

**МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК**



**ИБВВ РАН**



**Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН**

**ВЫПУСК 92(95)**

**2020**

**ОКТАБРЬ – ДЕКАБРЬ**

Выходит 4 раза в год

п. Борок

2020

**THE MINISTRY OF EDUCATION AND SCIENCE OF THE RUSSIAN FEDERATION**

**THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES**



**Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS**

**ISSUE 92(95)**

**2020**

**OCTOBER – DECEMBER**

The journal is published quarterly

Borok

2020

Открывает очередной номер журнала статья, посвященная юбилею Трудов ИБВВ РАН, начало истории которых относится к периоду существования биологической станции “Борок”. Далее представлены новые сведения о содержании хлорофилла в Рыбинском водохранилище, продолжающие ряд многолетних наблюдений. Большая часть номера посвящена решению ряда актуальных вопросов биологии и экологии водных беспозвоночных. Описаны результаты исследований сообществ фито- и зоопланктона водных объектов системы охлаждения Харанорской ГРЭС. Приведены результаты изучения зоопланктона 23 малых озер восточной части водосбора оз. Воже (Вологодская область). Впервые в России были начаты планомерные исследования малоизученной группы жесткокрылых семейства Heteroceridae. В изолирующем эксперименте по вынужденному питанию только членистоногими наземного происхождения определен потенциал их потребления амфиподами из безрыбного водотока. На основе анализа исторических документов проведена реконструкция ареалов промысловых видов рыб и раков, населявших водоемы бассейна р. Москвы во второй половине XVIII века. Представлены данные по изучению биохимических показателей сыворотки крови устойчивых и восприимчивых к возбудителям краснухи групп карпов в конце нагульного периода.

**Редакционная коллегия:**

- |  |   |
|--|---|
| <i>С. А. Поддубный (гл. редактор), д.г.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия</i>           | <i>Н. М. Минеева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия</i>                             |
| <i>А. В. Крылов (зам. гл. редактора), д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия</i> | <i>Лам Нгуен Нгок, д.ф., проф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам</i>  |
| <i>А. А. Бобров, к.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия</i>                             | <i>А. А. Протасов, д.б.н., проф., ИГБ НАНУ, Киев, Украина</i>                     |
| <i>Б. К. Габриелян, д.б.н., проф., НАН РА НЦ ЗГЭ, Ереван, Армения</i>            | <i>К. Робинсон, д.ф., EAWAG, Цюрих, Швейцария</i>                                 |
| <i>Ю. В. Герасимов, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия</i>                          | <i>В. П. Семенченко, д.б.н., чл.-кор. НПП НАН по биоресурсам, Минск, Беларусь</i> |
| <i>А. Н. Дзюбан, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия</i>                             | <i>И. Л. Голованова, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия</i>                          |
| <i>Хай Доан Нё, д.ф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам</i>           | <i>Ю. С. Даценко, д.г.н., МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия</i>             |
| <i>В. Т. Комов, д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия</i>                       | <i>М. М. Трофимчук, к.б.н., Гидрохимический институт, Ростов-на-Дону, Россия</i>  |
| <i>В. И. Лазарева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия</i>                           |   |

Ответственный редактор: **С. М. Жданова**

Ответственный секретарь **А. А. Сажнева**

Адрес редакции: 152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н,  
ИБВВ РАН  
тел./факс (48547) 2-48-09; e-mail: trud@ibiw.ru

This issue of the journal starts with an article devoted to the anniversary of Transactions of the IBIW RAS which history dates back to the period of biological station “Borok”. Then follows new data on chlorophyll content in the Rybinsk Reservoir collected during a long-term observation program. Most of the issue of the journal is devoted to solving a number of topical issues of biology and ecology of aquatic invertebrates. The results of studies of phyto- and zooplankton communities in waterbodies of the cooling system of Kharanorskaya State District Power Plant are described. The results of zooplankton studies in 23 small lakes in the eastern part of the catchment area of Lake Vozhe (Vologda oblast) are also presented. For the first time in Russia, systematic investigations into a poorly studied group of Coleoptera of the family Heteroceridae are initiated. In an isolating experiment on feeding only on arthropods of terrestrial origin, the potential for their consumption by amphipods from a fishless watercourse is determined. Based on the analysis of historical documents, the ranges of commercial fish and crayfish species inhabited waterbodies of the Moscow River basin in the second half of the XVIII century are reconstructed. Biochemical parameters of blood serum in resistant and susceptible to rubella pathogens groups of carp at the end of the feeding period are studied.

**Editorial board:**

*S. A. Poddubny (editor), Dr. of geogr., IBIW RAS, Borok, Russia*  
*A. V. Krylov (deputy editor), Dr. of biol., prof., IBIW RAS, Borok, Russia*  
*A. A. Bobrov, PhD., IBIW RAS, Borok, Russia*  
*Hai Doan Nhu, PhD., Institute of Oceanography, VAST, Nha Trang, Vietnam*  
*A. N. Dzuban, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia*  
*B. K. Gabrielyan, Dr. of biol., prof., SC ZHE NAS RA, Yerevan, Armenia*  
*Yu. V. Gerasimov, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia*  
*V. T. Komov, Dr. of biol., prof., IBIW RAS, Borok, Russia*  
*V. I. Lazareva, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia*

*N. M. Mineeva, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia*  
*Lam Nguyen Ngoc, PhD., prof., Institute of Oceanography, VAST, Nha Trang, Vietnam*  
*A. A. Protasov, Dr. of biol, prof., IHB NASU, Kiev, Ukraine*  
*C. Robinson, PhD., EAWAG, Zurich, Switzerland*  
*V. P. Semchenko, Dr. of biol., corr. member NASB, Minsk, Belar*  
*I. L. Golovanova, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia*  
*Y. S. Datsenko, Dr. of geogr., Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*  
*M. M. Trofimchuk, Ph.D., Hydrochemical Institute, Rostov-on-Don, Russia*

Editor-in-chief of the volume **S. M. Zhdanova**

Coordinating editor **A. A. Sazhneva**

*Editorial address: 152742. Borok, Yaroslavl region, Nekouz district,  
IBIW RAS  
tel./fax (48547) 2-48-09; e-mail: trud@ibiw.ru*



## СОДЕРЖАНИЕ

### Памятные даты

*Д. А. Филиппов*

70-ЛЕТНИЙ ЮБИЛЕЙ ТРУДОВ ИБВВ РАН КАК ПОВОД ВСПОМНИТЬ ИСТОРИЮ ОРГАНИЗАЦИИ АКАДЕМИЧЕСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ НАУКИ В БОРКЕ .....	7
---	---

### Фотосинтетические пигменты

*Н. М. Минеева, И. В. Семадени*

СЕЗОННАЯ И МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА ХЛОРОФИЛЛА В ПЛАНКТОНЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (2015–2019 гг.) .....	12
---	----

### Водные беспозвоночные

*М. В. Астахов, А. В. Скрипцова*

ПОТЕНЦИАЛ УТИЛИЗАЦИИ АЛЛОХТОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ АМФИПОДАМИ GAMMARUS KOREANUS UENO .....	28
--	----

*Е. Ю. Афонина, Н. А. Ташлыкова*

ПЛАНКТОННЫЕ СООБЩЕСТВА ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ ХАРАНОРСКОЙ ГРЭС: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ДИНАМИКА .....	39
--	----

*Е. В. Лобуничева, А. И. Литвин, Н. В. Думнич, М. Я. Борисов*

ЗООПЛАНКТОН МАЛЫХ ОЗЕР ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ВОДОСБОРА ОЗЕРА ВОЖЕ (ВОЛОГОДСКАЯ ОБЛАСТЬ) .....	66
--	----

*А. С. Сажнев*

ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ ЖУКОВ СЕМЕЙСТВА HETEROCERIDAE (COLEOPTERA) РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ (2015–2020) .....	86
---	----

### Промысел водных биоресурсов

*Н. А. Озерова*

ПРОМЫСЛОВАЯ ФАУНА ВОДОЕМОВ БАССЕЙНА Р. МОСКВЫ ВО ВТОРОЙ ПОЛОВИНЕ XVIII ВЕКА .....	94
--	----

### Экологическая физиология и биохимия гидробионтов

*Д. В. Микряков, А. О. Ревякин, Г. И. Пронина, А. С. Соколова, А. Б. Петрушин*

БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ СЫВОРОТКИ КРОВИ КРАСНУХОУСТОЙЧИВОЙ ПОРОДЫ КАРПА В КОНЦЕ НАГУЛЬНОГО ПЕРИОДА .....	113
--	-----

### Памяти наших коллег

ПАМЯТИ ВЕНИАМИНА РОМАНОВИЧА МИКРЯКОВА .....	121
---	-----

## CONTENTS

### Memorable dates

<i>D. A. Philippov</i> THE 70 <sup>TH</sup> ANNIVERSARY OF PROCEEDINGS OF IBIW RAS AS AN OCCASION TO REMEMBER THE HISTORY OF THE ORGANIZATION OF ACADEMIC BIOLOGICAL SCIENCE IN BOROK .....	7
--	---

### Photosynthetic pigments

<i>N. M. Mineeva, I. V. Semadeny</i> SEASONAL AND INTERANNUAL DYNAMICS OF CHLOROPHYLL IN PLANKTON OF THE RYBINSK RESERVOIR (2015–2019) .....	12
--	----

### Aquatic invertebrates

<i>M. V. Astakhov, A. V. Skriptsova</i> POTENTIAL OF UTILIZATION OF ALLOCHTHONOUS INVERTEBRATES BY <i>GAMMARUS</i> <i>KOREANUS</i> UÉNO (AMPHIPODA) .....	28
---	----

<i>E. Yu. Afonina, N. A. Tashlykova</i> PLANKTONIC COMMUNITY IN WATERBODIES OF THE KHARANORSKAYA SDPP: CURRENT STATE AND DINAMICS .....	39
---	----

<i>E. V. Lobunicheva, A. I. Litvin, N. V. Dumnich, M. Ia. Borisov</i> ZOOBENTHOS OF WATERCOURSES IN THE BUKHTARMA RIVER BASIN (UPPER IRTYSH, SOUTH-WESTERN ALTAI) AT REFERENCE SITES AND IN THE IMPACT ZONE ...	66
---	----

<i>A. S. Sazhnev</i> RESULTS OF THE STUDY OF BEETLES OF THE FAMILY HETEROCERIDAE (COLEOPTERA) IN RUSSIA AND NEIGHBORING TERRITORIES (2015–2019) .....	86
---	----

### The exploitation of water biological resources

<i>N. A. Ozerova</i> COMMERCIAL FAUNA OF WATERBODIES IN THE MOSCOW RIVER BASIN IN THE SECOND HALF OF THE 18th CENTURY .....	94
---	----

### Ecological Physiology and Biochemistry of Hydrobionts

<i>D. V. Mikryakov, A. O. Revyakin, G. I. Pronina, A. S. Sokolova, A. B. Petrushin</i> BIOCHEMICAL INDICES OF BLOOD SERUM OF RUBELLA-RESISTANT CARP BREED AT THE END OF THE FEEDING PERIOD .....	113
--	-----

### In memory of our colleagues

IN MEMORY OF VENIAMIN ROMANOVICH MIKRYAKOV .....	121
--	-----

## Памятные даты

УДК 57:001.89+57(091)

### 70-ЛЕТНИЙ ЮБИЛЕЙ ТРУДОВ ИБВВ РАН КАК ПОВОД ВСПОМНИТЬ ИСТОРИЮ ОРГАНИЗАЦИИ АКАДЕМИЧЕСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ НАУКИ В БОРКЕ

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

Поступила в редакцию 2.10.2020

В 2020 г. исполняется 70 лет журналу “Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН”. В статье обсуждаются вопросы организации академического учреждения биологического профиля в Борке в 1938 г. и роль в этом процессе члена-корреспондента АН СССР Александра Петровича Шенникова.

*Ключевые слова:* научный журнал, история биологии, Александр Петрович Шенников.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-7-11

В 2020 г. “Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН” празднуют свой 70-летний юбилей. Последние 5 лет журнал (ISSN 0320-3557) издается 4 раза в год, включен в Российский индекс научного цитирования (РИНЦ – eLIBRARY ID: 27900) и является важным инструментом для ученых и специалистов, занимающихся познанием водных экосистем. Так, в журнале публикуются обзорные и оригинальные статьи, освещающие результаты изучения гидрологического и гидрохимического режимов континентальных вод, систематики, генетики, биологии и экологии гидробионтов на разных уровнях организации жизни, в том числе работы, в которых приводится оценка экологического состояния водоемов и водотоков методами биодиагностики, а также рассматриваются вопросы истории науки, методологии и методов исследований гидросферы.

История издания уходит корнями в середину XX-го века. Именно в августе 1950 г. был подписан в печать сборник “Труды биологической станции “Борок” имени Н.А. Морозова. Выпуск 1” (рис. 1). Указание на номер выпуска означало, что планировалось сделать это издание периодическим или повторяющимся (в 1955 и 1958 гг. выходят выпуски 2 и 3 соответственно).

С 1959 г. начинается издание “Трудов Института биологии водохранилищ” (всего вышло в свет 5 выпусков). Важно дословно процитировать то, что было помещено в редакционной заметке: “Настоящий выпуск “Трудов Института биологии водохранилищ” является продолжением серии: “Труды Научно-исследовательской биологической станции “Борок” имени Н.А. Морозова”. В 1956 г. НИБС “Борок” была реорганизована в Ин-

ститут биологии водохранилищ АН СССР. Поскольку в деятельности института и станции имеется преемственность и поскольку реорганизация не внесла существенных изменений в направление проводимых исследований, мы считаем возможным сохранить старую нумерацию выпусков его трудов” [От редакции, 1959 (От redakcii, 1959)].

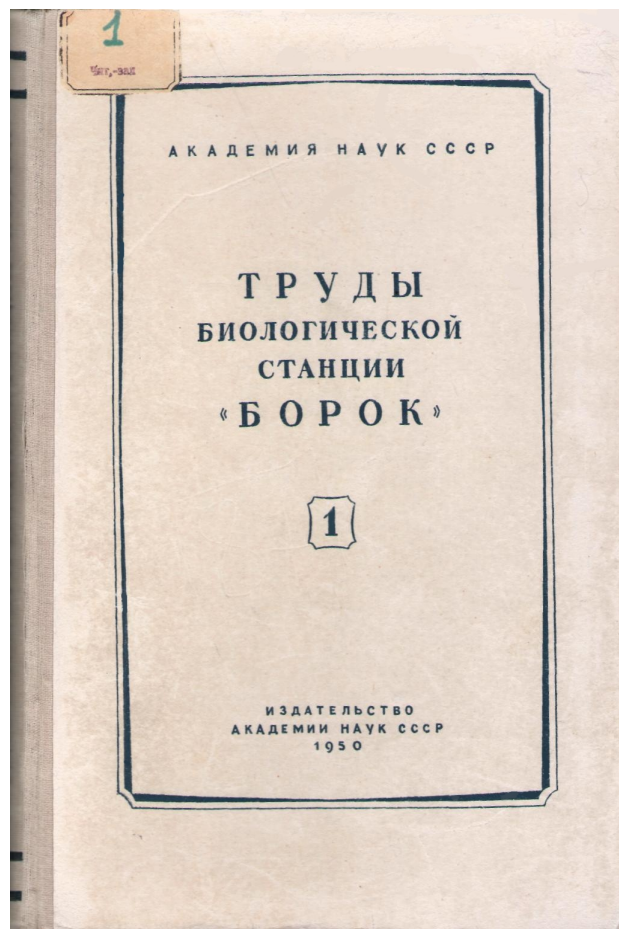


Рис. 1. Первый выпуск Трудов.

Fig. 1. The first issue of the Transactions.

Это ключевой момент – признание тогдашним руководством института (ответственным редактором был заместитель директора по науке д.б.н. Б.С. Кузин (1903–1973), а само издание проходило утверждение Ученого совета) факта, что организация изменила название, но не меняла профиль своей деятельности. Схожий принцип был применен и в 1962 г., когда Институт биологии водохранилищ АН СССР был преобразован в Институт биологии внутренних вод АН СССР, и в 1987 г., когда институту было присвоено имя Ивана Дмитриевича Папанина, и в 1991 г., когда АН СССР была реорганизована в РАН. То есть название издания корректировалось, но изначальная нумерация выпусков продолжилась, что поддерживало принцип преемственности.

Все это позволяет официальной датой “создания” ИБВВ РАН считать не 21 сентября 1956 г. (<https://www.ibiw.ru/index.php?p=about>), а, соблюдая принцип преемственности, не отказываясь от собственной истории только из-за того, что в какой-то ее момент было скорректировано название организации. Важно подчеркнуть, что смена названий никак не отражалась на неизменности основных направлений выполняемых исследований.

Существенным моментом является понимание той исходной точки, от которой следует брать отсчет истории создания организации. Тут нужно перечислить ряд событий:

1932 г. почетный академик, революционер-народник Н.А. Морозов (1854–1946) передал часть своей усадьбы “Борок” (предоставленной ему в 1923 г. постановлением Совнаркома в пожизненное пользование) в ведение АН СССР;

5 июля 1938 г. – постановление Президиума АН СССР об учреждении в Борке Верхне-Волжской Базы Академии Наук СССР “... в целях изучения динамики растительного и животного населения, а также почвенных процессов, происходящих под влиянием новых гидрологических и климатических условий...” (инициаторы создания – академик В.Л. Комаров, Н.А. Морозов, д.б.н. А.П. Шенников; директор – проф. Д.А. Ласточкин, почетный председатель – Н.А. Морозов);

1939 г. – Борок как особая исследовательская ячейка включен в состав Северной базы Академии Наук СССР, а затем передан в ведение Института эволюционной морфологии АН СССР под названием биологического стационара Борок (директор – проф. Д.А. Ласточкин (до осени

1941 г.), проф. С.А. Северцов (осень 1941 г. – до 1943 г.));

1943 г. – биологический стационар Борок выделен из системы Института эволюционной морфологии АН СССР и включен в состав Отделения биологических наук АН СССР на правах самостоятельного учреждения (директор – К.Н. Степанов);

1944 г. – в связи с 90-летием со дня рождения почетного академика Н.А. Морозова биологическому стационару присвоено его имя;

1946 г. – после смерти Н.А. Морозова все имение Борок было передано стационару;

начало 1947 г. – постановление Президиума АН СССР о реорганизации стационара в Биологическую станцию Борок имени Н.А. Морозова с самостоятельным бюджетом и расширением и углублением проводимых научных работ (директора – член-корр. А.П. Шенников (до 1951 г.), д.г.н. И.Д. Папанин (1952 г. – сентябрь 1956 г.)).

Конечно, смена названий была связана с самым периодом становления, совпавшим с военным и послевоенным временем. Несмотря на тяготы и лишения во время Великой Отечественной войны<sup>1</sup>, академическая наука в Борке не была “перевезена” за Урал или в Сибирь, а осталась на месте и всеми возможными и невозможными способами развивалась в деле познания создаваемого Рыбинского водохранилища и его влияния на прилегающие территории. Разумеется, в дальнейшем круг задач расширился и пополнялся, географический охват стал значительно шире, но “ядро” и общая направленность работ сохраняются вплоть до настоящего времени. Все это означает, что Верхне-Волжская база, биологический стацио-

<sup>1</sup> Из воспоминаний М.М. Шенниковой: “В военные годы, особенно в зимние периоды, работать в Борке было нелегко. Люди, неожиданно застигнутые там войной и отрезанные от Ленинграда, оказались без многих необходимых вещей, даже без зимней одежды. Жили и работали в случайных, непригодных, холодных помещениях. Борок, расположенный в нескольких десятках километров от ближайших железнодорожных станций, был в то время связан с ними только проселочными дорогами, которые в непогоду становились непроходимыми. На биологической станции не было ни автомашин, ни телефона, надо было ходить пешком за 5 километров на почту, за 7 километров в поликлинику, за 30 километров в районный центр (пос. Некоуз). Все время происходили перебои со снабжением. Сотрудники станции и члены их семей заготавливали себе в лесу дрова, сажали и копали картошку на своих огородах. Все тяжелые работы на питомниках – перекопку делянок, починку изгородей и пр. – Александр Петрович, за недостатком технического персонала на станции, производил в значительной степени своими руками” [Шенникова, Бобровский, 1964 (Shennikova, Bobrovskiy, 1964)].

нар Борок, биологическая станция Борок, Институт биологии водохранилищ, Институт биологии внутренних вод – это все звенья одной цепи и их следует рассматривать как единую организацию, которая в результате своего развития набиралась сил и добивалась процветания. Данные размышления подводят нас к заключению, что историю ИБВВ РАН фактически необходимо отсчитывать от 5 июля 1938 г. (дата постановления о создании Верхне-Волжской Базы АН СССР). Возможно, это были не самые лучшие времена (1938–1956 гг.) в жизни Института, но именно благодаря этому “инициальному” периоду в Борке вообще появилась биологическая наука, на Борок было обращено внимание академиков, именно в это время были собраны исходные биологические и иные материалы касательно создаваемого(–ного) Рыбинского водохранилища.

Отдельно необходимо остановиться на личности человека, стоявшего у истока создания нашего Института, связанного с Борком почти 20 лет, роль которого в жизни Института на первом его этапе переоценить невозможно. Речь пойдет об Александре Петровиче Шенникове (1888–1962) – выдающемся русском геоботанике, одном из основоположников теоретической фитоценологии и луговедения, видном экологе, организаторе науки, блестящем педагоге (рис. 2).

Жизненный путь А.П. Шенникова (в том числе и “борковский период”), его вклад в науку подробно описан в нескольких биобиблиографиях [Шенникова, Бобровский, 1964 (Shennikova, Bobrovskiy, 1964); Александр..., 1966 (Alexandr..., 1966); Василевич, Юрковская, 2007 (Vasilevich, Yurkovskaya, 2007)] и в ряде статей [Шенников, 1942, 1950a, 1959b (Shennikov, 1942, 1950a, 1950b); Белавская, 1969 (Belavskaya, 1969)], поэтому здесь остановимся лишь на ключевых моментах.

