ягоды, грибы, лов рыбы, сбор лекарственных трав), вырубки леса и т.п.].

Отбор проб на токсикологический анализ проводился со стандартных станций заказника «Саратовское болото» (ст. I–IV). Выбор точек отбора проб был обоснован необходимостью оценки природных вод различных зон/участков болота. С южной и юго-западной стороны к заказнику (ст. II – $56^{\circ}30'43.9''$ с.ш., $93^{\circ}41'40.7''$ в.д.) примыкает сосновый борбрусничник, территория, расположенная рядом с д. Кононово. Центральная часть (ст. I – $56^{\circ}30'58.6''$ с.ш., $93^{\circ}41'06.4''$ в.д.) представляет

собой облесённое сосной обыкновенной [*Pinus sylvestris* L.] и берёзой повислой [*Betula pendula* Roth] болото. Северо-восточная (ст. III – 56°33'06.9" с.ш., 93°43'21.4" в.д.) и северо-западная часть (ст. IV – 56°32'01.1" с.ш., 93°37'52.0" в.д.) заказника представляет собой болотистые участки, заросшие редколесьем и низкорослым кустарником.

Пробы вод отбирались на болоте в мае 2017 г. из поверхностного горизонта. В качестве тест-объекта использовался представитель пресноводной биоты – инфузория *Paramecium caudatum*. Для оценки острого воздействия на тест-объект применялся метод индивидуальных линий парameций (экспресс-метод, 5–60 мин. экспозиции) [Кокова, 1982 (Kokova, 1982)].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Оценена токсикологическая ситуация 4-х станций (ст. I–IV) болота Саратовское по показателям острого эксперимента (см. рисунок).

На основании анализа проб установлено, что воды ст. I в мае 2017 г. оценивались по реакциям выживаемости *Paramecium caudatum* на уровне допустимой степени токсичности ($T_i=0.06–0.15$), ингибируя движение парameций на 6–15% за всё время эксперимента (5–60 мин. экспозиции), что свидетельствует о низком уровне токсичности протестированных проб: $X_k \pm m_k = 6.20 \pm 0.20$; $X_5 \pm m_5 = 5.80 \pm 0.25$; $X_{30} \pm m_{30} = 5.60 \pm 0.30$; $X_{60} \pm m_{60} = 5.30 \pm 0.30$.

Воды ст. II оценивались по реакциям выживаемости парameций на уровне допустимой ($T_i=0.05$, 5 мин. экспозиции) и умеренной ($T_i=0.29–0.42$, 30–60 мин. экспозиции) степени токсичности, ингибируя движение инфузوري на 30–40%, что свидетельствует о токсичности

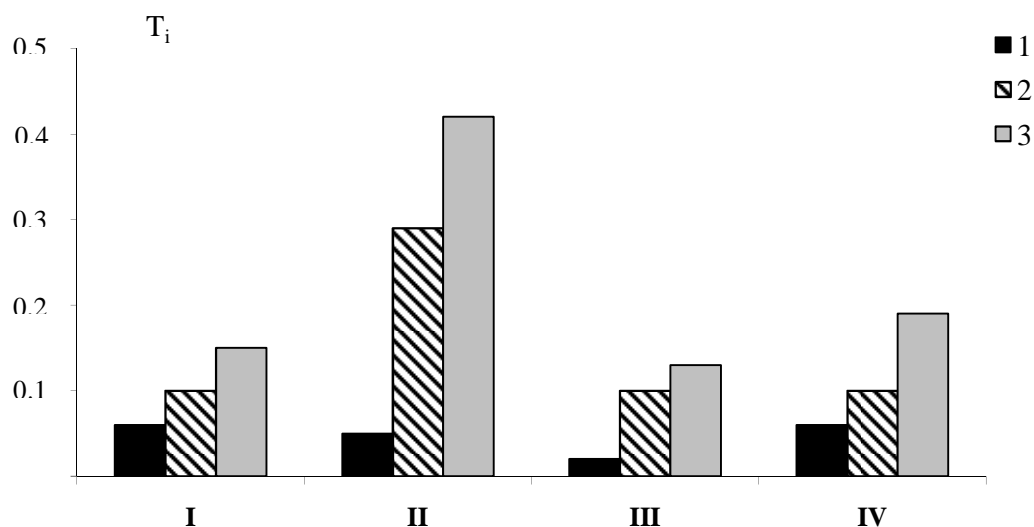
Оценивали показатель токсичности (выживаемость, фиксируемая по числу выживших линий парameций) и регистрировали динамику деления и гибели инфузори в разных средах (контроль – среда Лозина-Лозинского; опытная проба – образец природной воды из болота).