А.П. Шенников впервые попал в Борок в 1933 г. Это случилось в рамках работ комплексной Волжско-Камской экспедиции АН СССР, занимавшейся проведением исследований районов будущего строительства Рыбинского, Горьковского и Камского гидроузлов. Он был назначен руководителем геоботанической частью этой экспедиции. По приглашению Н.А. Морозова участники экспедиции на время обследования территории затопления Рыбинским водохранилищем дислоцировались в Борке. Шенников, ознакомившись с местностью в окрестностях Борка, нашел усадьбу очень удобным местом для организации стационарных исследований на планируемом к созданию самом крупном водохранилище СССР. Борок, рас-

положенный недалеко от Волги на возвышенной береговой террасе, должен был оказаться в аккурат на берегу Волжского отрога будущего водохранилища, т.е. имел удачное стратегическое положение для изучения как самого водоема, так и всех возможных разновидностей полностью или частично затопляемых и подтопляемых земель [Шенникова, Бобровский, 1964 (Shennikova, Bobrovskiy, 1964)].



Рис. 2. Александр Петрович Шенников.

Fig. 2. Alexandr Petrovich Shennikov.

В 1937 г. А.П. Шенниковым был составлен проект организации в Борке постоянной научной базы [Шенников, 1950a (Shennikov, 1950a)]. Инициаторами создания этого проекта следует считать и Н.А. Морозова, и директора Ботанического института АН СССР, Президента АН СССР, академика Владимира Леонтьевича Комарова (1869–1945), которые с большим энтузиазмом восприняли идею и поддерживали Шенникова. В.Л. Комаров написал соответствующее письмо-ходатайство в Президиум АН СССР. Последний на заседании от 5 июля 1938 г. вынес соответствующее постановление – организовать Верхне-Волжскую Базу АН СССР в “районе Рыбинского узла “Большой Волги” (в бывшем имении “Борок”, пере-

данном Морозовым Академии). В ее цели входило изучение динамики растительного и животного населения, а также почвенных процессов, происходящих под влиянием новых гидрологических и климатических условий. Директором был назначен известный зоолог, гидробиолог, профессор Д.А. Ласточкин (1890–1948), а почетным председателем – Н.А. Морозов.

Именно с момента организации Верхне-Волжской Базы и до 1951 г. А.П. Шенников был неразрывно связан как с научной, так и с организационной деятельностью базы/стационара/станции в Борке. Его научные интересы в “борковский период” включали изучение растительного покрова районов будущего подтопления и затопления при строительстве гидроэлектростанций, проведение эколого-физиологических и экспериментальных исследований биологии и экологии отдельных видов растений под воздействием затопления и подтопления, выяснение взаимоотношений между компонентами фитоценоза, разработку системы рекомендаций по эффективному использованию подтопляемых земель для целей народного хозяйства. Ценнейшими являются работы под его руководством по исследованию растительности только что созданного Рыбинского водохранилища, включавшие выявление состава фитоценозов, запасов фитомассы, определение площадей, особенностей и темпов зарастания, а также составление прогнозов зарастания мелководий на ближайшие годы.

Надо отметить, что А.П. Шенников был своеобразным «магнитом» для многих ботаников того времени. В Борке успели поработать такие известные ученые как А.М. Леонтьев, М.М. Шенникова, В.Д. Лопатин, В.К. Богачев, А.В. Калинина, В.М. Понятовская, А.П. Белавская. Часть из них работала в Борке и после его отъезда в Ленинград. Будучи блестящим педагогом, он активно вовлекал в научный процесс студентов и аспирантов. Так, его учениками в Борке были написаны одна докторская и три кандидатские диссертации, несколько дипломных и курсовых работ. Здесь он написал или завершил нескольких классических трудов, в том числе учебники “Луговедение” (1941) и “Экология растений” (1950), получившие мировое признание и переведенные на десятки языков.

Научно-педагогическая и общественная деятельность была высоко оценена Академией наук, избравшей в 1946 г. А.П. Шенникова членом-корреспондентом АН СССР. С 1947 г. он был директором биологической станции “Борок” имени Н.А. Морозова АН СССР. На наш

взгляд одним из важнейших моментов его деятельности в Борке следует считать организацию своего издания – “Трудов ...”, в котором оперативно отражались научные результаты деятельности биостанции. Необходимо обратить внимание, что в первый выпуск (1950 г.) были включены материалы “водной тематики”, причем достаточно широкого профиля (гидрохимия, макро- и микробентос, планктон, ихтиофауна, паразитофауна, высшая водная и прибрежно-водная растительность), что наглядно подчеркивает основную направленность в деятельности биостанции.

Нужно признать, что благодаря инициативе А.П. Шенникова и его деятельности в Борке появилось академическое учреждение биологического профиля. Именно ему, академику В.Л. Комарову и почетному академику Н.А. Морозову принадлежит честь считаться основателями этого учреждения. Именно А.П. Шенников развивал биологическую науку в Борке в тяжелейшие военный и послевоенный периоды. Именно благодаря организованному в Борке академическому учреждению имелась возможность начать биологические исследования еще до создания Рыбинского водохранилища и продолжить их сразу же после заполнения этого водоема. Именно он был у истоков организации основных научных направлений работы учреждения. Именно он является основателем первого периодического издания в Борке. Разумеется, приезд известного полярника Ивана Дмитриевича Папанина очень многое изменил в Борке. И.Д. Папанин добился невероятных и непревзойденных успехов, в том числе и права переименовать биостанцию в институт. Однако нужно понимать, что корректировка названия учреждения, усиление материально-технической базы, строительство новых жилых и лабораторных корпусов являются важнейшим элементом развития организации, но не могут служить доводом для отказа от предыдущих 18 лет своей истории. Ведь научное учреждение – это научные направления, школы ..., которые в Борке были заложены еще до того времени, когда академическое учреждение стало гордо именоваться “институтом”.

Многие гидробиологи страны от души поздравляют журнал “Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН” с юбилеем! Желают сильных статей, новых авторов, востребованности издания у коллег, а также вхождение его в значимые зарубежные библиографические и реферативные базы данных.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБВВ РАН (АААА-А18-118012690099-2). Благодарю проф. А.В. Крылова (ИБВВ РАН) за обсуждение и ценные советы при подготовке рукописи, А.В. Леострина (БИН РАН) за присланный оттиск труднодоступной статьи.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александр Петрович Шенников / Гл. ред. А.Н. Несмеянов. М.: Наука, 1966. 65 с.  
Белавская А.П. Научная деятельность А.П. Шенникова на биологической станции “Борок” // Бот. журн. 1969. Т. 54, №6. С. 852–857.  
Василевич В.И., Юрковская Т.К. Александр Петрович Шенников, 1888–1962. М.: Наука, 2007. 113 с.  
От редакции // Труды Института биологии водохранилищ. 1959. Вып. 1(4). С. 3.  
Шенников А.П. Биологическая станция Борок имени почетного академика Н. А. Морозова Академии Наук СССР // Труды биологической станции «Борок» имени Н.А. Морозова. 1950а. Вып. 1. С. 3–6.  
Шенников А.П. Борковская экспериментальная база Ботанического института имени акад. В. Л. Комарова Академии наук СССР // Советская ботаника. 1942. №1–3. С. 55–60.  
Шенников А.П. Обзор ботанических исследований в Борке в 1938–1947 гг. // Труды биологической станции «Борок» имени Н.А. Морозова. 1950б. Вып. 1. С. 280–301.  
Шенникова М.М., Бобровский Р.В. Жизнь для науки. Очерк о жизни и деятельности Александра Петровича Шенникова (1888–1962). Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1964. 81 с.

## REFERENCES

- Alexandr Petrovich Shennikov (ed. A.N. Nesmeyanov). Moscow, Nauka, 1966. 65 p. (In Russian)  
Belavskaya A.P. Nauchnaya deyatel'nost' A.P. Shennikova na biologicheskoy stancii “Borok” [The period of A.P. Shennikov’s research associated with the limnological station of the Academy of Sciences of the U.S.S.R. at Borok (Rybinsk storage-lake)]. *Botanicheskii Zhurn.*, 1969, vol. 54, no. 6, pp. 852–857. (In Russian)  
Ot redakcii [From the editors]. *Trudy Instituta biologii vodokhranilishch*, 1959, is. 1(4), pp. 3. (In Russian)  
Shennikov A.P. Biologicheskaya stanciya Borok imeni pochyotnogo akademika N. A. Morozova Akademii Nauk SSSR [Biological Station “Borok” named after Honorary Academician N.A. Morozov of the USSR Academy of Sciences]. *Trudy biologicheskoy stantsii «Borok» imeni N.A. Morozova*, 1950a, is. 1. pp. 3–6. (In Russian)  
Shennikov A.P. Borkovskaya eksperimental'naya baza Botanicheskogo instituta imeni akad. V. L. Komarova Akademii nauk SSSR [Borkovskaya experimental base of the Komarov Botanical Institute Academy of Sciences of USSR]. *Sovietskaia Botanika*, 1942, no. 1–3, pp. 55–60. (In Russian)  
Shennikov A.P. Obzor botanicheskikh issledovaniy v Borke v 1938–1947 gg. [Overview of botanical research in Borok in 1938–1947]. *Trudy biologicheskoy stantsii «Borok» imeni N.A. Morozova*, 1950b, is. 1, pp. 280–301. (In Russian)  
Shennikova M.M., Bobrovskiy R.V. Zhizn' dlya nauki. Ocherk o zhizni i deyatel'nosti Aleksandra Petrovicha Shennikova (1888–1962) [Life is for science. Essay on the life and work of Aleksandr Petrovicha Shennikova (1888–1962)]. *Vologda, Severo-Zapadnoe izd.*, 1964. 81 p. (In Russian)  
Vasilevich V.I., Yurkovskaya T.K. Aleksandr Petrovich Shennikov, 1888–1962. Moscow, Nauka, 2007. 113 p. (In Russian)

## THE 70th ANNIVERSARY OF TRANSACTIONS OF IBIW RAS AS AN OCCASION TO REMEMBER THE HISTORY OF THE ORGANIZATION OF ACADEMIC BIOLOGICAL SCIENCE IN BOROK

**D. A. Philippov**

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

In 2020, the journal “Proceedings of Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences” celebrates its 70th anniversary. The article discusses the organization of an academic institution in 1938 in Borok to conduct biological research and the role of Aleksandr Petrovich Shennikov, corresponding member of the USSR Academy of Sciences, in this process.

*Keywords:* scientific journal, history of biology, Aleksandr Petrovich Shennikov

## Фотосинтетические пигменты

УДК: 574.583(28):581

### СЕЗОННАЯ И МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА ХЛОРОФИЛЛА В ПЛАНКТОНЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (2015–2019 гг.)

Н. М. Минеева, И. В. Семадени

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН  
152742, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: mineeva@ibiw.ru  
Поступила в редакцию 31.08.2020

В мае–октябре 2015–2019 гг. получены новые данные о содержании хлорофилла на стандартных станциях Рыбинского водохранилища, продолжающие ряд многолетних наблюдений. В работе использован флуоресцентный метод, позволяющий определять суммарное количество пигмента ( $\Sigma\text{Хл}$ ) по его содержанию у цианопрокариот, диатомовых и зеленых водорослей ( $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$ ,  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$ ,  $\text{Хл}_{\text{Chl}}$ , соответственно). Эти таксоны вносят основной вклад в  $\Sigma\text{Хл}$ , который меняется в межгодовом и сезонном аспекте. В разные годы среднее содержание  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$  составило 2.4–6.6 мкг/л или 24–50% фонда  $\Sigma\text{Хл}$ ,  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  – 3.1–10.9 мкг/л (50–70%),  $\text{Хл}_{\text{Chl}}$  – 0.3–1.2 мкг/л (3–12%). Распределение  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$  в толще воды в основном равномерное, количество  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  снижается с глубиной. При среднем за вегетационный сезон содержании  $\Sigma\text{Хл}$   $14.8 \pm 1.0$ ,  $13.0 \pm 1.3$ ,  $7.8 \pm 0.6$ ,  $13.6 \pm 1.6$  и  $11.9 \pm 1.0$  мкг/л соответственно в 2015–2019 гг. трофический статус водохранилища менялся от умеренно эвтрофного до мезотрофного.

*Ключевые слова:* хлорофилл, фитопланктон, флуоресцентный метод, Рыбинское водохранилище.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-11-27

#### ВВЕДЕНИЕ

Фотосинтетические пигменты широко используют в продукционной гидробиологии при изучении автотрофного звена водных экосистем. Пигментные характеристики обладают высокой информативностью и считаются универсальными эколого-физиологическими показателями обилия и фотосинтетической активности альгоценозов, а также экологического статуса водных объектов. Определение пигментов признано полезным инструментом для исследования многолетних трендов в развитии фитопланктона и оценки состояния пресных, морских и океанических вод. Многолетние ряды получены для многих водоемов мира [Ruggiu et al., 1998; Kangur et al., 2002; Chen et al., 2003; Babanazarova, Lyashenko, 2007; Canfield et al., 2018; Lamont et al., 2019; Gao et al., 2020 и др.].

Исследования растительных пигментов в воде Рыбинского водохранилища проводятся в ИБВВ РАН с середины XX века. Многолетние данные, полученные спектрофотометрическим методом [SCOR-UNESCO, 1966], позволили подробно изучить сезонную и межгодовую динамику пигментов, ее связь с региональными и глобальными факторами среды [Фитопланктон..., 1999 (Fitoplankton..., 1999); Экологические..., 2001 (Ekologicheskiye...,

2001); Сигарева и др., 2016 (Sygaryova et al., 2016); Структура..., 2018 (Struktura..., 2018)].

В 2009 г. мы начали дополнительно использовать флуоресцентный метод, позволяющий проводить определение хлорофилла непосредственно в природной воде, оценивать ряд характеристик фитопланктона без воздействия на его целостность и оперативно анализировать большой объем материала [Минеева, 2016 (Mineeva, 2016)]. На основе этих данных определен вклад основных отделов водорослей в суммарное содержание хлорофилла, выявлены особенности их распределения в толще воды, оценен интервал температуры, благоприятной для развития синезеленых (цианопрокариот) и диатомовых водорослей.

Исследования последних лет с контрастными гидроклиматическими условиями позволили получить новые данные о сезонной и межгодовой динамике хлорофилла в планктоне Рыбинского водохранилища с оценкой вклада основных отделов водорослей в суммарное содержание пигмента. Анализ этих данных, которые продолжают и дополняют многолетний ряд наблюдений, является целью настоящей работы. При интерпретации данных мы будем придерживаться логики изложения предыдущей статьи [Минеева, 2016 (Mineeva, 2016)].

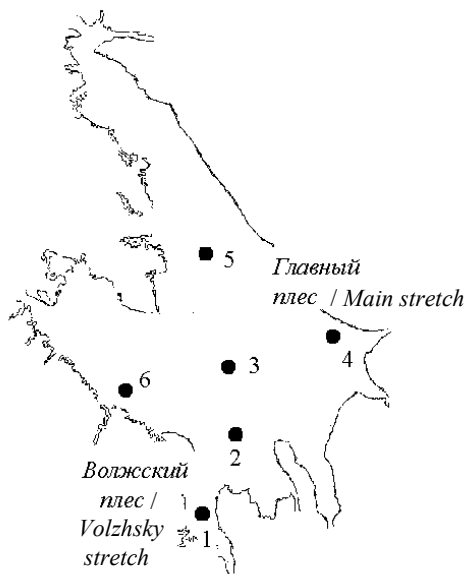
#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собран на шести стандартных станциях Волжского и Главного плесов Рыбинского водохранилища (рис. 1) в июне–сентябре 2015 г. и мае–октябре/ноябре 2016–

2019 гг. с периодичностью 1–2 раза в месяц. Пробы отбирали метровым батометром Элгморка из трех слоев водной толщи: 0–2 м (фотическая зона), 2–6 м (до средней глубины во-



дохранилища), 6 м–дно (придонный слой). За период исследования выполнено 230 наблюдений на станциях водохранилища и собрано около 640 проб для анализа пигментов.



**Рис. 1.** Карта-схема Рыбинского водохранилища с расположением станций наблюдения. Цифры – номера станций: Коприно, Молога, Наволок, Измайлово, Средний Двор, Брейтово – 1–6, соответственно.

**Fig. 1.** Schematic map of the Rybinsk Reservoir with the location of observation stations. Figures – station numbers: Koprino, Mologa, Navolok, Izmailovo, Sredny Dvor, Breitovo – 1–6, respectively.

Хлорофилл определяли в природной воде флуоресцентным методом, который позволяет оценивать суммарное количество пигмента ( $\Sigma\text{Хл}$ ) по его содержанию у основных представителей пресноводного фитопланктона – синезеленых (цианопрокариот), диатомовых и зеленых водорослей ( $\text{Хл}_{\text{Сян}}$ ,  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$ ,  $\text{Хл}_{\text{Сл}}$  соответственно) [Гольд и др., 1986 (Gol'd et al, 1986)]. Флуоресценцию хлорофилла измеряли на стационарном флуориметре ПФЛ-3004, изготовленном в Красноярском госуниверситете. Процедура анализа описана ранее [Минеева, 2016 (Mineeva, 2016)]. Флуоресцентное определение хлорофилла хорошо совпадает с результатами стандартного спектрофотометри-

ческого метода [Минеева, Мухутдинов, 2017 (Mineeva, Mukhutdinov, 2017)]. Концентрацию  $\Sigma\text{Хл}$  в столбе воды рассчитывали как среднее арифметическое для трех слоев водной толщи, из которых отбирали пробы.

Расчет средних показателей, их погрешностей, коэффициентов корреляции и вариации, построение графиков выполнены с помощью стандартных программных пакетов для персонального компьютера. Различия средних величин оценивали по критерию Стьюдента и считали достоверными при его значениях, превосходящих табличные при 95%-ном уровне значимости.

Данные по температуре, прозрачности и цветности воды на станциях наблюдения любезно предоставлены сотрудниками лаб. гидрологии и гидрохимии ИБВВ РАН. Объемы притока и уровень водохранилища в период исследований рассчитаны нами по данным сайта РусГидро <http://www.rushydro.ru/hydrology/informer/?date>.

Рыбинское водохранилище (третья ступень волжского каскада) расположено в подзоне южной тайги ( $58^{\circ}00'–59^{\circ}05'$  СШ,  $37^{\circ}28'–39^{\circ}00'$  ВД) и относится к крупным относительно мелководным водоемам замедленного водообмена (площадь зеркала  $4500 \text{ км}^2$ , средняя глубина 5.6 м, средний коэффициент условного водообмена  $1.9 \text{ год}^{-1}$ ). Акваторию водохранилища подразделяют на четыре разнородных участка (плеса), занятых водными массами со специфическими гидрофизическими и гидрохимическими характеристиками. Три плеса расположены по затопленным руслам основных притоков – рек Волга, Молога и Шексна, сток которых формируется под влиянием различающихся природно-климатических условий и освоенности водосборного бассейна. Речные воды постепенно трансформируются в водную массу собственно водохранилища, занимающую его обширную озеровидную центральную часть – Главный плес [Рыбинское..., 1972 (Rybinskoje..., 1972)].

#### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Развитие фитопланктона в значительной степени зависит от гидрометеорологических условий. Годы наблюдения относятся к многоводным и в многолетнем ряду в целом характеризуются как теплые, однако вегетационные периоды различаются погодными особенностями [Доклад..., 2016–2020 (Doklad..., 2016–2020)]. К наиболее теплым относятся 2018 г., а также, несмотря на холодную осень, – 2015 и 2016 гг. с годовой суммой осадков близкой к норме. Наиболее холодным и дождливым

был 2017 г. Объем поверхностного притока за май–октябрь составил  $14.2–29.9 \text{ км}^3$ , средний уровень водохранилища –  $100.32–101.63 \text{ м}$  БС при наибольших показателях в 2017 г. При увеличении продолжительности безледного периода в условиях глобального потепления [(Структура..., 2018 (Struktura..., 2018))] вскрытие водохранилища происходило раньше средних сроков в 2015 и 2019 гг., а наступление ледостава позже нормы в 2015, 2017 и 2019 гг.

Остальные даты начала и окончания безледного периода близки к средним. Прогрев водной толщи зависит от климатических условий. Температура воды в мае–октябре 2016–2019 гг. близка к средней многолетней ( $13.6^{\circ}\text{C}$ ), а в 2015 г. превышала ее. Максимальная летняя температура в основном составляла  $19.6$ – $23.5^{\circ}\text{C}$ , а в 2018 г. достигала  $25^{\circ}\text{C}$ . Прозрач-

ность воды, которая служит показателем подводных световых условий, а также цветность характеризовались типичными для водохранилища величинами [Экологические..., 2001 (Ekologicheskiye..., 2001)]. Максимальная прозрачность отмечена в 2019 г., максимальная цветность – в дождливом 2017 г. (табл. 1).