Критерием токсичности служило статистически достоверное различие с контролем. Достоверность различий между контрольными и опытными вариантами оценивалась по критерию Стьюдента и по индексу токсичности (T_i), где $T_i=0–0.25$ – допустимая токсичность; $T_i=0.26–0.70$ – умеренная токсичность; $T_i > 0.71$ – высокая токсичность. Кроме того, учитывался хемотаксис парameций [Временное..., 2002 (Vremennoe..., 2002)].

протестированных проб: $X_k \pm m_k = 6.20 \pm 0.20$; $X_5 \pm m_5 = 5.90 \pm 0.23$; $X_{30} \pm m_{30} = 4.40 \pm 0.34$; $X_{60} \pm m_{60} = 3.60 \pm 0.33$.

Токсический эффект неразбавленных природных вод (ст. II) снимался двукратным разбавлением ($T_i=0.01–0.06$, 5–60 мин. экспозиции), когда двигательные реакции парameций варьировали на уровне контроля: $X_k \pm m_k = 6.20 \pm 0.20$; $X_5 \pm m_5 = 6.10 \pm 0.23$; $X_{30} \pm m_{30} = 5.80 \pm 0.29$; $X_{60} \pm m_{60} = 5.80 \pm 0.29$.

Установлено, что неразбавленные воды ст. III оценивались по реакциям выживаемости инфузори на уровне допустимой ($T_i=0.02–0.13$) степени токсичности, что свидетельствует о низкой токсичности проб: $X_k \pm m_k = 6.20 \pm 0.20$; $X_5 \pm m_5 = 6.10 \pm 0.38$; $X_{30} \pm m_{30} = 5.60 \pm 0.56$; $X_{60} \pm m_{60} = 5.40 \pm 0.52$.



Токсичность природных вод заказника «Саратовское болото» по реакции выживаемости *Paramecium caudatum* (май 2017 г.): на оси x обозначены станции отбора проб; на оси y – индекс токсичности (T_i); экспозиция (1 – 5 мин., 2 – 30 мин., 3 – 60 мин.).

Toxicity of natural waters of the reserve “Saratovskoe mire” on the survival of the *Paramecium caudatum* (May 2017): Axis X – sampling stations; on the y Axis Y – toxicity index (T_i); exposure (1 – 5 min., 2 – 30 min., 3 – 60 min.).

Болотные воды ст. IV оценивались на уровне допустимой ($T_i=0.06-0.19$) степени токсичности: $X_k \pm m_k = 6.20 \pm 0.20$; $X_5 \pm m_5 = 5.80 \pm 0.47$; $X_{30} \pm m_{30} = 5.10 \pm 0.35$; $X_{60} \pm m_{60} = 5.0 \pm 0.30$.

Таким образом, качество вод болота Саратовское в мае 2017 г. по реакции выживаемости простейших оценивается в основном на уровне допустимой степени токсичности, что свидетельствует о невысоком уровне воздействия, за исключением проб со ст. II, оценённых как умеренно токсичные.

Метод биотестирования по реакции хемотаксиса *Paramecium caudatum* основан на способности инфузорий перемещаться от источника воздействия. Параameций (в количестве 10–15 шт.) на 3 суток помещали в чистую каплю (среда Лозина-Лозинского), соединённую со второй каплей (опыт). Отмечено, что на 1–

3 сутки особи практически равномерно распределялись в обеих каплях воды (контроль).