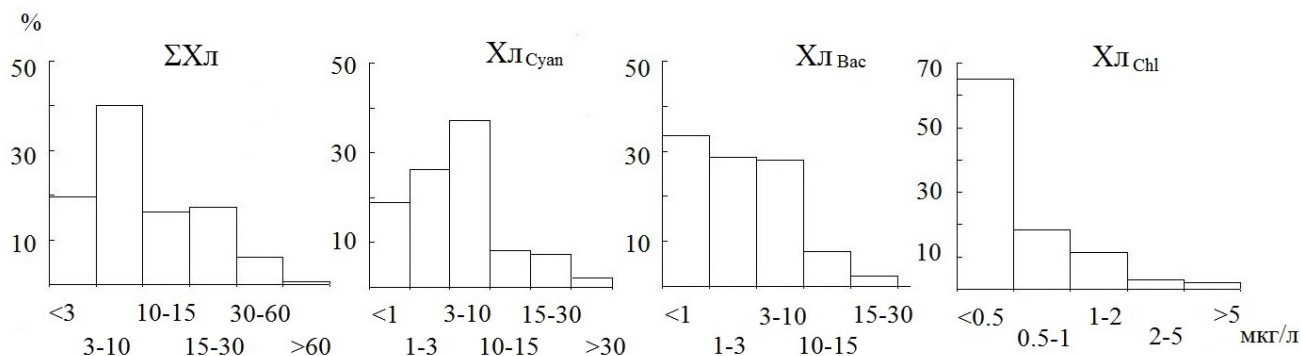
**Таблица 1.** Температура, прозрачность и цветность воды на станциях Рыбинского водохранилища в период исследования

**Table 1.** Temperature, transparency, and color of water at the stations in the Rybinsk reservoir during the study period

Год, период наблюдения Year, observation period	Температура, $^{\circ}\text{C}$ Temperature, $^{\circ}\text{C}$			Прозрачность, м Transparency, m		Цветность, град Color, degree	
	Пределы Limits	Средняя Mean		Пределы Limits	Средняя за V–X Mean for V–X	Пределы Limits	Средняя за V–X Mean for V–X
		VI–VIII	V–X				
2015, 17 V–17 IX	11.8–19.6	$17.4 \pm 0.4$	$15.5 \pm 0.5$	0.7–1.8	$1.11 \pm 0.07$	35–55	$41 \pm 2$
2016, 6 V–2 XI	1.1–23.5	$21.2 \pm 0.5$	$13.9 \pm 0.9$	0.7–2.1	$1.12 \pm 0.04$	40–140	$57 \pm 3$
2017, 12 V–10 X	4.4–20.6	$17.7 \pm 0.4$	$13.4 \pm 0.6$	0.8–1.7	$1.20 \pm 0.03$	60–140	$84 \pm 2$
2018, 18 V–9 XI	3.5–25.0	$21.0 \pm 0.4$	$13.4 \pm 0.9$	0.5–2.1	$1.09 \pm 0.04$	40–100	$61 \pm 2$
2019, 7 V–31 X	5.8–19.8	$18.3 \pm 0.2$	$14.0 \pm 0.7$	0.7–2.1	$1.36 \pm 0.04$	35–90	$52 \pm 2$

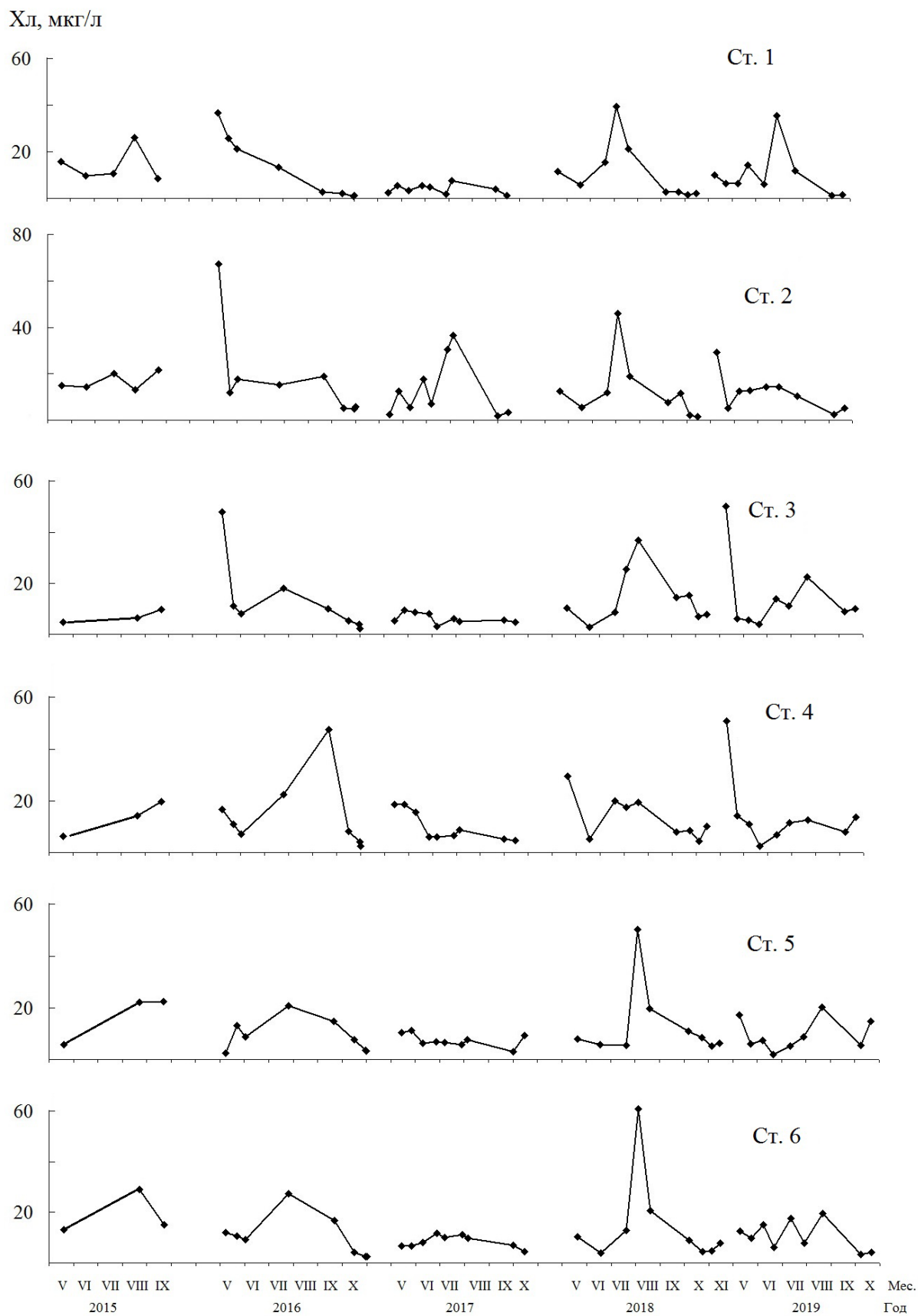
В период исследования содержание  $\Sigma\text{Хл}$  изменялось в широких пределах. Минимальные величины ( $<1$ – $3$  мкг/л) составили  $\sim 20\%$  общего числа наблюдений, максимальные, обычно отмечаемые в эвфотной зоне, в разные годы варьировали от 30 до  $>100$  мкг/л. Высокие концентрации пигмента, которые в небольшом количестве регистрировались в водохранилище и раньше, единичны ( $<1\%$  величин), а доля низких величин увеличилась. Наибольшей частотой встречаемости (73.6%) характеризовался диапазон концентраций 10–30 мкг/л (рис. 2), который в предыдущие годы составлял менее половины выборки [Минеева, 2016 (Mineeva, 2016)].

Сезонная динамика  $\Sigma\text{Хл}$ , отражающая динамику биомассы фитопланктона, различалась в разные годы (рис. 3). В первой половине мая прогрев водной массы зависит от региональных погодных условий. В этот период снижается объем притока, завершается весеннее поступление аллохтонных веществ, но продолжается интенсивное поступление солнечной энергии. Согласно многолетним данным, весенний максимум хлорофилла в Волжском плесе формируется при более высокой температуре, чем в Главном [Минеева, 2004 (Mineeva, 2004)].



**Рис. 2.** Частота встречаемости концентраций  $\Sigma\text{Хл}$ ,  $\text{Хл}_{\text{Сяан}}$ ,  $\text{Хл}_{\text{Вас}}$  и  $\text{Хл}_{\text{Сhl}}$  в Рыбинском водохранилище в 2015–2019 гг. (% общего числа наблюдений  $n = 647$ ).

**Fig. 2.** Occurrence rate of  $\Sigma\text{Chl}$ ,  $\text{Chl}_{\text{Cyan}}$ ,  $\text{Chl}_{\text{Bac}}$ , and  $\text{Chl}_{\text{Chl}}$  concentrations in the Rybinsk reservoir in 2015–2019 (% of the total observation number  $n = 647$ ).



**Рис. 3.** Сезонная динамика  $\Sigma\text{ХЛ}$  на станциях 1–6 в 2015–2019 гг. (средние для водной толщи величины).

**Fig. 3.** Seasonal dynamics of  $\Sigma\text{Chl}$  at stations 1–6 in 2015–2019 (mean values for the water column).

В годы наблюдения в Волжском плесе температура воды менялась от 7–11°C в первой декаде мая (2016, 2017, 2019 гг.) до 13–16°C во второй декаде мая (2015, 2018 гг.). Высокое содержание ΣХл (30–67 мкг/л) отмечено на обеих станциях плеса в 2016 г. и на ст. 2 в 2019 г., более низкое (11–16 мкг/л) – в 2015 и 2018 гг., а в 2017 г. весенний максимум ΣХл не зафиксирован. В Главном плесе высокие концентрации пигмента (~50 мкг/л) получены при температуре 6–7°C в 2016 и 2019 гг., более низкие (15–30 мкг/л) при 10–12°C в 2016 и 2018 гг., а также при <5°C в 2017 г. На этом фоне выделяется ст. 6 в западной части водохранилища, где температурные характеристики и концентрация ΣХл (10–12 мкг/л) были такими же, как на станциях Волжского плеса.

Весенний максимум сменялся раннелетней депрессией (рис. 3), во время которой меняется видовой состав фитопланктона. В конце мая–июне температура воды на волжских станциях по-прежнему выше, чем в Главном плесе. При прогреве до 10–15°C содержание ΣХл в основном составляло 3–10 мкг/л. Такие же величины наблюдались в этот период и при температуре 16–19°C в начале июня 2016 и 2019 гг. Максимальные (>20 мкг/л) отмечены в 2016 г. на ст. 1, на которой в 2017 г. они оставались низкими до начала июля.

В разгар лета содержание ΣХл обычно достигает максимального и сохраняется высоким на протяжении длительного периода вегетации летнего фитопланктона [Минеева, 2004, 2016 (Mineeva, 2004, 2016)]. В Волжском плесе такие концентрации ΣХл отмечены в июле–августе, а в Главном плесе – и в сентябре (рис. 3). Летний сезон в годы исследования характеризовался контрастной температурой воды, которая только в 2016 и 2018 гг. превышала 20°C. Эти периоды характеризовались максимальным содержанием ΣХл в водной толще: 35–60 мкг/л на отдельных станциях, 20–40 мкг/л в среднем для водохранилища. В остальные годы при 16.6–19.9°C высокие концентрации ΣХл были единичными (на ст. 2 в 2017 г., на станциях 3, 5, 6 в 2019 г.), и средние изменялись в основном от 10 до 18 мкг/л.

В многолетней динамике фитопланктона, отражающей вариации трофического состояния водохранилища, меняется соотношение весенних и летних показателей [Минеева, 2004, 2016 (Mineeva, 2004, 2016)]. Продолжительный летний подъем ΣХл, при котором концентрации были выше весенних, отмечен на всех станциях только в 2018 г. В 2016 г. он наблюдался в Главном плесе (станции 4–6), в 2017 г. – на ст. 2, в 2019 г. – на станциях 1 и

5. В остальных случаях летние величины были ниже, чем весной, а в 2017 г. на пяти из шести станций летний максимум не прослеживался (рис. 3).

В сентябре при температуре воды 13–15°C в 2015 и 2016 гг. сохранялись концентрации ΣХл характерные для летнего максимума (в среднем 16–18 мкг/л). В 2015 г. они мало менялись по акватории водохранилища, в 2016 г. снижались до 2 мкг/л на ст. 1, но достигали 48 мкг/л на ст. 4. В 2017 г. на всех станциях получены низкие величины (в среднем ~4 мкг/л). В первой и второй декаде октября при температуре воды 7–10°C среднее для водохранилища содержание ΣХл изменялось в пределах 5–8 мкг/л. Небольшой подъем до 10–15 мкг/л отмечен локально на станциях 3–5 в 2018 и 2019 гг. При дальнейшем снижении температуры воды до 2–5°C концентрация ΣХл в разные годы составляла 3–6 мкг/л, а в 2018 г. в Главном плесе достигала 7–10 мкг/л (рис. 3).

Сезонный ход среднего для водной толщи содержания ΣХл соответствует его динамике в отдельных слоях. Подтверждением служат высокие коэффициенты корреляции между этими показателями. Только в 2018 г. при обычном для летнего сезона развития цианопрокариот, не наблюдавшемся в остальные годы, динамика ΣХл в придонной воде и фотической зоне связана слабее (табл. 2).

Обширная открытая акватория и небольшие глубины, способствующие частому ветровому перемешиванию и гомотермии, предполагают равномерное распределение водорослей в толще воды. Однако в действительности оно не всегда однородно, несмотря на тесную связь между содержанием хлорофилла в слоях водного столба. За весь пятилетний период концентрации ΣХл в эвфотной зоне (0–2 м) лишь в 64% из 230 наблюдений были такими же, как в слое 2–6 м и в 36% – как в слое 6 м–дно. Разница в 2–8 раз отмечена соответственно в 34 и 52% случаев, более высокая разница единична для двух верхних слоев и немногочисленна (8%) для фотического и придонного. Соотношение ΣХл в слоях 2–6 м и 6 м–дно аналогично: для половины наблюдений получены близкие величины, для 43% они различаются в 2–8 раз, для 7% – более существенно. При выявленных различиях происходит снижение содержания ΣХл с глубиной, хотя изредка в эвфотной зоне оно ниже, чем в более глубоких слоях. Такое же распределение хлорофилла наблюдалось ранее нами [Минеева, 2016 (Mineeva, 2016)] и И.Л. Пыриной [Структура..., 2018 (Struktura..., 2018)].

**Таблица 2.** Коэффициенты корреляции между содержанием хлорофилла в слоях водной толщи Рыбинского водохранилища в годы исследования**Table 2.** Correlation coefficients between chlorophyll content in the layers of water column in the Rybinsk reservoir during the study years

Год Year	Слой Layer	0–2 м 0–2 m	2–6 м 2–6 m	6 м–дно 6 m–bottom	Слой Layer	2–6 м 2–6 m	6 м–дно 6 m–bottom	Слой Layer	6 м–дно 6 m–bottom
2015		0.95	0.93	0.90		0.83	0.74		0.77
2016	0 м–дно 0 m– bottom	0.93	0.94	0.88	0–2 м 0–2 m	0.82	0.68	2–6 м 2–6 m	0.88
2017		0.93	0.96	0.91		0.85	0.74		0.85
2018		0.94	0.89	0.59		0.72	0.33		0.74
2019		0.89	0.95	0.91		0.77	0.63		0.92

В обобщенном виде эту тенденцию отражают среднегодовые концентрации  $\Sigma\text{Хл}$  на станциях (табл. 3). Снижение  $\Sigma\text{Хл}$  в слое 2–6 м более чем в 1.5 раза по сравнению с эвфотной зоной отмечено в 11 из 30 случаев. Во все годы выявлены различия  $\Sigma\text{Хл}$  в фотическом и придонном слоях, наиболее существенные – в 2018 г. Разница между слоями 0–2 и 2–6 м статистически значима только на станциях 3 и 5 в 2017 г.; между слоями 2–6 м и 6 м–дно – на станциях 1, 6 (2017 г.) и ст. 2 (2018 г.); между слоями 0–2 м и 6 м–дно – чаще: на станциях 1, 5, 6 (2017,

2019 гг.), на ст. 3 (2015, 2017, 2018 гг.). Анализ многолетних данных, выполненный И.Л. Пыриной [Структура..., 2018 (Struktura..., 2018)], показал, что убывание содержания хлорофилла с глубиной, слабо выраженное в прохладные и отчетливо – в теплые годы, не зависит от термического состояния водной толщи. Автор связывает это с возникновением двухслойного противоположно направленного ветрового течения, смена вектора которого происходит на глубине 2–4 м [Буторин и др., 1982 (Butorin et al., 1982)].

**Таблица 3.** Содержание хлорофилла (мкг/л) основных отделов фитопланктона в слоях водной толщи на станциях Рыбинского водохранилища в годы наблюдения (средние со стандартной ошибкой, прочерк – отсутствие данных)**Table 3.** Chlorophyll content ( $\mu\text{g/L}$ ) of the main phytoplankton divisions in the layers of the water column at the stations of the Rybinsk Reservoir in the years of observation (mean values with standard error, dash – no data)

Год Year	Слой, м Layer, m	Хл <sub>Цуан</sub>	Хл <sub>Вас</sub>	Хл <sub>Сл</sub>	$\Sigma\text{Хл}$	Хл <sub>Цуан</sub>	Хл <sub>Вас</sub>	Хл <sub>Сл</sub>	$\Sigma\text{Хл}$
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Ст. 1, Коприно									
2015	0–2	7.9±2.5	9.3±4.0	0.4±0.1	17.6±4.2	10.6±4.9	8.8±2.0	0.3±0.1	19.7±3.4
	2–6	4.6±1.2	9.8±5.2	0.2±0.1	14.7±4.6	7.7±2.6	7.2±2.1	0.3±0.1	15.2±1.3
	6–дно	3.5±1.1	6.4±2.7	0.1±0.0	10.1±3.2	7.9±2.9	7.4±2.6	0.3±0.1	15.6±1.6
2016	0–2	6.6±2.8	13.7±6.7	1.5±0.8	21.9±9.8	8.9±2.0	12.0±2.3	0.4±0.2	21.3±4.1
	2–6	3.6±1.2	7.3±3.5	0.3±0.1	11.2±4.4	8.1±1.7	10.9±2.1	0.4±0.2	19.4±3.7
	6–дно	1.6±0.4	4.1±1.8	0.2±0.1	5.8±2.0	4.1±1.2	9.7±7.1	0.3±0.1	14.1±7.9
2017	0–2	2.8±0.5	2.1±0.7	0.2±0.0	5.1±1.1	3.6±1.6	10.4±4.8	0.5±0.2	14.6±4.8
	2–6	2.3±0.4	2.0±0.7	0.2±0.1	4.5±1.0	3.5±1.3	9.5±5.0	0.4±0.1	13.4±4.9
	6–дно	1.2±0.3	1.1±0.3	0.1±0.0	2.4±0.4	2.1±0.9	8.4±4.0	0.4±0.2	10.8±4.4
2018	0–2	11.6±7.2	3.1±2.0	0.8±0.3	15.5±7.8	17.0±11.6	3.3±1.3	0.9±0.3	21.2±11.9
	2–6	7.4±4.5	2.3±1.1	0.6±0.2	10.3±5.1	10.3±3.5	2.4±0.8	0.5±0.2	13.2±3.7
	6–дно	4.8±2.9	1.9±0.6	0.5±0.2	7.2±3.4	3.7±1.7	1.5±0.5	0.3±0.1	5.5±2.0
2019	0–2	8.4±3.4	6.5±3.4	1.5±0.4	16.4±4.9	4.1±1.2	8.4±3.2	1.8±0.4	14.3±3.7
	2–6	3.6±0.7	5.7±3.3	1.1±0.4	10.3±4.0	3.6±1.1	6.3±2.3	1.8±0.5	11.7±2.9
	6–дно	1.4±0.7	4.1±2.3	0.7±0.3	6.2±3.1	3.0±0.7	5.4±2.3	1.1±0.3	9.5±2.4
Ст. 3, Наволок									
2015	0–2	3.3±4.6	2.9±1.4	0.4±0.4	6.7±3.3	11.6±10.9	3.5±1.3	0.3±0.3	15.4±9.3
	2–6	3.5±3.4	3.6±1.5	0.4±0.4	7.5±2.0	7.4±6.3	3.6±1.9	0.3±0.3	11.4±4.3
2016	0–2	6.4±2.1	8.2±4.7	0.3±0.1	14.8±4.7	15.2±8.4	4.9±1.8	0.4±0.1	20.5±8.3
	2–6	4.3±1.1	8.6±5.9	0.2±0.1	13.2±5.7	5.9±2.3	4.2±1.3	0.2±0.1	10.3±2.3
	6–дно	3.4±0.8	9.3±6.1	0.3±0.2	13.0±6.2	–	–	–	–
2017	0–2	4.5±0.7	3.5±0.9	0.5±0.1	8.5±0.8	5.4±0.8	4.6±2.0	0.5±0.1	10.5±2.0
	2–6	1.2±0.3	2.7±0.8	0.2±0.1	4.2±0.7	3.6±0.6	5.4±2.2	0.3±0.1	9.4±2.4
2018	0–2	19.3±7.5	2.2±0.9	0.6±0.2	22.0±7.5	14.6±2.5	5.0±4.1	0.7±0.2	20.3±5.7
Ст. 4, Измайлово									

Год Year	Слой, м Layer, m	Хл <sub>Cyan</sub>	Хл <sub>Bac</sub>	Хл <sub>Chl</sub>	ΣХл	Хл <sub>Cyan</sub>	Хл <sub>Bac</sub>	Хл <sub>Chl</sub>	ΣХл
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
2019	2–6	9.3±4.7	2.6±0.8	0.3±0.1	12.3±4.5	7.9±2.0	2.8±2.0	0.4±0.1	11.0±2.6
	6–дно	6.6±2.9	1.3±0.6	0.2±0.0	7.6±2.8	–	–	–	–
	0–2	9.0±3.0	5.8±3.7	2.1±1.0	16.9±4.8	8.4±1.6	5.9±5.0	1.3±0.5	15.5±4.9
	2–6	6.0±1.2	6.7±5.6	1.2±0.4	13.9±5.8	6.2±1.5	6.2±4.7	1.1±0.4	13.5±5.4
	6–дно	2.9±0.8	8.5±5.8	1.1±0.4	12.5±6.7	–	–	–	–
Ст. 5, Средний двор					Ст. 6, Брейтово				
2015	0–2	16.5±14.9	3.2±3.4	0.3±0.5	20.0±11.2	12.2±8.4	8.6±4.6	0.2±0.2	21.0±9.5
	2–6	12.4±10.9	3.9±2.6	0.3±0.2	16.6±9.1	12.8±7.7	7.7±4.8	0.2±0.2	20.6±6.4
	6–дно	11.5±10.3	1.9±0.5	0.1±0.1	13.5±10.0	8.4±8.5	7.4±3.9	0.1±0.1	15.9±11.2
2016	0–2	7.6±2.1	2.7±1.2	0.4±0.1	10.7±2.9	7.8±2.5	5.4±2.1	0.3±0.1	13.5±4.3
	2–6	5.6±2.0	3.2±1.7	0.3±0.1	9.1±2.9	6.9±2.4	3.9±1.6	0.3±0.1	11.1±3.1
	6–дно	3.4±1.2	2.1±0.9	0.2±0.1	5.7±1.3	3.4±1.3	3.5±1.3	0.2±0.1	7.1±2.1
2017	0–2	7.0±1.8	3.8±1.2	0.4±0.1	11.2±1.5	6.0±1.9	5.4±0.6	0.7±0.2	12.2±2.2
	2–6	2.9±0.6	3.3±1.0	0.3±0.1	6.5±0.9	3.3±0.9	4.5±0.6	0.4±0.1	8.2±1.1
	6–дно	1.1±0.3	3.2±1.2	0.2±0.1	4.5±1.1	0.8±0.2	4.1±0.8	0.2±0.0	5.1±0.8
2018	0–2	19.2±12.2	2.3±1.1	0.7±0.3	22.2±12.8	22.7±14.2	1.6±0.6	0.7±0.2	25.0±14.4
	2–6	10.7±4.2	1.4±0.5	0.4±0.1	12.5±4.0	11.0±3.7	1.8±0.7	0.5±0.1	13.2±4.4
	6–дно	4.5±2.2	0.6±0.1	0.1±0.0	5.2±2.1	5.0±2.3	2.2±1.1	0.3±0.1	7.5±2.7
2019	0–2	9.9±3.7	2.8±1.8	1.1±0.3	13.9±3.6	9.9±4.0	4.9±2.3	1.5±0.3	16.2±4.1
	2–6	6.0±2.0	2.6±1.6	0.9±0.3	9.5±2.2	4.1±1.2	4.8±2.4	1.2±0.3	10.0±2.4
	6–дно	3.5±1.4	2.4±1.1	0.5±0.2	6.3±1.7	2.2±0.4	2.9±0.9	1.3±0.6	6.3±1.2

**Таблица 4.** Коэффициенты корреляции между общим содержанием хлорофилла и его содержанием у водорослей трех отделов в годы наблюдения ( $n$  – число наблюдений)

**Table 4.** Correlation coefficients between the total chlorophyll content and its content in algae of three divisions during the observation years ( $n$  is the number of observations)

Год / Year	$n$	Хл <sub>Cyan</sub> / Chl <sub>Cyan</sub>	Хл <sub>Bac</sub> / Chl <sub>Bac</sub>	Хл <sub>Chl</sub> / Chl <sub>Chl</sub>
2015	61	0.76	0.41	0.23
2016	153	0.67	0.81	0.52
2017	270	0.39	0.89	0.70
2018	136	0.97	0.27	0.71
2019	163	0.47	0.82	0.71

Используемая нами модификация флуоресцентного метода позволяет определять содержание хлорофилла трех отделов водорослей, типичных для пресных водоемов. Эти данные не дают количественной оценки биомассы, но важны для сравнительного анализа динамики крупных таксономических групп фитопланктона.