В опыте инфузории (10–15 шт.) в 1 сутки наблюдения проявляли положительный хемотаксис, перемещаясь из среды Лозина-Лозинского (контроль, $X \pm m = 8.40 \pm 0.20$) в каплю болотной воды (опыт, $X \pm m = 4.50 \pm 0.35$, ст. I). На 3 сутки эксперимента инфузории распределялись равномерно. Аналогичное распределение парameций отмечено и по другим участкам: на ст. III (контроль, $X \pm m = 6.80 \pm 0.40$; опыт, $X \pm m = 5.50 \pm 0.30$) и на ст. IV (контроль, $X \pm m = 9.70 \pm 0.50$; опыт, $X \pm m = 6.50 \pm 0.40$). Исключением являлись пробы со ст. II, где парameции проявляли отрицательный хемотаксис на 3 сутки, концентрируясь, в основном, в капле со средой Лозина-Лозинского (контроль, $X \pm m = 8.50 \pm 0.23$; опыт, $X \pm m = 2.40 \pm 0.20$).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что токсичность болотных вод заказника «Саратовское болото» по реакции выживаемости простейших оценивается в основном на уровне допустимой степени токсичности ($T_i=0.02-0.19$), что свидетельствует о невысоком уровне токсического воздействия. Максимальный токсический эффект отмечался в пробах, отобранных на болоте близ населённого пункта (умеренно токсичные – $T_i=0.29-0.42$). Токсичный эффект по показателю выживаемости *Paramecium caudatum* проявлялся в основном на уровне 2–10% и выше смертности особей. Отмечено снижение выживаемости клеток инфузории в опытных пробах по истечению 60 минут эксперимента. Исследуемые образцы болотных вод оказывали незначительное воздействие на поведенческие реакции парameций.

Таким образом, по выживаемости и хемотаксическим реакциям *Paramecium caudatum* токсичность болотных вод Саратовского болота в большинстве случаев оценена однозначно – на уровне допустимой.

В целом, для оценки токсичности болотных вод применение в качестве тест-объекта инфузории *Paramecium caudatum* возможно, но для получения более достоверных оценок целесообразно проводить исследования/мониторинг хотя бы 2–3 раза за сезон с расширением числа станций отбора проб. Возможно, повысить достоверность получаемых данных позволит дополнительное использование других тест-объектов в сочетании с результатами токсикологического анализа почв и результатами физико-химического анализа воды и почвы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РГНФ и Краевого государственного автономного учреждения «Красноярский краевой фонд поддержки научной и научно-технической деятельности» (проект 16-16-24015).

Автор выражает благодарность Краевому государственному казённому учреждению «Дирекция по особо охраняемым природным территориям Красноярского края» в содействии проведению работ на территории заказника «Саратовское болото».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бойкова Д.Е. Применение простейших в токсикологических исследованиях // Экспериментальная водная токсикология. 1991. Вып. 15. С. 155–164.
- Бурдин К.С. Основы биологического мониторинга. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1985. 155 с.
- Воробьева Д.А., Нефедова В.И. Применение метода биотестирования для определения токсичности природных вод // VII Сибирская науч.-практ. конф. молодых учёных по наукам о Земле (17–21 ноября 2014 г.): материалы. Новосибирск, 2014. С. 289–290.
- Временное методическое руководство по нормированию уровней содержания химических веществ в донных отложениях поверхностных водных объектов (на примере нефти). М.: ВНИЦ «Экология», 2002. 56 с.
- Жмур Н.С. Государственный и производственный контроль токсичности вод методами биотестирования в России. М.: Международный Дом Сотрудничества, 1997. 144с.
- Кокова В.Е. Непрерывное культивирование беспозвоночных. Новосибирск: Наука, 1982. 167 с.