Содержание ΣХл связано с развитием водорослей всех трех отделов (табл. 4). В 2015 и 2018 гг., как и ранее [Минеева, 2016 (Mineeva, 2016)], оно в основном определялось количеством Хл<sub>Cyan</sub>, в 2016, 2017 и 2019 гг. доминирующее влияние перешло к Хл<sub>Bac</sub>, а в 2017–2019 гг. ощутимой стала роль Хл<sub>Chl</sub>. Минимальные концентрации Хл<sub>Cyan</sub>, Хл<sub>Bac</sub> и Хл<sub>Chl</sub> ниже 1 мкг/л.

Максимальное количество Хл<sub>Bac</sub> (26–59 мкг/л) и диапазон преобладающих значений (рис. 2) не изменились по сравнению с предыдущими годами. В сезонной динамике Хл<sub>Bac</sub> прослеживался весенний подъем с концентрациями от 10–15 до >50 мкг/л (рис. 4–9). Он от-

мечен на станциях Волжского плеса в 2015, 2016, 2019 гг., а также в центральной части водохранилища: значительный на ст. 3 и ст. 4 в 2016, 2018, 2019 гг., небольшой на ст. 5 в 2017–2019 гг. Экстремальный весенний всплеск зафиксирован на станциях 1–3 в 2016 и 2019 гг., на ст. 4 – в 2018 и 2019 гг. После непродолжительного спада следовал летний подъем Хл<sub>Bac</sub>, который в предыдущие годы отмечался на всех станциях, а в период наблюдения – значительно реже. Летние концентрации могли быть выше весенних (ст. 1 в 2015 г., ст. 2 в 2017 г., ст. 6 в 2019 г.) или уступали им (ст. 3 в 2016 г., ст. 2 в 2019 г.), а на ст. 6 в 2015 и 2016 гг. они были соизмеримыми. Осенний подъем Хл<sub>Bac</sub> зафиксирован лишь в октябре 2017 г. На ст. 2. Среднее за сезон содержание Хл<sub>Bac</sub> в Волжском плесе было минимальным (1–3 мкг/л) в 2017 г. на ст. 1 и в 2018 г. – на обеих станциях, а в остальные годы – более высоким. В Главном плесе оно в основном ограничено 6 мкг/л, мало менялось в разные годы, а на ст. 3 (2016, 2019 гг.) и на ст. 6 (2015 г.) возрастало до 7–9 мкг/л (табл. 3).

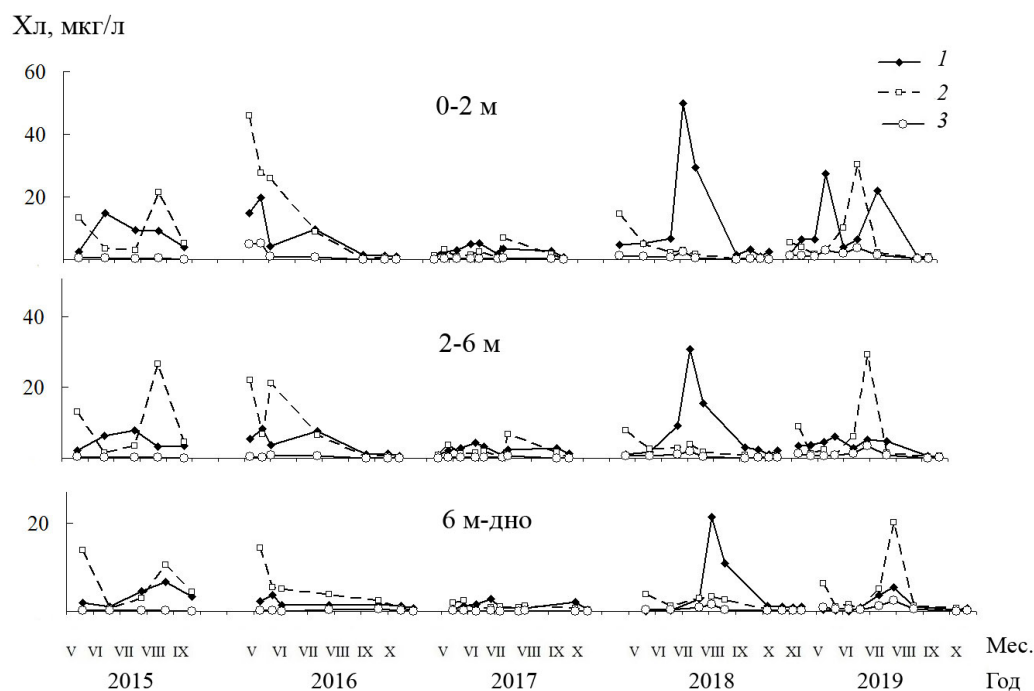
Содержание  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  в единичных случаях превышало 100 мкг/л, а преобладающие значения (рис. 2) были ниже, чем в 2009–2014 гг. Заметные величины (12–20 мкг/л) наблюдались уже в мае (в 2016 г. на станциях 1 и 2; в 2018 г. на станциях 4 и 6), а также в июне (в 2017 г. На ст. 6, в 2019 г. на станциях 1, 4–6). Максимальные концентрации, которые значительно различались в годы исследования, зафиксированы в июле–августе (рис. 4–9). Большинство из них не превышало 20–30 мкг/л, самые низкие (<15 мкг/л) отмечены в 2017 г., а самые высокие (от 30–50 до 70–100 мкг/л) – в 2018 г. в фотическом слое на станциях 1–3, 5, 6. Летний максимум хлорофилла мог быть или одновершинным, или состоять из чередующихся подъемов и спадов. Последнее отмечено на станциях 1 и 6 в 2019 г., когда между пиками  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  появился пик  $\text{Хл}_{\text{Bac}}$  (рис. 4, 9). Концентрации  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  10–30 мкг/л наблюдались в сентябре (в 2015 г. на станциях 2, 4, 5; в 2016 г. на ст. 2) и даже в октябре (ст. 5 в 2016 г., станции 2–6 в 2018 г., станции 4, 5 в 2019 г.), а в эвфотной зоне на ст. 4 в сентябре 2016 г. достигали 70 мкг/л. По данным И.Л. Пыриной [Структура..., 2018 (Struktura..., 2018)] летний максимум хлорофилла при господстве цианопрокариот может захватывать период выхолаживания. Связано это с механизмом плавучести водорослей, которая регулируется с помощью газовых вакуолей под воздействием внешней среды. При благоприятных условиях в конце лета и осенью они

продолжают интенсивно развиваться в освещенном слое воды даже при умеренном ветровом перемешивании [Reynolds, 2006].

Среднее содержание  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  в Волжском плесе было минимальным (1–3 мкг/л) в 2017 г., достигало максимума (12–17 мкг/л в фотическом слое) в 2018 г. и занимало промежуточное положение в остальные годы. В Главном плесе получены более высокие величины. Максимальным количеством  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  также выделялся 2018 г., близкие значения отмечены на станциях 4–6 в 2015 г., на ст. 4 в 2016 г. и более низкие во всех остальных случаях (табл. 3).

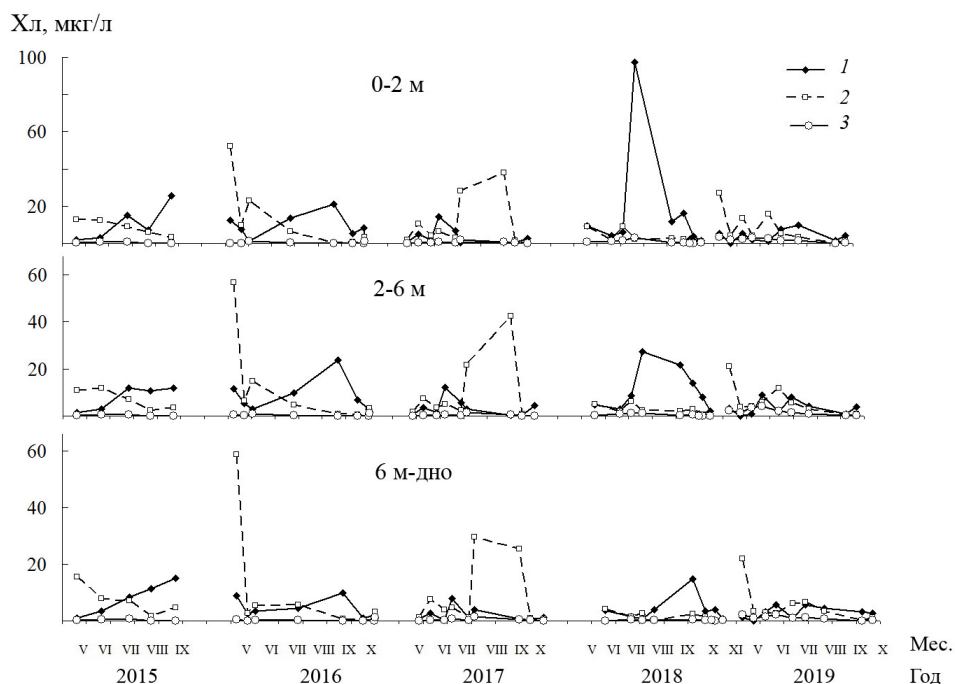
Содержание  $\text{Хл}_{\text{Chl}}$  в 84% общего числа наблюдений ограничено 2 мкг/л. Сезонные изменения  $\text{Хл}_{\text{Chl}}$  не прослеживаются, но небольшие подъемы до 3–9 мкг/л отмечены в мае 2016 г. на ст. 1, а также в мае и июне 2019 г. На ст. 2 и в центре водохранилища (рис. 4–9).

Изменения  $\text{Хл}_{\text{Bac}}$  в слоях водной толщи синхронны ( $r = 0.74–0.96$ ), только в 2018 г. при высоких концентрациях  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  связь умеренная ( $r = 0.57–0.67$ ). Динамика  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  в 2015 и 2016 гг. была сопряженной во всех слоях воды ( $r = 0.66–0.82$ ), а в 2017–2019 гг. – только в двух соседних ( $r = 0.51–0.74$ ) и независимой в фотической и придонной зонах ( $r = 0.25–0.30$ ). При этом динамика  $\text{Хл}_{\text{Bac}}$  и  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$  в водной толще водохранилища не скоррелирована ( $r < 0.20$ ), а в 2015 г. в верхних слоях воды разнонаправлена ( $r = -0.34–-0.41$ ).



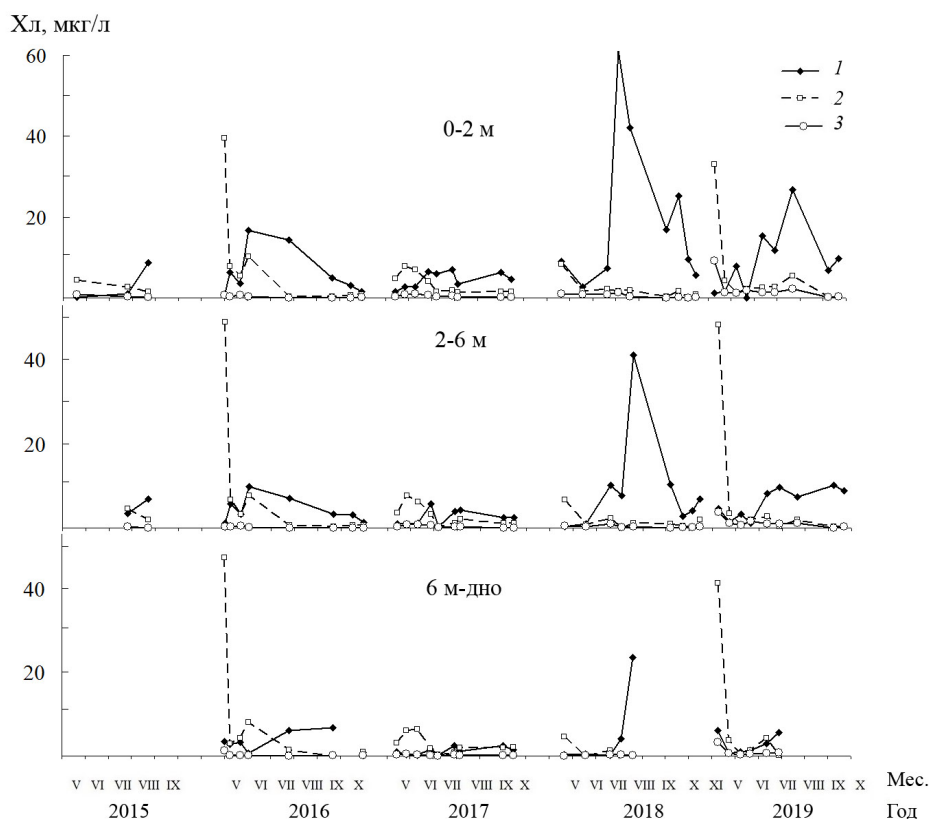
**Рис. 4.** Сезонная динамика содержания хлорофилла цианопрокариот, диатомовых и зеленых водорослей в слоях водной толщи на ст. 1 в 2015–2019 гг. Здесь и на рис. 5–9: 1 –  $\text{Хл}_{\text{Cyan}}$ , 2 –  $\text{Хл}_{\text{Bac}}$ , 3 –  $\text{Хл}_{\text{Chl}}$ .

**Fig. 4.** Seasonal dynamics of chlorophyll content in cyanoprokaryotes, diatoms and green algae in the layers of the water column at station 1 in 2015–2019. Here and in Fig. 5–9: 1 –  $\text{Chl}_{\text{Cyan}}$ , 2 –  $\text{Chl}_{\text{Bac}}$ , 3 –  $\text{Chl}_{\text{Chl}}$ .



**Рис. 5.** Сезонная динамика содержания хлорофилла цианопрокариот, диатомовых и зеленых водорослей в слоях водной толщи на ст. 2 в 2015–2019 гг.

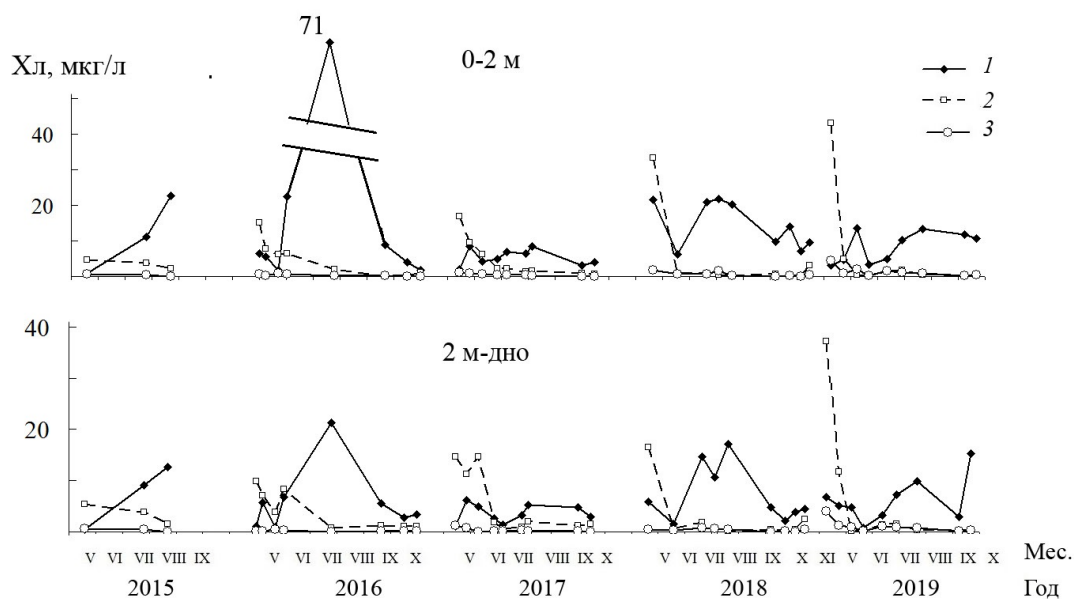
**Fig. 5.** Seasonal dynamics of chlorophyll content in cyanoprokaryotes, diatoms and green algae in the layers of the water column at station 2 in 2015–2019.



**Рис. 6.** Сезонная динамика содержания хлорофилла цианопрокариот, диатомовых и зеленых водорослей в слоях водной толщи на ст. 3 в 2015–2019 гг.

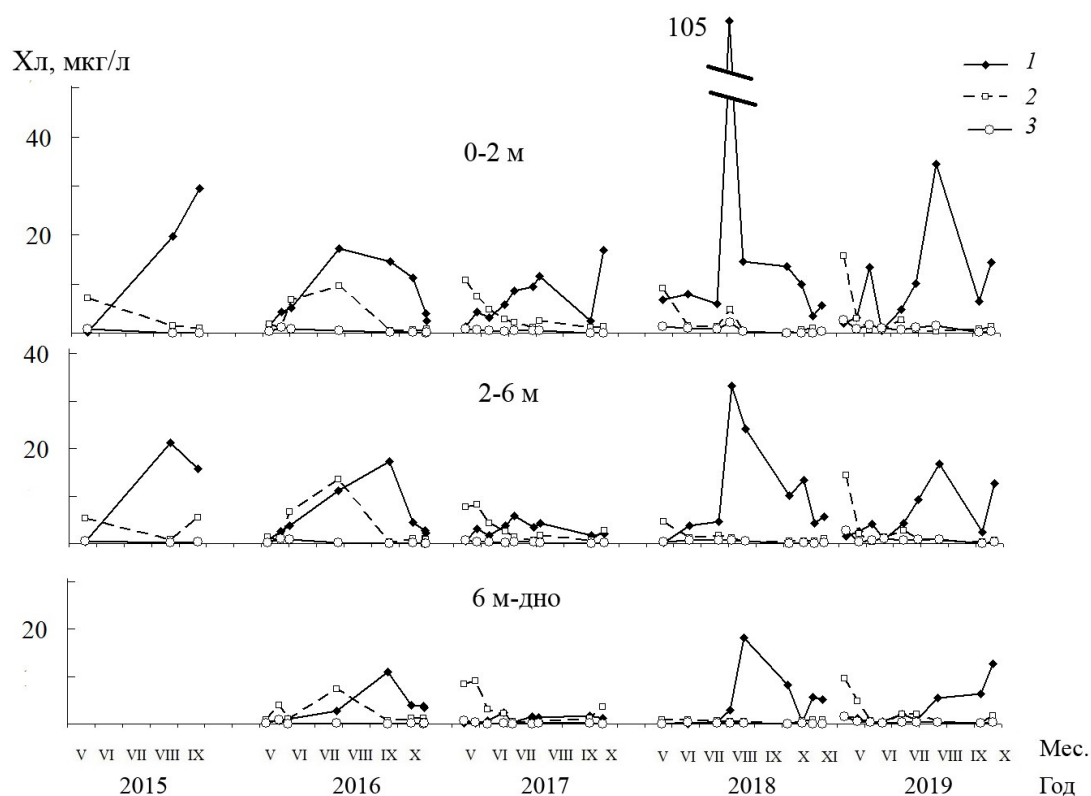
**Fig. 6.** Seasonal dynamics of chlorophyll content in cyanoprokaryotes, diatoms and green algae in the layers of the water column at station 3 in 2015–2019.





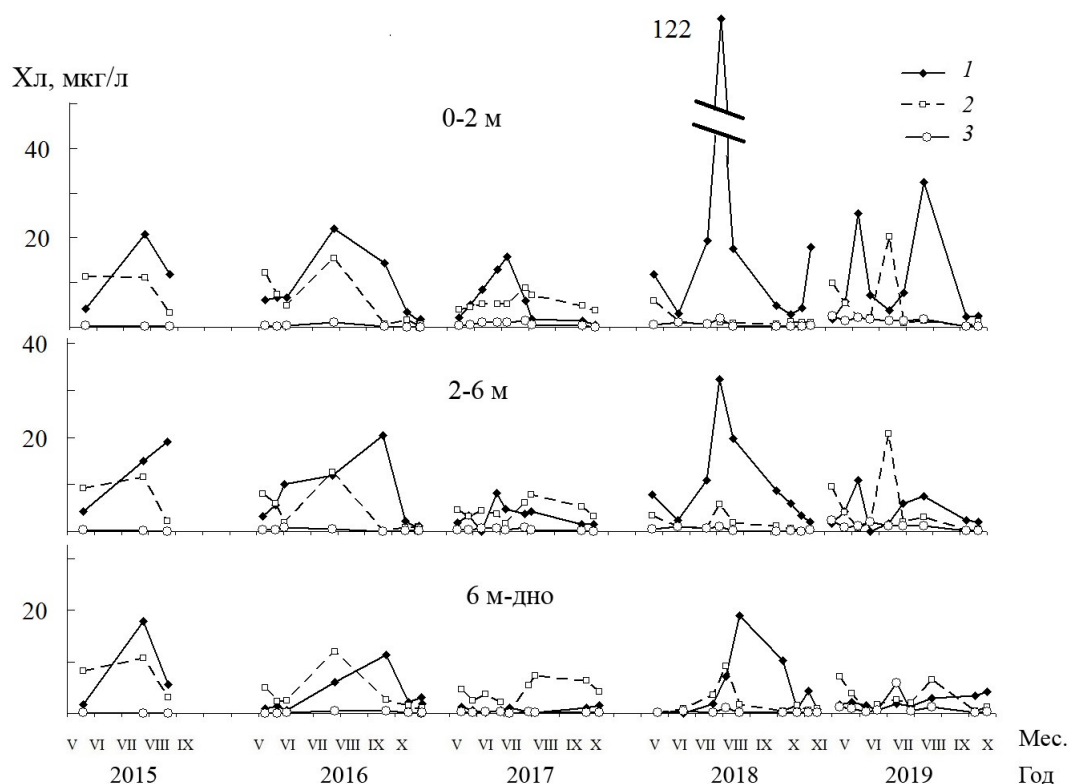
**Рис. 7.** Сезонная динамика содержания хлорофилла цианопрокариот, диатомовых и зеленых водорослей в слоях водной толщи на ст. 4 в 2015–2019 гг.

**Fig. 7.** Seasonal dynamics of chlorophyll content in cyanoprokaryotes, diatoms and green algae in the layers of the water column at station 4 in 2015–2019.



**Рис. 8.** Сезонная динамика содержания хлорофилла цианопрокариот, диатомовых и зеленых водорослей в слоях водной толщи на ст. 5 в 2015–2019 гг.

**Fig. 8.** Seasonal dynamics of chlorophyll content in cyanoprokaryotes, diatoms and green algae in the layers of the water column at station 5 in 2015–2019.



**Рис. 9.** Сезонная динамика содержания хлорофилла цианопрокариот, диатомовых и зеленых водорослей в слоях водной толщи на ст. 6 в 2015–2019 гг.

**Fig. 9.** Seasonal dynamics of chlorophyll content in cyanoprokaryotes, diatoms and green algae in the layers of the water column at station 6 in 2015–2019.

Средние за сезон показатели на станциях отражают преимущественно равномерное распределение  $ХЛ_{Вас}$  в толще воды. В большинстве случаев его количество или не менялось с глубиной, или увеличивалось на 10–20%. Наиболее существенная разница  $ХЛ_{Вас}$  в верхних и придонном слоях отмечена в 2018 г. Распределение  $ХЛ_{Cyan}$  редко было равномерным, его количество, как правило, снижалось от верхнего к придонному слою в 2–6 раз. Изменений  $ХЛ_{Chl}$  в толще воды не выявлено (табл. 3). Характер вертикального распределения  $ХЛ_{Вас}$ ,  $ХЛ_{Cyan}$  и  $ХЛ_{Chl}$  зависит от состава сообществ, гидрометеорологических условий в конкретные периоды наблюдения и соответствует физиологическим особенностям водорослей. Диатомовые, обладающие отрицательной плавучестью, хорошо приспособлены к существованию в условиях перемешиваемого водного столба. Цианопрокариоты, которые обладают положительной плавучестью, активно регулируют свое положение, удерживаясь на плаву у поверхности даже при слабом или умеренном перемешивании. Зеленые водоросли характеризуются нейтральной плавучестью и имеют ряд приспособлений, позволяющих им предотвращать оседание [Moreno-Ostos et al., 2008].

При смешанном таксономическом составе фитопланктона, в котором чаще преобладают диатомовые водоросли и цианопрокариоты [Корнева, 2016 (Korneva, 2016)],  $ХЛ_{Вас}$  и  $ХЛ_{Cyan}$  вносят основной вклад в содержание  $\Sigma ХЛ$ . Этот вклад меняется в межгодовом и сезонном аспекте. Относительное количество  $ХЛ_{Вас}$ ,  $ХЛ_{Cyan}$ , а также  $ХЛ_{Chl}$  увеличивается пропорционально концентрации каждого из них ( $r = 0.44–0.58$ ). В отдельные периоды существенную (>90%) часть фонда  $\Sigma ХЛ$  могут составлять  $ХЛ_{Вас}$  и  $ХЛ_{Cyan}$ : первый в основном весной и поздней осенью, второй – в летние месяцы и в начале осени. В Волжском плесе в 2015–2017 и 2019 гг. доля  $ХЛ_{Вас}$  и  $ХЛ_{Cyan}$  в суммарном фонде хлорофилла была близкой. С глубиной их соотношение мало менялось на ст. 1 и незначительно смещалось к преобладанию  $ХЛ_{Вас}$  на ст. 2. В Главном плесе  $ХЛ_{Cyan}$  формировал более половины фонда  $\Sigma ХЛ$ , с глубиной его доля снижалась, а доля  $ХЛ_{Вас}$  увеличивалась. Абсолютное превалирование  $ХЛ_{Cyan}$  (>80%) на всех станциях отмечено в 2018 г. Вклад  $ХЛ_{Chl}$  в фонд  $\Sigma ХЛ$  невелик, но в среднем для лет наблюдения он увеличивался от 2.5–3.9% в 2015, 2016 гг. до 4.6–9.3% в 2017, 2018 гг. и до 11.6–12.7% в 2019 г.

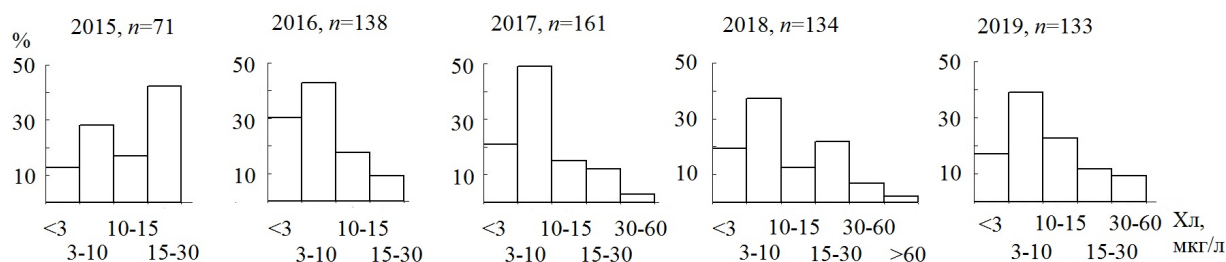
Полученные результаты дополняют представления о многолетнем развитии фитопланктона Рыбинского водохранилища, которое служит характеристикой экологического состояния водоема. В этом контексте показатель сезонный ход хлорофилла, соотношение весенних и летних концентраций пигмента, частота их встречаемости, а также средние за вегетационный сезон величины.

Известно, что в водоемах с невысокой продуктивностью формируется несколько сезонных пиков биомассы фитопланктона, и весенний максимум превосходит летний. С ростом трофии количество пиков сокращается, и в сезонном цикле доминирует продолжительный летний максимум [Трифонов, 1990 (Trifonova, 1990)]. Все эти ситуации за многолетний период наблюдались в Рыбинском водохранилище [Минеева, 2004 (Mineeva, 2004)]. В годы наших исследований вспышка диатомовых водорослей обусловила высокие весенние концентрации  $\Sigma\text{Хл}$ , которые существенно превышали летние, в 2016 г. на станциях 1–3 и в 2019 г. на станциях 2 и 4. Весенние и летние величины незначительно разнились в 2015 г. В Волжском плесе; в 2017 г. на пяти из шести станций при самом низком за 5-летний период обилии фитопланктона; в 2019 г. на станциях 5 и 6. Летний максимум доминировал в сезонном цикле в 2018 г. на всех станциях при высоком обилии цианопрокариот, а также в 2016 и 2019 гг. на трех станциях Главного плеса (рис. 4–9).

В мезотрофных и умеренно эвтрофных водах в течение вегетационного сезона, как правило, формируются два–три подъема биомассы фитопланктона (хлорофилла), наступление, длительность и величина которых ме-

няются при разных погодных условиях [Минеева, 2004 (Mineeva, 2004)]. В годы исследования выявлен именно такой тип сезонной динамики  $\Sigma\text{Хл}$ , отличающийся от монотонных одновершинных кривых, наблюдавшихся в 2010 и 2013 гг.

Еще одной характеристикой трофического статуса водохранилища служат наиболее часто встречаемые концентрации хлорофилла. Их диапазон существенно варьировал на протяжении полувекового периода наблюдений, дополняя картину многолетнего развития фитопланктона [Минеева, 2004, 2016 (Mineeva, 2004, 2016)]. Резкий подъем  $\Sigma\text{Хл}$ , стимулом для которого послужили условия аномально жаркого 2010 г., отмечен в 2011–2014 гг. при абсолютном (64–75% общей выборки) преобладании величин, свойственных эвтрофным и высоко эвтрофным водам. В многоводные 2015–2019 гг., при прохладной погоде и высоком уровне водохранилища частотное распределение  $\Sigma\text{Хл}$  изменилась. В целом стали преобладать более низкие концентрации пигмента, характерные для вод мезотрофного типа (40% общего числа наблюдений). При этом вторую позицию в близкой пропорции занимали величины, отражающие как олиготрофное (19.6%), так и умеренно эвтрофное и эвтрофное состояние (16.2 и 17.3%). В 2016–2019 гг. превалировали показатели мезотрофных вод (от 37 до 49%), второе место в 2016 и 2017 гг. занимали показатели олиготрофных вод (30 и 21%). В 2015 и 2018 гг. на графиках выделился второй столбец, соответствующий показателям эвтрофной категории (43 и 22%), а в 2019 г. выросла доля умеренно эвтрофных величин (рис. 10).



**Рис. 10.** Частота встречаемости концентраций  $\Sigma\text{Хл}$  в Рыбинском водохранилище в годы исследования (% общего числа наблюдений  $n$ ).

**Fig. 10.** Occurrence rate of  $\Sigma\text{Chl}$  concentrations in the Rybinsk reservoir in study years (% of the total observation number  $n$ ).

Средние за вегетационный сезон концентрации хлорофилла в 2015–2019 гг. составили соответственно  $14.8 \pm 1.0$ ,  $13.0 \pm 1.3$ ,  $7.8 \pm 0.6$ ,  $13.6 \pm 1.6$  и  $11.9 \pm 1.0$  мкг/л. Таким образом, трофический статус водохранилища в четырех из

пяти случаев характеризуется как умеренно эвтрофный, а в 2017 г. – как мезотрофный.

Полученные данные соответствуют заключению о циклическом характере многолетней динамики фитопланктона Рыбинского водохранилища, связанной с гидроклиматиче-

скими особенностями лет наблюдения и условиями водности [Минеева, 2004 (Mineeva, 2004); Пырина и др., 2006 (Pyrina et al., 2006); Mineeva, Litvinov, 1998]. Хлорофилл как физиологический показатель отражает изменения внешней среды, реагируя на них быстрее, чем биомасса или видовой состав фитопланктона. В годы наблюдения, которые были многоводными и в основном характеризовались прохладной погодой, содержание хлорофилла снижалось по сравнению с предшествующим периодом. Трофический статус водохранилища менялся от умеренно эвтрофного до мезо-

трофного. Межгодовые вариации хлорофилла в зависимости от гидроклиматических условий выявлены для водоемов разных регионов. В высоко эвтрофном оз. Неро они не выходят за пределы гипертрофной категории [Babanzarova, Lyashenko, 2007]. В Псковско-Чудском озере в разные годы наблюдаются величины, присущие разным трофическим типам [Kangur et al., 2002]. В озере Лаго-Маджоре отмечено значительное снижение хлорофилла в аномально холодном 1984 г. и увеличение до прежнего уровня в последующие теплые года [Ruggiu et al., 1998].

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В период исследования 2015–2019 гг. содержание хлорофилла *a* в планктоне Рыбинского водохранилища, как и в предыдущие годы, изменялось в широких пределах. Наибольшей частотой встречаемости (73.6% общей выборки) характеризовался диапазон концентраций от 10 до 30 мкг/л. Суммарное содержание хлорофилла связано с развитием водорослей трех основных отделов фитопланктона. В 2015 и 2018 гг., оно в основном определялось количеством Хл<sub>С<sub>у</sub>ан</sub>, в 2016, 2017 и 2019 гг. доминирующее влияние переходило к Хл<sub>Вас</sub>, а в 2017–2019 гг. ощутимой была также роль Хл<sub>С<sub>л</sub></sub>. Концентрация хлорофилла в отдельных слоях водной толщи изменялась сопряжено. При обширной открытой акватории Рыбинского водохранилища, небольших глубинах и частом ветроволновом перемешивании, способствующем гомотермии, распределение Хл<sub>Вас</sub> в столбе воды, было преимущественно равномерным, а содержание Хл<sub>С<sub>у</sub>ан</sub>, как правило, снижалось с глубиной. При сме-

шанном таксономическом составе фитопланктона Хл<sub>Вас</sub> и Хл<sub>С<sub>у</sub>ан</sub> вносили сопоставимый вклад в суммарный фонд хлорофилла в 2015–2017 и 2019 гг., в 2018 г. отмечено абсолютное преобладание Хл<sub>С<sub>у</sub>ан</sub> (>80%). В 2019 г. возрастала роль зеленых водорослей. Сезонная динамика хлорофилла, отражающая динамику биомассы фитопланктона, характеризуется двумя–тремя подъемами, лишь в 2018 г. За счет Хл<sub>С<sub>у</sub>ан</sub> доминирует летний максимум. Рост содержания хлорофилла, отмеченный после аномально жаркого лета 2010 г., в условиях прохладного многоводного периода наблюдения сменился снижением, отмеченным для максимальных, средних и наиболее часто встречаемых величин. Трофический статус водохранилища менялся от умеренно эвтрофного до мезотрофного. Полученные данные дополняют сведения о циклическом характере многолетней динамики фитопланктона Рыбинского водохранилища, связанной с гидроклиматическими условиями и водностью.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне признательны Т.П. Зайкиной за сбор полевого материала.

Работа выполнена в рамках государственного задания АААА-А18-118012690096-1.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буторин Н.В., Литвинов А.С., Фомичев И.Ф., Поддубный С.А. Горизонтальная циркуляция воды в Рыбинском водохранилище и возможные ее изменения при переброске стока // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л.: Наука. 1982. С. 150–167.
- Гольд В.М., Гаевский Н.А. Шатров И.Ю., Попельницкий В.А., Рыбцов С.А. Опыт использования флуоресценции для дифференциальной оценки содержания хлорофилла *a* у планктонных водорослей // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22. № 3. С. 80–85.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2015 год. М.: Росгидромет. 2016. 68 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2016 год. М.: Росгидромет. 2017. 70 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2017 год. М.: Росгидромет. 2018. 69 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2018 год. М.: Росгидромет. 2019. 79 с.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2019 год. М.: Росгидромет. 2020. 97 с.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Дом печати. 2015. 284 с.
- Минеева Н.М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука. 2004. 158 с.
- Минеева Н.М. Сезонная и межгодовая динамика хлорофилла в планктоне Рыбинского водохранилища по данным флуоресцентной диагностики // Систематика, морфология и экология водных растений. Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, вып. 76 (78). Ярославль: Филигрань. 2016. С. 75–93.

- Минеева Н.М., Мухутдинов В.Ф. Сравнительная оценка содержания хлорофилла в водохранилищах Верхней Волги по данным спектрофотометрического и флуоресцентного методов // *Вода: химия и экология*. 2017. № 4. С. 3–9.
- Пырина И.Л., Литвинов А.С., Кучай Л.А., Рошупко В.Ф., Соколова Е.Н.. Многолетние изменения первичной продукции фитопланктона в Рыбинском водохранилище в связи с действием климатических факторов // *Состояние и проблемы продукционной гидробиологии*. М.: КМК. 2006. С. 38–46.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь / Ред. Б.С. Кузин. Л.: Наука. 1972. 364 с.
- Сигарева Л.Е., Пырина И.Л., Тимофеева Н.А. Межгодовая динамика хлорофилла в воде и донных отложениях Рыбинского водохранилища // *Систематика, морфология и экология водных растений*. Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, вып. 76 (78). Ярославль: Филигрань. 2016. С. 119–130.
- Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века / Ред. В.И. Лазарева. М.: РАН. 2018. 456 с.
- Трифонов И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л.: Наука. 1990. 184 с.
- Фитопланктон Волги. Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища / Ред. В.Н. Паутова и Г.С. Розенберг. Тольятти: Самарский науч. центр РАН. 1999. 264 с.
- Экологические проблемы Верхней Волги. / Ред. А.И. Копылов. Ярославль: ЯГТУ. 2001. 427 с.
- Babanazarova O.V., Lyashenko O.A. Inferring long-term changes in the physical-chemical environment of the shallow, enriched Lake Nero from statistical and functional analyses of its phytoplankton // *J. Plankton Research*. 2007. Vol. 29. № 9. P. 747–756. DOI: 10.1093/plankt/fbm055.
- Canfield D.E., Bachmann R.W., Hoyer M.V. Long-term chlorophyll trends in Florida lakes // *J. Aquat. Plant Manage.* 2018. Vol. 56. P. 47–56.
- Chen Y., Qin B., Teubner K., Dokulil M.T. Long-term dynamics of phytoplankton assemblages: *Microcystis* domination in Lake Taihu, a large shallow lake in China // *J. Plankton Research*. 2003. Vol. 25. № 1. P. 445–453.
- Gao N., Ma Y., Zhao M., Zhang L., Zhan H., Cai S., He Q. Quantile Analysis of Long-Term Trends of Near-Surface Chlorophyll-a in the Pearl River Plume // *Water*. 2020. Vol. 12. 1662. DOI:10.3390/w12061662.
- Kangur K., Milius A., Mls T., Laugaste R., Haberman J. Lake Peipsi: Changes in nutrient elements and plankton communities in the last decade // *Aquatic Ecosystem Health & Management*. 2002. Vol. 5. № 3. P. 363–377. DOI: 10.1080/14634980290001913
- Lamont T., Barlow R.G., Brewin R.J.W. Long-Term Trends in Phytoplankton Chlorophyll a and Size Structure in the Benguela Upwelling System // *JGR Oceans*. 2019. Vol. 124. № 2. P. 1170–1195. DOI:10.1029/2018JC014334.
- Mineeva N.M., Litvinov A.S. Long-term variation of chlorophyll content in Rybinsk reservoir (Russia) in relation to its hydrological regime // *Management of Lakes and Reservoirs During Global Climate Change*. Dordrecht, Boston, L.: Kluwer Academic Publisher, 1998. P. 159–183.
- Moreno-Ostos E., Cruz-Pizarro L., Basanta A., George D.G. The spatial distribution of different phytoplankton functional groups in a Mediterranean reservoir // *Aquat. Ecol.* 2008. Vol. 42. P. 115–128.
- Reynolds C.S. *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge: University Press. 2006. 536 p.
- Ruggiu D., Morabito G., Panzani P., Pugnetti A. Trends and relations among basic phytoplankton characteristics in the course of the longterm oligotrophication of Lake Maggiore (Italy) // *Hydrobiologia*. 1998. Vol. 369/370. P.243–257.
- SCOR-UNESCO Working Group 17. Determination of photosynthetic pigments // *Determination of photosynthetic pigments in sea water*. Monographs on oceanographic methodology. Montreux: UNESCO. 1966. P. 9–18.