- Шмаков А.В. Метод определения изменения химического состава болотных вод от их фильтрационного режима // Вода: химия и экология. 2015. № 10(88). С. 11–18.
- Gol'd Z.G., Glushchenko L.A., Morozova I.I., Shulepina S.P., Shadrin I.A. Water quality assessment based on chemical and biological characteristics: an example of classification of characteristics for the Cheremushnyi Creek-Yenisey river water system // Water Resources. 2003. Vol. 30, № 3. P. 304–314. DOI: 10.1023/A:1023890431165
- Karns D.R. Toxic bog water in northern Minnesota peatlands: ecological and evolutionary consequences for breeding amphibians. PhD Thesis. University of Minnesota, Minneapolis. 1984. 164 p.
- Saber P.A., Dunson W.A. Toxicity of bog water to embryonic and larval anuran amphibians // Journal of Experimental Zoology. 1978. Vol. 204, is. 1. P. 33–42. DOI: 10.1002/jez.1402040104

REFERENCES

- Boykova D.E. 1991. Primenenie prosteyshikh v toksikologicheskikh issledovaniyakh [The use of protozoa in toxicological studies] // Eksperimental'naya vodnaya toksikologiya. Vol. 5. S. 155–164. [In Russian]
- Burdin K.S. 1985. Osnovy biologicheskogo monitoringa [Fundamentals of biological monitoring]. Moskva: Izd-vo Moskovskogo univ. 155 s. [In Russian]
- Gol'd Z.G., Glushchenko L.A., Morozova I.I., Shulepina S.P., Shadrin I.A. 2003. Water quality assessment based on chemical and biological characteristics: an example of classification of characteristics for the Cheremushnyi Creek-Yenisey river water system // Water Resources. Vol. 30, № 3. P. 304–314. DOI: 10.1023/A:1023890431165
- Karns D.R. 1984. Toxic bog water in northern Minnesota peatlands: ecological and evolutionary consequences for breeding amphibians. PhD Thesis. University of Minnesota, Minneapolis. 164 p.
- Kokova V.E. 1982. Nepreryvnoe kultivirovanie bespozvonochnykh [Continuous invertebrate cultivation]. Novosibirsk: Nauka. 167 s. [In Russian]
- Saber P.A., Dunson W.A. 1978. Toxicity of bog water to embryonic and larval anuran amphibians // Journal of Experimental Zoology. Vol. 204, is. 1. P. 33–42. DOI: 10.1002/jez.1402040104
- Shmakov A.V. 2015. Metod opredeleniya izmeneniya khimicheskogo sostava bolotnykh vod ot ikh fil'tratsionnogo rezhima [Method for determining the change in the chemical composition of bog waters from their filtration regime] // Voda: khimiya i ekologiya. № 10(88). S. 11–18 [In Russian]
- Vorobyeva D.A., Nefedova V.I. 2014. Primenenie metoda biotestirovaniya dlya opredeleniya toksichnosti prirodnykh vod [Application of the method of biotesting to determine the toxicity of natural waters] // VII Sibirskaya nauchno-prakticheskaya konferentsiya molodykh uchyonykh po naukam o Zemle (17–21 noyabrya 2014 g.): materialy. Novosibirsk. S. 289–290. [In Russian]
- Vremennoe metodicheskoe rukovodstvo po normirovaniyu urovnej sodержaniya khimicheskikh veschestv v donnykh otlozheniyakh poverkhnostnykh vodnykh ob'ektov (na primere nefi) [Temporary methodological guidance on the standardization of levels of chemical content in bottom sediments of surface water bodies (for example, oil)]. 2002. Moskva: VNITs:Ekologiya. 56 s. [In Russian]
- Zhmur N.S. 1997. Gosudarstvennyj i proizvodstvennyj kontrol' toksich'nosti vod metodami biotestirovaniya v Rossii [State and industrial control of water toxicity by methods of biotesting in Russia]. Moskva: Mezhdunar. dom so-trudnichestva. 144 s. [In Russian]