## REFERENCES

- Babanazarova O.V., Lyashenko O.A. Inferring long-term changes in the physical-chemical environment of the shallow, enriched Lake Nero from statistical and functional analyses of its phytoplankton. *J. Plankton Research*, 2007, vol. 29, no 9, pp. 747–756. doi: 10.1093/plankt/fbm055.
- Butorin N.V., Litvinov A.S., Fomichev I.F., Poddubny S.A. Gorizontaln'naya tsirkulyatsiya vody v Rybinskom vodokhranilishche i vozmozhnyye yeye izmeneniya pri perebroske stoka [Horizontal circulation of water in the Rybinsk reservoir and its possible changes during the transfer of runoff]. *Ekologicheskiye issledovaniya vodoyemov Volgo-Baltiyskoy i Severo-Dvinskoy vodnykh sistem*. L.: Nauka, 1982, pp. 150–167. (In Russian)
- Canfield D.E., Bachmann R.W., Hoyer M.V. Long-term chlorophyll trends in Florida lakes. *J. Aquat. Plant Manage.* 2018, vol. 56, pp. 47–56.
- Chen Y., Qin B., Teubner K., Dokulil M.T. Long-term dynamics of phytoplankton assemblages: *Microcystis* domination in Lake Taihu, a large shallow lake in China. *J. Plankton Research*, 2003, vol. 25, no. 1, pp. 445–453.
- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiyskoy Federatsii za 2015 god.* [A Report on Climate Features on the Territory of the Russian Federation in 2015] M.: Rosgidromet, 2016, 68 p. (In Russian)
- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiyskoy Federatsii za 2015 god.* [A Report on Climate Features on the Territory of the Russian Federation in 2016] M.: Rosgidromet, 2017, 70 p. (In Russian)
- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiyskoy Federatsii za 2015 god.* [A Report on Climate Features on the Territory of the Russian Federation in 2017]. M.: Rosgidromet, 2018, 69 p. (In Russian)
- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiyskoy Federatsii za 2015 god.* [A Report on Climate Features on the Territory of the Russian Federation in 2018] M.: Rosgidromet, 2019, 79 p. (In Russian)
- Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiyskoy Federatsii za 2015 god.* [A Report on Climate Features on the Territory of the Russian Federation in 2019], M.: Rosgidromet, 2020, 97 p. (In Russian)

- Ekologicheskie problemy Verhney Volgi* [Ecological Problems of the Upper Volga]. Yaroslavl: YaGTU, 2001, 427 p. (In Russian)
- Fitoplankton Volgi. Ekologiya fitoplanktona Rybinskogo vodohranilisha* [Phytoplankton of the Volga River. Ecology of Phytoplankton in the Rybinsk Reservoir]. Tolyatti: Samarskiy nauch. tsentr RAN, 1999, 264 p. (In Russian)
- Gao N., Ma Y., Zhao M., Zhang L., Zhan H., Cai S., He Q. Quantile Analysis of Long-Term Trends of Near-Surface Chlorophyll-a in the Pearl River Plume. *Water*, 2020, vol. 12, p. 1662. doi: 10.3390/w12061662
- Gol'd V.M., Gaevskiy N.A. Shatrov I.Yu., Popel'nitskiy V.A., Rybtsov S.A. Opyit ispolzovaniya fluorestsentsii dlya differentsialnoy otsenki soderzhaniya khlorofilla a u planktonnykh vodorosley [Experience of using fluorescence for differential evaluation of chlorophyll contents in a planktonic algae]. *Hydrobiol. J.*, 1986, vol. 22, no. 3, pp. 80–85. (In Russian)
- Kangur K., Milius A., Mls T., Laugaste R., Haberman J. Lake Peipsi: Changes in nutrient elements and plankton communities in the last decade. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 2002, vol. 5, no. 3, pp. 363–377. doi: 10.1080/14634980290001913
- Korneva L.G. *Fitoplankton vodohranilish basseyne Volgi* [Phytoplankton of Volga River Basin Reservoirs]. Kostroma: Dom pechati, 2015, 284 p. (In Russian)
- Lamont T., Barlow R.G., Brewin R.J.W. Long-Term Trends in Phytoplankton Chlorophyll a and Size Structure in the Benguela Upwelling System. *JGR Oceans*, 2019, vol. 124, no. 2, pp. 1170–1195. doi: 10.1029/2018JC014334
- Mineeva N.M. *Rastitelnyye pigmenty v vode volzhskikh vodohranilish* [Plant Pigments in the Waters of the Volga River Reservoirs]. M.: Nauka, 2004, 158 p. (In Russian)
- Mineeva N.M. Sezonnaya i mezhgodovaya dinamika khlorofilla v planktone Rybinskogo vodokhranilishcha po dannym fluorestsentnoy diagnostiki. [Seasonal and interannual dynamics of chlorophyll in plankton of the Rybinsk Reservoir according to the data of fluorescent diagnostics]. *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*, 2016, iss. 76 (78), pp. 75–93. (In Russian)
- Mineeva N.M., Litvinov A.S. Long-term variation of chlorophyll content in Rybinsk reservoir (Russia) in relation to its hydrological regime. *Management of Lakes and Reservoirs During Global Climate Change*. Dordrecht, Boston, L.: Kluwer Academic Publisher, 1998, pp. 159–183.
- Mineeva N.M., Muhutdinov V.F. Sravnitel'naya otsenka soderzhaniya hlorofilla v vodohranilishchah Verhney Volgi po dannym spektrofotometricheskogo i fluorestsentnogo metodov [Comparative evaluation of chlorophyll content in the Upper Volga reservoirs according to spectrophotometric and fluorescent methods]. *Voda: Himiya i Ekologiya*, 2017, no. 4, pp. 3–9. (In Russian)
- Moreno-Ostos E., Cruz-Pizarro L., Basanta A., George D.G. The spatial distribution of different phytoplankton functional groups in a Mediterranean reservoir. *Aquat. Ecol.*, 2008, vol. 42, pp. 115–128.
- Pyrina I.L., Litvinov A.S., Kuchay L.A., Roshchupko V.F., Sokolova E.N. Mnogoletnie izmeneniya pervichnoy produktzii fitoplanktona v Rybinskom vodohranilishche v svyazi s deystviem klimaticheskikh faktorov [Long-term changes of phytoplankton primary production in the Rybinsk reservoir due to the influence of climatic factors]. *Sostoyaniye i problemy produkcionnoy gidrobiologii*. M.: KMK, 2006, pp. 38–46. (In Russian)
- Reynolds C.S. *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge: University Press, 2006, 536 p.
- Ruggiu D., Morabito G., Panzani P., Pugnetti A. Trends and relations among basic phytoplankton characteristics in the course of the longterm oligotrophication of Lake Maggiore (Italy). *Hydrobiologia*, 1998, vol. 369/370, pp. 243–257.
- Rybinskoe vodohranilishche i ego zhizn*. [Rybinsk Reservoir and its life]. L.: Nauka, 1972, 364 p. (In Russian)
- SCOR-UNESCO Working Group 17. Determination of photosynthetic pigments. *Monographs on oceanographic methodology*. Montreux: UNESCO, 1966, pp. 9–18.
- Sigareva L.E., Pyrina I.L., Timofeeva N.A. Mezhhodovaya dinamika hlorofilla v vode i donnykh otlozheniyah Rybinskogo vodohranilishcha [Interannual chlorophyll dynamics in the water and sediments of the Rybinsk reservoir]. *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*. 2016, iss. 76(78), pp. 119–130. (In Russian)
- Struktura i funktsionirovaniye ekosistemy Rybinskogo vodokhranilishcha v nachale XXI veka* [Structure and Functioning of the Ecosystem in the Rybinsk Reservoir at the Beginning of the 21st Century]. M.: RAN, 2018, 456 p. (In Russian)
- Trifonova I.S. *Ekologiya i suksessiya ozernogo fitoplanktona* [Ecology and Succession of Lacustrine Phytoplankton]. L.: Nauka, 1990, 184 p. (In Russian)

## SEASONAL AND INTERANNUAL DYNAMICS OF CHLOROPHYLL IN PLANKTON OF THE RYBINSK RESERVOIR (2015–2019)

**N. M. Mineeva, I. V. Semadeny**

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS,  
152742 Borok, Russia, e-mail: mineeva@ibiw.ru*

New data on chlorophyll content at standard stations in the Rybinsk reservoir, that continue series of long-term observations, were obtained in May–October 2015–2019. A fluorescent method is used in this study which makes it possible to determine the total amount of chlorophyll ( $\Sigma\text{Chl}$ ) by its content in cyanoprokaryotes, diatoms, and green algae ( $\text{Chl}_{\text{Cyan}}$ ,  $\text{Chl}_{\text{Bac}}$ ,  $\text{Chl}_{\text{Chl}}$ , respectively). These taxa are the main contributors to  $\Sigma\text{Chl}$  which show interannual and seasonal variation. In different years, the average content of  $\text{Chl}_{\text{Bac}}$  makes 2.4–6.6  $\mu\text{g/L}$  or 24–50% of the  $\Sigma\text{Chl}$  pool,  $\text{Chl}_{\text{Cyan}}$  – 3.1–10.9  $\mu\text{g/L}$  (50–70%),  $\text{Chl}_{\text{Chl}}$  – 0.3–1.2  $\mu\text{g/L}$  (3–12%). The distribution of  $\text{Chl}_{\text{Bac}}$  in the water column is generally uniform while the amount of  $\text{Chl}_{\text{Cyan}}$  decreases with depth. With the average  $\Sigma\text{Chl}$  content for the growing season  $14.8 \pm 1.0$ ,  $13.0 \pm 1.3$ ,  $7.8 \pm 0.6$ ,  $13.6 \pm 1.6$ , and  $11.9 \pm 1.0$   $\mu\text{g/L}$  in 2015–2019, the trophic status of the reservoir varied from moderately eutrophic to mesotrophic.

*Keywords:* chlorophyll, phytoplankton, fluorescent method, Rybinsk reservoir

## Водные беспозвоночные

УДК 574.5:574.4

### ПОТЕНЦИАЛ УТИЛИЗАЦИИ АЛЛОХТОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ АМФИПОДАМИ *GAMMARUS KOREANUS* UÉNO

М. В. Астахов<sup>1</sup>, А. В. Скрипцова<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, 690022 Владивосток, пр. 100-летия Владивостоку, 159, e-mail: mvastakhov@mail.ru

<sup>2</sup>Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, 690041 Владивосток, ул. Пальчевского, 17

Поступила в редакцию 5.09.2020

В изолирующем эксперименте по вынужденному питанию только членистоногими наземного происхождения определяли потенциал их потребления амфиподами из безрыбного водотока. Результаты подобных работ предполагается использовать для количественной оценки уровня возможных потерь аллохтонного вещества и энергии для сообществ реципиентных водных объектов вследствие кормовой активности консументов, населяющих их притоки. Оценки такого рода могут быть актуальны при формировании заключений об обеспеченности пищей молоди лососевых рыб из реципиентных акваторий.

**Ключевые слова:** аллохтонное вещество и энергия, кормовая база рыб, амфиподы.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-28-40

#### ВВЕДЕНИЕ

Ключевым фактором функционирования сообществ малых водотоков, затененных пологом прибрежных растений, является поступление органики наземного происхождения [Алимов и др., 2013 (Alimov et al., 2013); Minshall, 1967]. Среди аллохтонных поступлений с суши первостепенное значение имеет растительный опад, который перерабатывают гидробионты-деструкторы [Vannote et al., 1980; Bovill et al., 2020]. Для гидробионтов верхнего трофического уровня выгодно потребление наземных гетеротрофов [Astakhov, 2016]. Поэтому в теплый период года беспозвоночные наземного происхождения (прежде всего, членистоногие), падающие с растений, нависающих над водотоками, могут составлять основу питания хищных рыб [Lotrich, 1973; Nakano, Murakami, 2001]. Благодаря дрейфу сухопутных беспозвоночных, попадающих в безрыбные верховья и притоки, возрастает продуктивность сообществ реципиентных водных объектов [Wipfli, Gregovich, 2002; Richardson, Moore, 2010], в том числе нерестовых рек и озер. Естественно, часть биомассы дрейфующих наземных организмов утилизируется непосредственно в пределах проточных экосистем, в которые они поступили с суши. В безрыбных ручьях их охотно поедают

хищные и всеядные беспозвоночные. Такую кормовую активность этих резидентных консументов мы рассматриваем как фактор ограничения объемов аллохтонных поступлений в принимающие водные объекты. Иначе говоря, как барьер на пути переноса аллохтонного вещества и энергии в форме удобной для непосредственного потребления, например, молодь лососевых рыб. С этой позиции становится актуальной разработка подходов к оценке потенциального уровня соответствующих кормовых потерь для консументов из реципиентных акваторий.

Цель настоящего исследования – экспериментальная проверка одного из таких подходов. Подход основан на допущении, что при питании исключительно членистоногими консумент способен утилизировать только определенную (предельную) долю их биомассы. В качестве фактора ограничения переноса вещества и энергии наземного происхождения здесь рассмотрен потенциал утилизации наземных членистоногих бокоплавами (Amphipoda) – всеядными гидробионтами, которые, как правило, доминируют в малых безрыбных водотоках горных и предгорных районов.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проводили летом 2015 г. В ручье Японском – небольшом лесном водотоке бассейна Японского моря, впадающем в бухту Киевка на юге Дальнего Востока России (42°49'с.ш., 133°41'в.д.). Выбор этого ручья в качестве модельного обусловлен прежде всего тем, что он впадает в море, а не в другую

пресноводную акваторию. Благодаря изолирующему эффекту морской среды, хищнический потенциал животных данной проточной системы ограничен ее пределами, а проникновение сюда пресноводных хищников извне маловероятно. Эти обстоятельства могут способствовать повышению степени контроли-



руемости работ, если в дальнейшем будет запланировано проведение экспериментов непосредственно в ручье. Водосборный бассейн ручья граничит со сходными с ним по своей морфологии и характеру растительности водосборными бассейнами притоков пресноводных объектов, используемых рыбами для нереста или нагула. Это максимизирует адекватность возможной экстраполяции наших результатов на процессы, происходящие в таких водотоках. Наконец, ручей протекает в густо заросшей, не посещаемой людьми местности, что исключает вероятность антропогенных помех в ходе проведения исследования.

Дно ручья преимущественно каменистое, в эрозионных ямах и перед впадением в море возрастает доля песчаного грунта. На берегах ручья произрастает ольха волосистая (*Alnus hirsuta*), ясень носолистный (*Fraxinus rhynchophylla*), клены мелколистный и ложнозибольдов (*Acer mono* и *A. pseudosieboldianum*), чубушник тонколистный (*Philadelphus tenuifolius*), бересклет Максимовича (*Euonymus maximowiczianus*), осока ухвертка (*Carex forficula*), прутьевик вырезной (*Plectranthus excisus*), колючестебельник Тунберга (*Truellum thunbergii*), волжанка двудомная (*Aruncus dioicus*), астильба китайская (*Astilbe chinensis*), лабазник дланевидный (*Filipendula palmata*), калужница лесная (*Caltha silvestris*) и кочедыжник красноногий (*Athyrium rubripes*). В теплое время года затененность русла растительностью может достигать 100%. Питание ручья смешанное, с преобладанием дождевого, поэтому постоянного истока у этого водотока нет; в межень его общая протяженность редко превышает 900 м. В ручье отсутствует рыбное население. Среди представителей макрозообентоса ведущими потребителями аллохтонных организмов является доминирующая здесь амфипода *Gammarus koreanus* Uéno (Gammaridae), а также планария *Phagocata?* sp. (Planariidae).

В рамках настоящего исследования перед началом учета аллохтонных поступлений провели оценку количественного развития популяции *G. koreanus*. Для этого в нижней трети водотока было заложено пять бентосных станций, характеризовавшихся разным гранулометрическим составом наносов и отстоявших друг от друга не менее чем на 50 м. При сборе материала ширина ручья на станциях варьировала в пределах 0.6–1.0 м, глубина составляла 0.05–0.17 м, а скорость течения достигала 0.1–0.3 м/с. Пробы получали путем смыва с мелких (0.1–0.2 м) валунов. Во избежание потери беспозвоночных при извлечении валунов, к каж-

дому из них, против течения, осторожно подносили сачок-промывалку. Валун (вместе с подстилавшим его грунтом) перемещали в сачок и переносили в ведро с водой, где тщательно обмывали. Затем, с целью определения площади проекции валуна весовым методом [Жадин, 1940 (Zhadin, 1940)], камень обрисовывали на бумаге, сохраняя положение, в котором он лежал на дне. Оставшуюся в ведре фракцию взмучивали и процеживали через сачок-промывалку. На каждой станции отбирали 5–10 валунов [Богатов, 1994 (Bogatov, 1994)]. Первичные результаты определения численности и сырой биомассы животных пересчитывали на площадь 1 м<sup>2</sup>.

Учет аллохтонных поступлений проводили в верхней части обследованного участка (10 суточных серий: 19–24.07 и 9–14.08). Для сбора наземных беспозвоночных, падавших в ручей с прибрежных растений, использовали прозрачные панельные ловушки, случайным образом располагавшиеся над поверхностью водотока. В каждую ловушку (глубина 12 см, площадь 0.073 м<sup>2</sup>) наливали воду из ручья слоем в 1.5 см и добавляли ~5 мл неароматизированного жидкого мыла (с целью уменьшения силы поверхностного натяжения и предотвращения потерь пойманных животных). Одновременно экспонировали 14 ловушек, таким образом, облавливаемая площадь в сумме составляла 1 м<sup>2</sup>. Беспозвоночных, попадавших в ловушки ночью, собирали после восхода солнца, а пойманных днем – на закате.

После определения иерархической структуры уловов первых 5-ти суточных серий, приступили к двухэтапному экспериментальному исследованию потенциального уровня утилизации наземных организмов амфиподами. В 6 склянок диаметром 11 см каждая, слоем около 3 см наливали воду из ручья и помещали взрослых самцов *G. koreanus* ( $L = 13\text{--}16$  мм). На I этапе (индивидуальное потребление, продолжительность 14 сут) в каждую склянку помещали по одному *G. koreanus*, а на II этапе (групповое потребление, продолжительность 5 сут) – по два. Поскольку в ловушечных сборах (см. таблицу) по численности доминировали Diptera – двукрылые насекомые (в том числе Muscomorpha) и Hymenoptera – перепончатокрылые насекомые (в том числе Formicoidea), то в качестве модельных жертв были избраны одноразмерные ( $L = 8\text{--}9$  мм) комнатные мухи *Musca domestica* (Muscidae) и муравьи-древоточцы *Camponotus* sp. (Formicidae). В половину склянок закладывали по 3 живые особи одного типа жертв, в другую половину – по 3 живые

особи второго. В сухом выражении начальная биомасса каждой закладки жертв типа “двукрылые” составляла ~16.6 мг, а жертв типа “перепончатокрылые” ~22.9 мг. Ожидалось, что при вынужденном питании только одним видом корма амфиподы смогут утилизировать максимально возможное его количество. Соответствующий уровень потребления предполагалось определять как разницу между начальной биомассой жертв данного типа и массой их остатков по завершению эксперимента. Слянки устанавливали в ручей – с целью поддержания естественного температурного режима [Тиунова и др., 2003 (Tiunova et al., 2003)]. В даты проведения эксперимента температура воды в ручье варьировала в узком диапазоне (16.9–17.2°C). Газообмен осуществлялся диффузно (благодаря малой глубине и сравнительно большой площади поверхности воды в склянках). Для предотвращения попадания посторонних объектов в экспериментальные емкости, последние были затянуты мелкоячеистой капроновой сеткой. По завершению этапов эксперимента амфипод и остатки их жертв извлекали для дальнейшей обработки.

Фиксацию полученного материала не проводили. Материал из панельных ловушек промывали водой, подсушивали на воздухе и после таксономической идентификации помещали в сушильный шкаф, где при темпе-

ратуре 90°C пробы достигали постоянной массы. Сухой вес материала экспериментального исследования устанавливали аналогично. Концентрацию углерода в сухом веществе оценивали методом бихроматного окисления в модификации А.П. Остапени [Методы..., 1968 (Metody..., 1968)]. Содержание азота и фосфора определяли путем разложения органического составляющего сухого вещества серной и хлорной кислотами с последующим определением концентраций аммония и ортофосфата коллометрическими методами [Пропп и др., 1979 (Propp et al., 1979)].

За интенсивность утилизации жертв принимали интенсивность потребления пищи одной амфиподой. Поэтому в случаях питания двух амфипод (групповое потребление) результаты расчетов делили на два. Расчеты проводили по равенству [Agatz, Brown, 2014]: *интенсивность питания = потребленная масса пищи / (масса консумента(ов) × количество экспериментальных суток)*.

Построение диаграмм осуществляли средствами табличного процессора Microsoft Excel 2003 и ППП STATISTICA 10 StatSoft Inc. При статистических вычислениях (двусторонний точный критерий Фишера и тест Манна–Уитни) уровень значимости  $\alpha$  был принят равным 0.05. Средние значения приведены в виде  $M \pm SD$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Как и ожидалось, в пробах с бентосных станций доминировали амфиподы, которые от общего количества учтенных гидробионтов составили 86.3% ( $5.4 \pm 3.1$  тыс. экз./м<sup>2</sup>). На втором месте по представленности в пробах (13.4%,  $0.84 \pm 0.4$  тыс. экз./м<sup>2</sup>) оказались личинки амфибиотических насекомых, а именно поденок родов *Ecdyonurus*, *Cinygmula*, *Epeorus* и *Baetis*, ручейников родов *Lepidostoma*, *Neophylax*, *Rhyacophila* и *Glossosomatidae* sp., двукрылых родов *Hexatoma*, *Dicranota*, *Scleroprocta*, *Pedicia* и подсемейств Chironominae и Diamesinae, веснянок *Nemoura* sp. и Cloroperlidae sp., а также жуков семейства Elmidae. Из прочих водных животных в бентосных пробах были отмечены планарии *Phagocata?* sp. (0.22%) и (единично) водяные клещи из семейства Aturidae.

Разумеется, таксономическое разнообразие макробеспозвоночных ручья не исчерпывается представленным списком. Например, ранее здесь в дрифтовых сборах были найдены личинки амфибиотических двукрылых *Suragina* sp. и *Dixa* sp., а также малощетинковые черви и волосатики [Астахов и др. 2014 (Astakhov et al., 2014)]. Вероятно, при органи-

зации специального исследования, охватывающего разные сезоны года, сведения о фауне ручья могут быть существенно дополнены.

Биомасса бентоса на станциях варьировала в диапазоне 25.5–101 г/м<sup>2</sup>; величина средней биомассы *Gammarus koreanus* составила  $52.6 \pm 30.8$  г/м<sup>2</sup>.

На Дальнем Востоке подавляющее доминирование гаммарусов при низкой численности других типичных обитателей кренали для подобных ручьев характерно. Такой тип ручьевых сообществ признан основным в регионе [Chertoprud et al., 2020]. Однако в ручье Японском возможно получение материала с большей долей планарий. Это мнение основано на том, что в условиях затяжной прохладной погоды летом эти животные встречаются здесь довольно часто. Слабая представленность их в пробах настоящего исследования может быть связана со сравнительно высокой ~17°C температурой воды в период работ. Как известно, с повышением температуры воды до 12°C ручьевые планарии начинают мигрировать в более холодноводные верховья [Beauchamp, 1937]. Следовательно, во время наших сборов большинство плана-

рий могло быть распределено выше обследованного участка. Важно и то, что “из-за сложности адекватного отбора” планарий стандартными методами количественного учета бентоса [Reynoldson, 1983] оценка развития популяций этих животных требует применения специальных подходов [Reynoldson, 1966; Young, Reynoldson, 1999]. Данное обстоятельство нужно принимать во внимание при дальнейшем изучении потребления гаммарусами наземных организмов, которых планарии тоже поедают [Reynoldson, 1966; личные наблюдения], а значит, конкурируют с амфиподами в отношении этого источника вещества и энергии.

В панельных ловушках за период исследования были встречены представители 18 групп беспозвоночных. Наибольшее разнообразие на уровне таксонов высшего ранга наблюдалось в августе – 17 групп (см. таблицу), что, вероятно, обусловлено спецификой фенологического развития уценных животных.

Доля (%) от общей численности наземных беспозвоночных в панельных ловушках

Share (%) of the total abundance of terrestrial invertebrates in pan traps

Таксон / Taxon	Месяц / Month	
	Июль / July	Август / August
Hymenoptera	32.5	20.7
Diptera*	27.0	37.3
Coleoptera	7.9	3.6
Homoptera	7.9	3.4
Aranei	7.1	9.8
Lepidoptera	5.6	2.8
Pulmonata	4.8	1.0
Phalangida	2.4	9.1
Heteroptera	1.6	2.1
Neuroptera	<1	<1
Archaeognata	<1	–
Insecta larv. indet	<1	1.8
Litobiomorpha	<1	1.6
Oniscidea	<1	<1
Collembola	–	3.1
Psocoptera	–	<1
Mecoptera	–	<1
Acariformes	–	<1
Mermithida	–	<1

**Примечание.** “\*” – исключая представителей с водной стадией развития, “–” – не обнаружено.

**Note.** “\*” – excluding ones with immature aquatic stage, “–” – not detected.

Вариабельность качественного состава проб возрастала при ясной или малооблачной погоде. Возможно, это связано с тем, что в такую погоду сильнее выражены внутрисуточные флуктуации температуры и влажности

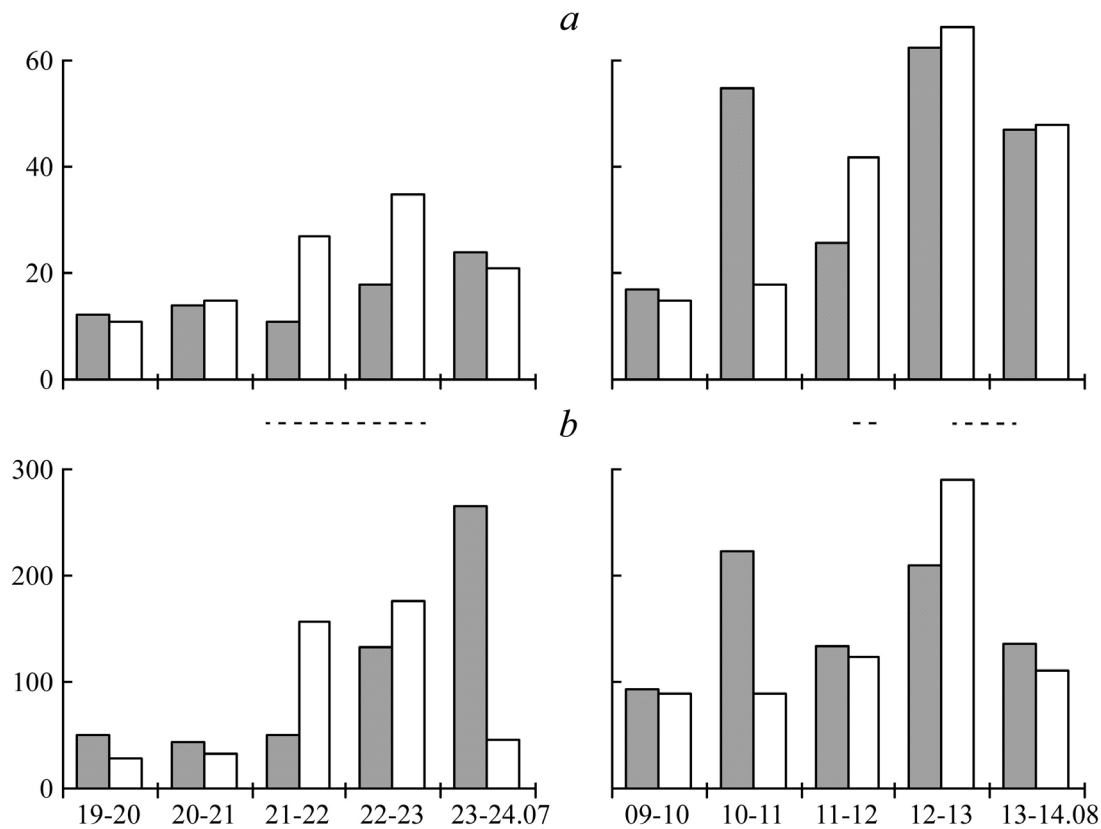
воздуха, а также освещенности – факторов, которые являются главными из влияющих на активность наземных беспозвоночных [Беклемишев, 1934 (Beklemishev, 1934)].

Интересно, что только в отсутствие облачности увеличивалось количество беспозвоночных, попадавших в ловушки в светлое время суток. В пасмурную погоду общее количество пойманных животных было примерно одинаковым и днем, и ночью (рис. 1а). Исключением из этого положения стала суточная серия 10–11.08, когда в темный период, под воздействием холодного ветра, интенсивность аллохтонных поступлений резко возросла и существенно превысила аналогичный дневной показатель. В целом величины поступлений сухого вещества наземных беспозвоночных (рис. 1б) находились в диапазоне опубликованных: 2.4–450 мг/м<sup>2</sup>·сут<sup>-1</sup> [Baxter et al., 2005; Zhang, Richardson, 2011].

Как уже было отмечено в разделе Материалы и методы, по численности в панельных ловушках доминировали Diptera и Hymenoptera (см. таблицу). Модельные жертвы, представлявшие эти две группы насекомых в нашем эксперименте, активно поедались амфиподами. Наблюдения показали, что последние утилизируют не только уже утонувших наземных беспозвоночных, но также хищничают на едва упавших в воду живых, захватывая их с поверхности.

Более охотно *G. koreanus* поедали двукрылых. Причем интенсивность питания этим типом жертв при индивидуальном потреблении была значительно выше, чем при групповом в расчете на одну амфиподу (рис. 2). Это согласуется с известным правилом, что в присутствии других консументов средняя скорость потребления пищи каждой особью понижается [Бигон и др., 1989 (Bigon et al., 1989)]. В то же время показатели интенсивности питания перепончатокрылыми насекомыми при индивидуальном и групповом потреблении фактически не различались (рис. 2).

Любопытно, что уровень индивидуального потребления двукрылых насекомых (в пересчете на начальную биомассу сухого вещества – см. раздел Материалы и методы) мог превышать 93%, а максимум индивидуального потребления перепончатокрылых составил лишь 71% (рис. 3). Проверка нулевой гипотезы о том, что конечный уровень утилизации не зависит от типа жертв, выявила ее несостоятельность (точный критерий Фишера,  $p < 0.001$  – индивидуальное потребление,  $p = 0.012$  – групповое).



**Рис. 1.** Поступления наземных беспозвоночных в ручей Японский: ось абсцисс – даты; ось ординат – интенсивность поступлений (а – по численности (экз./м<sup>2</sup>·сут<sup>-1</sup>), б – по массе сухого вещества (мг/м<sup>2</sup>·сут<sup>-1</sup>)). Темной заливкой выделены ночные результаты. Пунктирными линиями отмечены периоды с преимущественно безоблачной погодой.

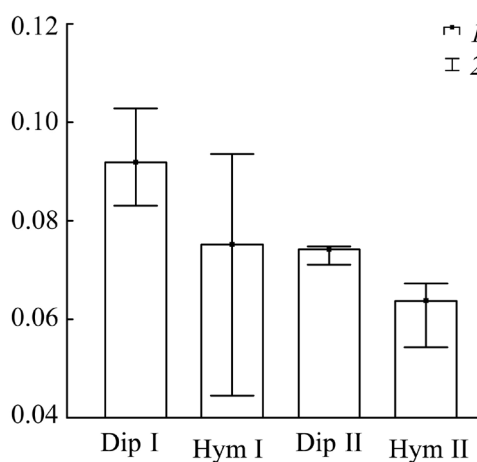
**Fig. 1.** Inputs of terrestrial invertebrates in the Yaponsky Brook: at the x-axis – the dates; at the y-axis – the intensity of inputs (a – in number (ind./m<sup>2</sup>·day<sup>-1</sup>), b – in weight of dry matter (mg/m<sup>2</sup>·day<sup>-1</sup>)). Dark filling highlights the night results. Dotted lines indicate periods with predominantly cloudless weather.

Однако гипотеза о том, что конечный уровень утилизации жертв одного типа не зависит от количества консументов (индивидуальное vs. групповое потребление) оказалась верной ( $p = 0.999$  – двукрылые,  $p = 0.156$  – перепончатокрылые). Эти результаты, вероятно, обусловлены тем, что в силу более прочных покровов тела перепончатокрылых насекомых могут содержать большее количество несъедобных компонентов, нежели тела двукрылых того же размера.

При анализе информации по групповому потреблению перепончатокрылых насекомых мы были вынуждены оперировать двумя фактами каннибализма. Тем не менее, независимо от того, что доли освоенной биомассы конспецификов в разных экспериментальных емкостях заметно различались (78 и 97%), величины потребленной биомассы заложенных туда перепончатокрылых оставались на одном уровне ~70%. Этот же уровень утилизации перепончатокрылых был зафиксирован в отсутствие проявлений каннибализма (рис. 3).

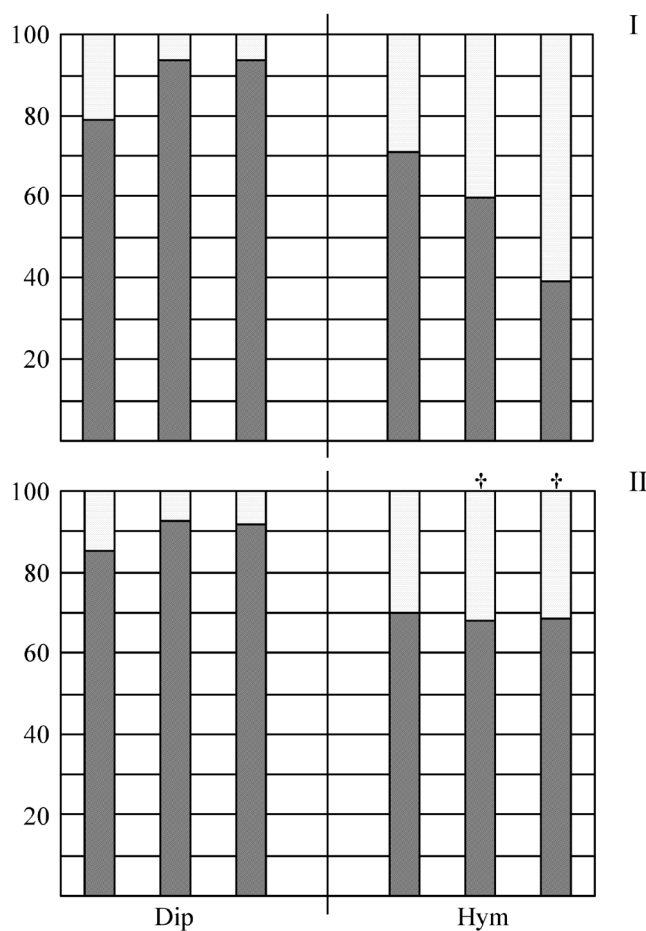
Склонность к поеданию конспецификов гаммарида разных видов проявляют, как известно, при недостатке питания [Богатов, 1994 (Bogatov, 1994); Dick, 1995; Ironside, 2019]. То, что нами каннибализм отмечен исключительно в случаях группового потребления перепончатокрылых, говорит о том, что “лимит утилизации” последних (~70% сухой массы) мог быть исчерпан уже в течение 5 суток (продолжительность II этапа эксперимента), поэтому амфиподы начали голодать.

За тот же срок максимум группового потребления вещества двукрылых достиг 93%. Фактов каннибализма при этом не было, поэтому можно предположить, что такой уровень утилизации не является предельным для случаев использования жертв данного типа. Однако мы допускаем, что при большей продолжительности II этапа каннибализм наблюдался бы и в склянках, куда в качестве объектов потребления были заложены двукрылые насекомые.



**Рис. 2.** Интенсивность утилизации модельных жертв: ось абсцисс – этапы эксперимента (Dip I и Hym I – индивидуальное, Dip II и Hym II – групповое потребление Diptera и Hymenoptera); ось ординат – показатели интенсивности утилизации (потребления пищи); 1 – медиана, 2 – минимум и максимум.

**Fig. 2.** The utilization rates of simulated victims: at the x-axis – the experiment phases (Dip I and Hym I – individual, Dip II and Hym II – group consumption of Diptera and Hymenoptera); at the y-axis – indicators of utilization rate (feeding rate); 1 – median, 2 – minimum and maximum.



**Рис. 3.** Уровень утилизации модельных жертв: I – индивидуальное и II – групповое потребление. По оси абсцисс – тип жертвы (Dip – Diptera, Hym – Hymenoptera), по оси ординат – биомасса жертв в сухом выражении, %. Каждый столбик характеризует отдельную экспериментальную емкость (темной заливкой выделены потребленные доли биомассы жертв; крестиками отмечены случаи каннибализма).

**Fig. 3.** The utilization level of simulated victims: I - individual and II - group consumption. At the x-axis – the type of victim (Dip - Diptera, Hym - Hymenoptera), at the y-axis - biomass of victims referred to dry weight, %. Each column characterizes a separate experimental microcosm (consumed portions of victims' biomass are highlighted with dark filling; cases of cannibalism are marked with crosses).

Фактор времени, несомненно, играет важную роль в достижении максимального уровня утилизации жертв наземного происхождения. В условиях водотоков время доступности сухопутных беспозвоночных для пресноводных хищников и эврифагов, очевидно, определяется скоростью течения потока, а также его живым сечением. Чем выше расход потока, тем быстрее аллохтонные пищевые объекты выносятся за пределы данной лотической экосистемы. Определенное значение может иметь образ жизни гидробионта-потребителя – дневной или ночной, и, соответственно, время суток, когда поступило то или иное количество жертв данного типа. Разумеется, степень “обработки” аллохтонных кормовых объектов разными водными консументами будет зависеть от локальной плотности последних, от их индивидуальных размеров и особенностей строения их ротовых аппаратов.

В случае амфипод важно, что при достаточном количестве такого обычного для них кормового ресурса как листовая опад они могут быть ориентированы прежде всего на потребление объектов животного происхождения, более ценных в пищевом отношении [Chambord et al., 2017]. Данное положение убедительно подтверждено результатами эксперимента Д. Келли с соавторами [Kelly et al., 2002]. В этом эксперименте амфиподам рода *Gammarus* в качестве объектов питания одновременно предлагались животные (личинки поденок) и листья (бук, клен). Однако склонность амфипод к хищничеству значимо не снижалась даже при избытке растительного корма. Значит, сам по себе листовая опад не удовлетворяет пищевые потребности гаммарид полностью. Удовлетворение пищевых потребностей тесно связано с биологической ценностью пищи. Считается [Бигон и др., 1989 (Bigon et al., 1989); Frost, Elser, 2002; Lau et al., 2008], что надежными показателями качества кормового объекта являются молярные соотношения содержащихся в нем биогенных элементов – углерода (C), азота (N) и фосфора (P). Чем ниже соотношения C:N и C:P в пище, тем выше ее ценность. Вследствие большого количества углерода в стенках клеток растений соотношение C:N в растительном материале достигает 20–40, в то время как в животных оно составляет не более 10 [Бигон и др., 1989 (Bigon et al., 1989)]. Даже в листьях ольхи, которые макробеспозвоночными перерабатываются наиболее быстро, среднее соотношение C:N близко к 16. После попадания листьев ольхи в водоток это соотношение около месяца остается неизменным; только через 3.5 мес “конденсирования” вод-

ными бактериями и грибами оно снижается до 11.8–9.2 [Groom, Hildrew, 1989]. Поскольку из литературы известно о наличии обратной связи между величинами молярных соотношений биогенов в пище и интенсивностью ее потребления [Gergs, Rothhaupt, 2008; Agatz, Brown, 2014], мы рассчитали соотношения C:N и C:P для модельных жертв, использовавшихся в нашем эксперименте. Диапазоны соотношений C:N и C:P составили для перепончатокрылых 6.5–6.9 и 167–279, а для двукрылых 6.7–6.8 и 119–257, соответственно. Такое существенное перекрытие указанных диапазонов обусловлено отсутствием значимых различий между концентрациями углерода, азота и фосфора в сухом веществе модельных жертв (тест Манна–Уитни, все  $p > 0.100$ ). Следовательно, факт того, что в нашем эксперименте гаммарусы менее интенсивно поедали перепончатокрылых насекомых скорее связан не с биогенным составом последних, а с их большей (по сравнению с двукрылыми) механической прочностью.

В целом полученные результаты поддерживают гипотезу о том, что на основе экспериментов по вынужденному питанию исключительно членистоногими можно определить предельную долю их биомассы, которую способны утилизировать выбранные консументы. Например, согласно нашим результатам, двум взрослым *G. koreanus* при питании только перепончатокрылыми насекомыми для достижения предела потребления их вещества начальной массой ~22.9 мг (в сухом выражении) было достаточно 5 суток. В грубом приближении такую скорость утилизации можно принять как ориентировочную для группы *G. koreanus* из любого количества особей. Тогда, группа из 10 амфипод способна обработать указанное количество биомассы перепончатокрылых за одни сутки, а группа из 240 амфипод – за один час. В ручье средняя численность особей *G. koreanus* таких размеров как в эксперименте ( $L \geq 13$  мм) составляла порядка 216 экз./м<sup>2</sup>. Однако в потреблении аллохтонных организмов могут принимать участие особи и меньших размеров. Как сообщалось [Бережина, Максимов, 2016 (Berezina, Maximov, 2016)], большинство видов амфипод хищничают по достижении длины 7 мм. В этой связи заметим, что в период проведения исследования особи размером  $\geq 7$  мм в популяции *G. koreanus* ручья Японского преобладали (52.7% от общего). Среднесуточная величина поступлений сухого вещества перепончатокрылых и двукрылых насекомых на 1 м<sup>2</sup> водного зеркала ручья составила в июле  $32.7 \pm 30.2$  и  $16.6 \pm 16.2$  мг/м<sup>2</sup>·сут<sup>-1</sup>, а в августе

42.3±16.9 и 92.8±56.2 мг/м<sup>2</sup>·сут<sup>-1</sup>, соответственно. С учетом сказанного выше следует заключить, что для максимальной утилизации

любого из этих количеств амфиподам с 1 м<sup>2</sup> дна может понадобиться не более чем несколько часов.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Возможное развитие исследований в этом направлении предполагает учет следующих положений (частично уже оговоренных выше):

Хищники и эврифаги безрыбного притока, утилизируя падающих в него наземных беспозвоночных до момента выноса последних в реципиентную акваторию, сокращают объемы поступающих туда аллохтонных источников вещества и энергии. Соответствующую кормовую активность таких резидентных гетеротрофов следует рассматривать как ограничивающий фактор.

Потенциал влияния этого фактора нужно изучать в условиях изолирующих экспериментов по вынужденному питанию модельными жертвами наземного происхождения. Это позволит количественно оценить какую долю тел жертв определенного типа может освоить тот или иной потребитель за данный период доступности. В естественных условиях период доступности кормовых аллохтонных объектов определяется временем нахождения последних в пределах водотока.

Тела аллохтонных беспозвоночных могут на неопределенное время задерживаться в областях малоподвижной воды, однако, при возрастании расхода потока (например, в паводок) происходит вынос непотребленной аллохтонной органики в принимающую акваторию. Значит, постановка экспериментов разной продолжительности будет способствовать

уточнению предельных уровней утилизации модельных жертв данного типа конкретным консументом. В дальнейшем, по величине общей сухой биомассы организмов, подходящих по своей морфологии для объединения в группу жертв данного типа, попавших в водоток за учетный период, можно будет рассчитать совокупную вероятную величину их потребления за время доступности для того или иного консумента. Суммирование соответствующих показателей по жертвам разных типов позволит количественно оценивать степень возможных потерь аллохтонного вещества и энергии для реципиентного сообщества.