DETERMINATION OF TOXICITY OF MIRE WATERS BY BIOTESTING METHODS

I. A. Shadrin

Krasnoyarsk State Agrarian University
Krasnoyarsk, 660049, Russia, e-mail: schadrin@bk.ru

The toxicity of mire waters was estimated by the survival of *Paramecium caudatum* (Ehrenberg, 1833) from the reserve “Saratovskoe mire” (Krasnoyarsk Territory). The field research was carried out in May 2017. The samples of mire water were taken from four sites of the mire differing in the degree of anthropogenic impact. It has been found that, in general, the toxicity of bog waters according to the survival of Protozoa is estimated at the level of permissible toxicity ($T_i=0.02-0.19$), which indicates a low level of toxic effects on the ecosystem. The highest toxic effect was registered in the samples taken from the southeastern site located near the village of Kononovo, and estimated at the level of moderate toxicity ($T_i=0.29-0.42$). The toxic effect on the survival rate of *P. caudatum* was manifested mainly at the level of 2–10% and higher than the mortality of individuals. A decrease in the survival of the cells of *P. caudatum* was registered in experimental samples in 60 minutes after the end of the experiment. The study samples of natural mire waters had a little effect on the behavioural reactions (chemotaxis) of *Paramecium*.

Keywords: mire waters, test object, *Paramecium caudatum*, Infusoria, Protozoa

Научное издание

О. В. Анисимова, Е. А. Афанасьев, Ю. А. Бобров, М. Я. Войтехов, Е. М. Волкова, Е. М. Воробьева,
О. В. Галанина, Э. В. Гарин, О. Ю. Гидора, Д. Г. Груммо, Н. И. Ермолаева, Е. Н. Животова, С. А. Забелина,
Н. А. Завьялов, В. Л. Зайцева, Д. В. Зацаринная, В. Зелалем, Н. А. Зеленкевич, И. Н. Зубов, О. Д. Ковалев,
В. Б. Колесников, А. А. Котов, С. А. Кутенков, М. М. Леонов, Е. В. Лобуничева, А. О. Лукашук,
Н. Н. Макаре́нкова, Р. М. Манасыпов, Н. А. Мартыненко, В. Л. Миронов, П. Ю. Мокишин, О. Ю. Морева,
Н. В. Неверова, А. Н. Неретина, А. С. Орлов, В. В. Панов, В. Н. Подшивалина, Л. М. Поздеева,
Т. И. Пономарева, В. В. Попова, А. А. Пржиборо, А. А. Прокин, К. И. Прокина, Д. О. Садоков, А. С. Сажнев,
С. Б. Селянина, О. Н. Скоробогатова, Е. И. Собко, О. В. Созинов, В. А. Столбов, Я. В. Стройнов,
Д. Н. Судницына, К. В. Титова, М. В. Труфанова, И. С. Турбанов, Ю. Г. Удоденко, Д. А. Филиппов,
А. В. Черевичко, А. В. Чупаков, А. А. Чупакова, И. А. Шадрин, Л. С. Широкова, Н. В. Шорина, О. Н. Ярыгина

ТРУДЫ ИБВВ РАН

2017

выпуск 79(82)

ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ БОЛОТ

Рекомендуемый вариант цитирования статей:

... // Труды ИБВВ РАН. 2017. Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. С. ...

Recommended option for citing articles:

... // Transactions of IBIW RAS. 2017. Is. 79(82). Hydrobiological Studies of Mires. P. ...

Авторы иллюстраций на обложке:

Ю.А. Львов – верхний левый рисунок (1977 г.);
А.А. Прокин – верхняя правая фотография (2011 г.);
А.А. Пржиборо – нижняя левая фотография (2015 г.);
В.В. Юрченко – нижний правый рисунок (2013 г.).

Подписано в печать 08.08.2017. Формат 60×90 1/8.
Усл. печ. л. 37,25. Заказ № 17136. Тираж 200 экз.

Отпечатано в типографии ООО «Филигрань»
150049, г. Ярославль, ул. Свободы, д. 91, тел. 8 (4852) 98-27-05, pechataet@bk.ru