На первых порах неточность рассматриваемого подхода может быть высокой, однако вследствие накопления исходных данных уровень ошибок должен снизиться. Это мнение обусловлено широким использованием расчетов рациона и продукции, хотя погрешность при определении этих параметров достигает 50%, а ошибка расчета численности или биомассы может приближаться к 100% и более [Reshetnikov, Tereshchenko, 2017]. Очевидно, что эффективность исследований по оценке результативности предлагаемого подхода будет выше в небольших водотоках с маловидовыми сообществами, где вычлнить воздействие отдельных консументов проще. В будущем накопленная информация может дать возможность обоснованных работ и на более крупных лотических системах.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. Продукционная гидробиология. СПб: Наука, 2013. 342 с.
- Астахов М.В., Хаматова А.Ю., Фененко А.А. и др. Дрифт амфиподы *Gammarus koreanus* Uéno, 1940 в ключе Японском (бухта Киевка Японского моря) // Чтения памяти В.Я. Леванидова, вып. 6. Владивосток: Дальнаука, 2014. С. 59–65.
- Беклемишев В.Н. Суточные миграции беспозвоночных в комплексе наземных биоценозов // Тр. Перм. биол. НИИ при Перм. ун-те. 1934. Т. 6. № 3–4. С. 119–208.
- Березина Н.А., Максимов А.А. Количественные характеристики и пищевые предпочтения бокоплавов (Crustacea: Amphipoda) в восточной части Финского залива Балтийского моря // Журн. СФУ. Биология. 2016. Т. 9, № 4. С. 409–426. DOI: 10.17516/1997-1389-2016-9-4-409-426
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 1. М.: Мир, 1989. 667 с.
- Богатов В.В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1994. 218 с.
- Жадин В.И. Фауна рек и водохранилищ // Тр. ЗИН АН СССР. 1940. Т. 5, вып. 3–4. 992 с.
- Методы определения продукции водных животных / Под ред. Г.Г. Винберга. Минск: Вышэйша школа, 1968. 246 с.
- Пропп Л.Н., Кашенко С.Д., Пропп М.В. Определение основных биогенных элементов // Методы химического анализа в гидробиологических исследованиях. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 63–88.
- Тиунова Т.М., Хлебородов А.С., Тиунов И.М. Некоторые аспекты питания и распределения *Gammarus koreanus* Uéno, 1940 (Crustacea, Amphipoda) в реке Кедровая (Южное Приморье) // Чтения памяти В.Я. Леванидова, вып. 2. Владивосток: Дальнаука, 2003. С. 117–126.
- Agatz A., Brown C.D. Variability in feeding of *Gammarus pulex*: moving towards a more standardised feeding assay // Environ. Sci. Eur. 2014. Vol. 26. № 15. P. 1–9. DOI: 10.1186/s12302-014-0015-4

- Astakhov M.V. The dynamics of terrestrial invertebrate inputs to the food web of a small salmon river // *Contemp. Probl. Ecol.* 2016. Vol. 9. P. 474–480. DOI: 10.1134/S1995425516040028
- Baxter C.V., Fausch K.D., Saunders W.C. Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones // *Freshw. Biol.* 2005. Vol. 50. P. 201–220. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2004.01328.x
- Beauchamp R.S.A. Rate of movement and rheotaxis in *Planaria alpina* // *J. Exp. Biol.* 1937. Vol. 14. P. 104–116.
- Bovill W.D., Downes B.J., Lake P.S. A novel method reveals how channel retentiveness and stocks of detritus (CPOM) vary among streams differing in bed roughness // *Freshw. Biol.* 2020. Vol. 65. P. 1–12. DOI: 10.1111/fwb.13496
- Chambord S., Tackx M., Chauvet E. et al. Two microcrustaceans affect microbial and macroinvertebrate-driven litter breakdown // *Freshw. Biol.* 2017. Vol. 62. P. 530–543. DOI: 10.1111/fwb.12883
- Chertoprud M.V., Chertoprud E.S., Vorob'eva L.V. et al. Macrozoobenthic communities of the piedmont and lowland watercourses of the Lower Amur Region // *Inland Water Biol.* 2020. Vol. 13. № 1. P. 51–61. DOI: 10.1134/S1995082920010046
- Dick J.T. The cannibalistic behaviour of two *Gammarus* species (Crustacea: Amphipoda) // *J. Zool.* 1995. Vol. 236. № 4. P. 697–706. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1995.tb02740.x
- Frost P.C., Elser J.J. Growth responses of littoral mayflies to the phosphorus content of their food // *Ecol. Lett.* 2002. Vol. 5. P. 232–240. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2002.00307.x
- Gergs R., Rothhaupt K.-O. Feeding rates, assimilation efficiencies and growth of two amphipod species on biodeposited material from zebra mussels // *Freshw. Biol.* 2008. Vol. 53. P. 2494–2503. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2008.02077.x
- Groom A., Hildrew A.G. Food quality for detritivores in streams of contrasting pH // *J. Anim. Ecol.* 1989. Vol. 58. P. 863–881. DOI: 10.2307/5129
- Ironside J.E., Dalgleish S.T., Kelly S.J. et al. Sex or food? Effects of starvation, size and diet on sexual cannibalism in the amphipod crustacean *Gammarus zaddachi* // *Aquat. Ecol.* 2019. Vol. 53. P. 1–7. DOI: 10.1007/s10452-018-9668-1
- Kelly D.W., Dick J.T.A., Montgomery W.I. The functional role of *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda): shredders, predators, or both? // *Hydrobiologia.* 2002. Vol. 485. P. 199–203. DOI: 10.1023/A:1021370405349
- Lau D.C.P., Leung K.M.U., Dudgeon D. Experimental dietary manipulations and concurrent use of assimilation-based analyses for elucidation of consumer-resource relationships in tropical streams // *Mar. Freshw. Res.* 2008. Vol. 59. № 11. P. 963–970. DOI: 10.1071/MF07213
- Lotrich V.A. Growth, production, and community composition of fishes inhabiting a first-, second-, and third-order stream of Eastern Kentucky // *Ecol. Monogr.* 1973. Vol. 43. № 3. P. 377–397. DOI: 10.2307/1942347
- Minshall G.W. Role of allochthonous detritus in the trophic structure of a woodland springbrook community // *Ecology.* 1967. Vol. 48. № 1. P. 139–149. DOI: 10.2307/1933425
- Nakano S., Murakami M. Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2001. Vol. 98. № 1. P. 166–170. DOI: 10.1073/pnas.98.1.166
- Reshetnikov Y.S., Tereshchenko V.G. Quantitative level of research in fish ecology and errors associated with it // *Russ. J. Ecol.* 2017. Iss. 48. P. 233–239. DOI: 10.1134/S1067413617030146
- Reynoldson T.B. The distribution and abundance of lake-dwelling triclads – towards a hypothesis // *Adv. Ecol. Res.* 1966. Vol. 3. P. 1–71. DOI: 10.1016/S0065-2504(08)60309-8
- Reynoldson T.B. The population biology of Turbellaria with special reference to the freshwater triclads of the British Isles // *Adv. Ecol. Res.* 1983. Vol. 13. P. 235–326. DOI: 10.1016/S0065-2504(08)60110-5
- Richardson J.S., Moore R.D. Stream and riparian ecology // *Compendium of forest hydrology and geomorphology in British Columbia. Kamloops, B.C. Land Manage. Handb.*, 2010. Vol. 2. P. 441–460.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al. The River Continuum Concept // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1980. Vol. 37. P. 130–137. DOI: 10.1139/f80-017
- Wipfli M.S., Gregovich D.P. Export of invertebrates and detritus from fishless headwater streams in southeastern Alaska: implications for downstream salmonid production // *Freshw. Biol.* 2002. Vol. 47. P. 957–969. DOI: 10.1046/j.1365-2427.2002.00826.x
- Young J.O., Reynoldson T.B. Continuing dispersal of freshwater triclads (Platyhelminthes; Turbellaria) in Britain with particular reference to lakes // *Freshw. Biol.* 1999. Vol. 42. P. 247–262. DOI: 10.1046/j.1365-2427.1999.444488.x
- Zhang Y.X., Richardson J.S. Contrasting effects of cross-ecosystem subsidies and predation on benthic invertebrates in two Pacific coastal streams // *Aquat. Sci.* 2011. Vol. 73. P. 53–62. DOI: 10.1007/s00027-010-0159-2

## REFERENCES

- Agatz A., Brown C.D. Variability in feeding of *Gammarus pulex*: moving towards a more standardised feeding assay. *Environ. Sci. Eur.*, 2014, vol. 26, no. 15, pp. 1–9. doi: 10.1186/s12302-014-0015-4.
- Alimov A.F., Bogatov V.V., Golubkov S.M. Production Hydrobiology. SPb, Nauka, 2013. 342 p. (In Russian)
- Astakhov M.V. The dynamics of terrestrial invertebrate inputs to the food web of a small salmon river. *Contemp. Probl. Ecol.*, 2016, vol. 9, pp. 474–480. doi: 10.1134/S1995425516040028.
- Astakhov M.V., Hamatova A.Yu., Fenenko A.A. et al. Drift of the amphipod *Gammarus koreanus* Uéno, 1940 in the Yaponskiy Brook (Kievka Bay of the Japan Sea). *Chteniya pamyati V.Ya. Levanidova* [Vladimir Ya. Levanidov's biennial memorial meetings]. Vladivostok, Dal'nauka, 2014, no. 6, pp. 59–65. (In Russian)
- Baxter C.V., Fausch K.D., Saunders W.C. Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones. *Freshw. Biol.*, 2005, vol. 50, pp. 201–220. doi: 10.1111/j.1365-2427.2004.01328.x.



- Beauchamp R.S.A. Rate of movement and rheotaxis in *Planaria alpine*. *J. Exp. Biol.*, 1937, vol. 14, pp. 104–116.
- Beklemishev V.N. Diurnal migrations of invertebrates in the complex of terrestrial biocenoses. *Trudy Perm. Biol. NII pri Perm. Univ* [Proc. Perm. Biol. Pes. Inst. at the Perm. Univ], 1934, vol. 6, no. 3–4, pp. 119–208. (In Russian)
- Berezina N.A., Maximov A.A. Abundance and food preferences of amphipods (Crustacea: Amphipoda) in the Eastern Gulf of Finland, Baltic Sea. *J. Siberian Federal University. Biology*, 2016, vol. 9, no. 4, pp. 409–426. doi: 10.17516/1997-1389-2016-9-4-409-426. (In Russian)
- Bigon M., Kharper Dzh., Taunsend K. Ecology. Individuals, Populations and Communities. Moscow, Mir, 1989, vol. 1. 667 p. (In Russian)
- Bogatov V.V. Ecology of River Communities of Russian Far East. Vladivostok, Dal'nauka, 1994. 218 p. (In Russian)
- Bovill W.D., Downes B.J., Lake P.S. A novel method reveals how channel retentiveness and stocks of detritus (CPOM) vary among streams differing in bed roughness. *Freshw. Biol.*, 2020, vol. 65, pp. 1–12. doi: 10.1111/fwb.13496.
- Chambord S., Tackx M., Chauvet E. et al. Two microcrustaceans affect microbial and macroinvertebrate-driven litter breakdown. *Freshw. Biol.*, 2017, vol. 62, pp. 530–543. doi: 10.1111/fwb.12883.
- Chertoprud M.V., Chertoprud E.S., Vorob'eva L.V. et al. Macrozoobenthic communities of the piedmont and lowland watercourses of the Lower Amur Region. *Inland Water Biol.*, 2020, vol. 13, no. 1, pp. 51–61. doi: 10.1134/S1995082920010046.
- Dick J.T. The cannibalistic behaviour of two *Gammarus* species (Crustacea: Amphipoda). *J. Zool.*, 1995, vol. 236, no. 4, pp. 697–706. doi: 10.1111/j.1469-7998.1995.tb02740.x.
- Frost P.C., Elser J.J. Growth responses of littoral mayflies to the phosphorus content of their food. *Ecol. Lett.*, 2002, vol. 5, pp. 232–240. doi: 10.1046/j.1461-0248.2002.00307.x.
- Gergs R., Rothhaupt K.-O. Feeding rates, assimilation efficiencies and growth of two amphipod species on biodeposited material from zebra mussels. *Freshw. Biol.*, 2008, vol. 53, pp. 2494–2503. doi: 10.1111/j.1365-2427.2008.02077.x.
- Groom A., Hildrew A.G. Food quality for detritivores in streams of contrasting pH. *J. Anim. Ecol.*, 1989, vol. 58, pp. 863–881. doi: 10.2307/5129
- Ironside J.E., Dalglish S.T., Kelly S.J. et al. Sex or food? Effects of starvation, size and diet on sexual cannibalism in the amphipod crustacean *Gammarus zaddachi*. *Aquat. Ecol.*, 2019, vol. 53, pp. 1–7. doi: 10.1007/s10452-018-9668-1.
- Kelly D.W., Dick J.T.A., Montgomery W.I. The functional role of *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda): shredders, predators, or both? *Hydrobiologia.*, 2002, vol. 485, pp. 199–203. doi: 10.1023/A:1021370405349.
- Lau D.C.P., Leung K.M.U., Dudgeon D. Experimental dietary manipulations and concurrent use of assimilation-based analyses for elucidation of consumer-resource relationships in tropical streams. *Mar. Freshw. Res.*, 2008, vol. 59, no. 11, pp. 963–970. doi: 10.1071/MF07213.
- Lotrich V.A. Growth, production, and community composition of fishes inhabiting a first-, second-, and third-order stream of Eastern Kentucky. *Ecol. Monogr.*, 1973, vol. 43, no. 3, pp. 377–397. doi: 10.2307/1942347.
- Methods for Determining the Production of Aquatic Animals (ed. G.G. Vinberg). Minsk, Vysheysya Shkola, 1968. 246 p. (In Russian)
- Minshall G.W. Role of allochthonous detritus in the trophic structure of a woodland springbrook community. *Ecology.*, 1967, vol. 48, no. 1, pp. 139–149. doi: 10.2307/1933425.
- Nakano S., Murakami M. Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 2001, vol. 98, no. 1, pp. 166–170. doi: 10.1073/pnas.98.1.166.
- Propp L.N., Kashenko S.D., Propp M.V. Chemical Analysis Methods in Hydrobiological Research. *Opredeleniye osnovnykh biogennykh elementov* [Determination of the main biogenic elements]. Vladivostok, DVNC AN SSSR, 1979, pp. 63–88. (In Russian)
- Reshetnikov Y.S., Tereshchenko V.G. Quantitative level of research in fish ecology and errors associated with it. *Russ. J. Ecol.*, 2017, iss. 48, pp. 233–239. doi: 10.1134/S1067413617030146.
- Reynoldson T.B. The distribution and abundance of lake-dwelling triclads – towards a hypothesis. *Adv. Ecol. Res.*, 1966, vol. 3, pp. 1–71. doi: 10.1016/S0065-2504(08)60309-8.
- Reynoldson T.B. The population biology of Turbellaria with special reference to the freshwater triclads of the British Isles. *Adv. Ecol. Res.*, 1983, vol. 13, pp. 235–326. doi: 10.1016/S0065-2504(08)60110-5.
- Richardson J.S., Moore R.D. Compendium of forest hydrology and geomorphology in British Columbia. *Stream and riparian ecology*. Kamloops, B.C. Land Manage. Handb., 2010, vol. 2, pp. 441–460.
- Tiunova T.M., Khleborodov A.S., Tiunov I.M. Some aspects of feeding and distribution of *Gammarus koreanus* Uéno, 1940 (Crustacea, Amphipoda) of the Kedrovaya River (Southern Primorye). *Chleniya pamyati V.Ya. Levanidova* [Vladimir Ya. Levanidov's biennial memorial meetings]. Vladivostok, Dal'nauka, 2003, no. 2, pp. 117–126. (In Russian)
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al. The River Continuum Concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1980, vol. 37, pp. 130–137. doi: 10.1139/f80-017.
- Wipfli M.S., Gregovich D.P. Export of invertebrates and detritus from fishless headwater streams in southeastern Alaska: implications for downstream salmonid production. *Freshw. Biol.*, 2002, vol. 47, pp. 957–969. doi: 10.1046/j.1365-2427.2002.00826.x.
- Young J.O., Reynoldson T.B. Continuing dispersal of freshwater triclads (Platyhelminthes; Turbellaria) in Britain with particular reference to lakes. *Freshw. Biol.*, 1999, vol. 42, pp. 247–262. doi: 10.1046/j.1365-2427.1999.444488.x.
- Zhadin V.I. Fauna of rivers and reservoirs. *Trudy ZIN AN SSSR* [Proc. Zool. Inst. USSR Acad. Sci.], 1940, vol. 5, no. 3–4. 992 p. (In Russian)

Zhang Y.X, Richardson J.S. Contrasting effects of cross-ecosystem subsidies and predation on benthic invertebrates in two Pacific coastal streams. *Aquat. Sci.*, 2011, vol. 73, pp. 53–62. doi: 10.1007/s00027-010-0159-2.

## **POTENTIAL OF UTILIZATION OF ALLOCHTHONOUS INVERTEBRATES BY *GAMMARUS KOREANUS* UÉNO (AMPHIPODA)**

**M. V. Astakhov<sup>1</sup>, A. V. Skriptsova<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity FEB RAS,  
690022 Vladivostok, 100-letiya Vladivostoka avenue, 159, e-mail: mvastakhov@mail.ru*

<sup>2</sup>*A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, FEB RAS,  
690041 Vladivostok, Palchevsky street, 17*

In an isolating experiment on feeding only on arthropods of terrestrial origin, the potential of their consumption by amphipods from a fishless water-course is studied. The data obtained confirm the hypothesis that, on the basis of experiments on feeding exclusively on arthropods, it is possible to determine the maximum proportion of their biomass that selected consumers are able to utilize. The results of such works can be used to quantitative assessment of the level of possible losses of allochthonous matter and energy for the recipient communities of waterbodies due to feeding activity of consumers from their tributaries. Assessments of this kind may be relevant when deciding on the food availability for juvenile salmonids, inhabiting recipient waterbodies.

*Keywords:* allochthonous matter and energy, food base for fish, amphipods

## ПЛАНКТОННЫЕ СООБЩЕСТВА ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ ХАРАНОРСКОЙ ГРЭС: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ДИНАМИКА

Е. Ю. Афонина, Н. А. Ташлыкова

*Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН,  
672014, г. Чита, Забайкальский край, Недорезова ул., 16А, e-mail: kataf@mail.ru*

Поступила в редакцию 20.09.2020

В апреле, июле и октябре 2019 г. исследован планктон системы водоема-охладителя Харанорской ГРЭС (Забайкалье), а также проанализирована его многолетняя динамика в 1995–2019 гг. В составе планктона идентифицировано 141 таксона водорослей рангом ниже рода и 52 таксона беспозвоночных. Количество фитопланктона изменялось от 20 до 742 тыс. кл./л и от 65 до 711 мг/м<sup>3</sup>, зоопланктона – от 7 до 212 тыс. экз./м<sup>3</sup> и от 0.01 до 2.7 г/м<sup>3</sup>. Максимальное развитие водорослей наблюдалось летом или осенью, беспозвоночных – весной или летом. В многолетнем ряду наблюдений выявлено увеличение видового богатства диатомовых водорослей и коловраток, сокращение числа видов зеленых и золотистых водорослей. Отмечена тенденция к снижению общего количества планктона на фоне увеличения обилия цианобактерий, зеленых водорослей, коловраток и кладоцер.

*Ключевые слова:* фитопланктон, зоопланктон, видовой состав, численность и биомасса, сезонная и многолетняя динамика, водоем-охладитель, дренажный и поводящий каналы, Харанорская ГРЭС.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-39-65

### ВВЕДЕНИЕ

Харанорская ГРЭС является крупнейшей тепловой электростанцией в Восточном Забайкалье и самой мощной станцией Забайкальской энергосистемы. Установленная мощность ГРЭС составляет 665 МВт. На станции три действующих энергоблока. Первый энергоблок был введен в эксплуатацию в 1995 г., второй – в 2001 г., третий – в 2012 г. Основным видом топлива являются бурые угли Харанорского и Уртуйского угольных разрезов.

Гидросооружения Харанорской ГРЭС включают сооружения системы охлаждения и сооружения системы гидрозолаудаления. Система охлаждения представлена наливным водохранилищем, плотиной, водозаборным и водосбросными сооружениями, береговой и блочной насосной станциями, дренажным каналом [Водоем-охладитель..., 2005 (Vodoyem-okhladitel'..., 2005)].

Водоем-охладитель образован путем обвалования дамбами участка поймы р. Онон в месте впадения в нее р. Турга. Водохранилище представляет собой бессточный водоем озерно-прудового типа площадью водного зеркала при нормальном подпорном уровне (НПУ, 574 м БС) 4.1 км<sup>2</sup>, объемом водной массы – 15.6 млн. м<sup>3</sup>, средней глубиной 3.8 м. Заполнение и подпитка водохранилища в период открытой воды происходит за счет подачи воды из р. Онон по водоподводящему каналу, в период ледостава – из дренажного канала [Водоем-охладитель..., 2005 (Vodoyem-okhladitel'..., 2005)]. Система технического водоснабжения станции смешанная (прямоточно-оборотная) летом и полностью оборотная зимой.

По водоподводящему каналу вода из р. Онон поступает к береговой насосной станции (БНС), расположенной в конце канала, и закачивается в водохранилище. Сюда же по двум переливным трубам из дренажного канала поступает вода, профильтровавшаяся из водохранилища. Водозаборный канал, предназначенный для отбора охлажденной циркуляционной воды из водоема-охладителя, образован плотиной и струенаправляющей дамбой, имеет длину около 4.5 км, ширину по урезу воды около 150 м, глубину 3–3.5 м. В водосбросный канал (ВСК) сбрасывается нагретая на гидростанции циркуляционная вода. Дренажный канал длиной около 2 км, шириной 150–250 м и глубиной до 7–8 м, проложен параллельно плотине водохранилища-охладителя со стороны долины р. Онон [Водоем-охладитель..., 2005 (Vodoyem-okhladitel'..., 2005)].

Харанорское водохранилище по уровню продуктивности отнесено к категории эвтрофных водоемов [Водоем-охладитель..., 2005 (Vodoyem-okhladitel'..., 2005); Афонин и др., 2014 (Afonin et al., 2014)]. Высокая продуктивность водоема поддерживается за счет поступления в него избыточного количества органического вещества и биогенных элементов с водосборной площади, а также теплового эффекта ГРЭС. В 2012–2013 гг. показано, что увеличилась антропогенная нагрузка на водоем (прежде всего тепловая), снизилось качество воды, изменилась структура биоценозов [Афонин и др., 2014 (Afonin et al., 2014)]. Исследования 2019 г. позволили получить новые данные по составу и структуре планктонных

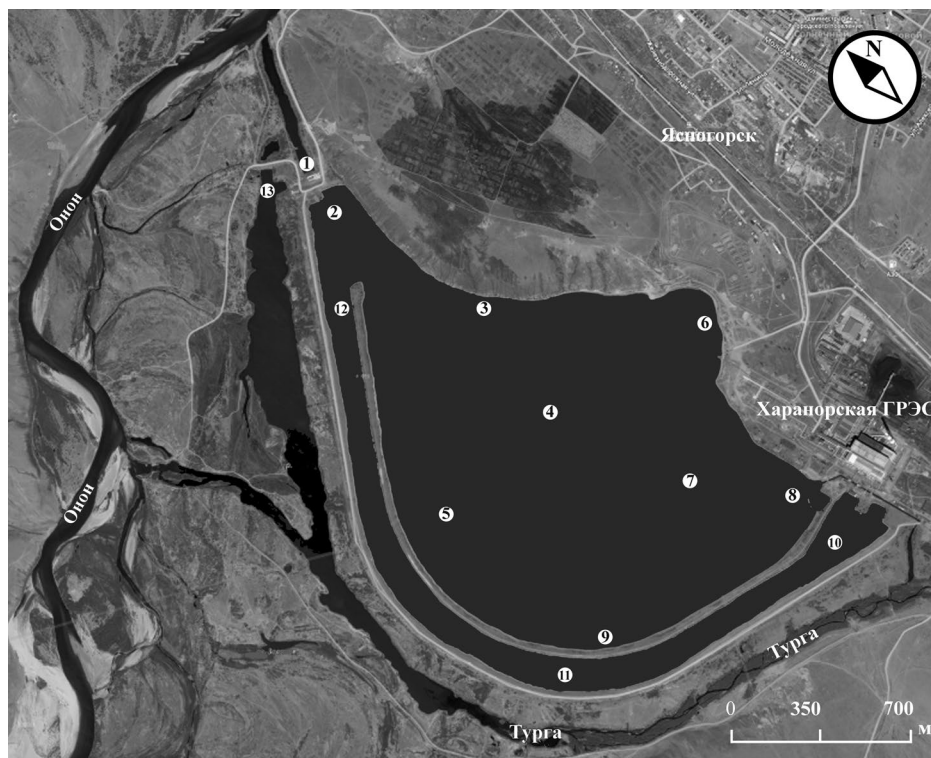
сообществ (водорослей и беспозвоночных). Цель работы – оценка современного состояния водных объектов Харанорской ГРЭС (водо-

хранилище-охладитель, подводящий и дренажный каналы) и анализ многолетних изменений планктоценозов в водоеме-охладителе.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые исследования по изучению фито- и зоопланктона водных объектов Харанорской ГРЭС (пруд-охладитель, дренажный и подводящий каналы) включали три биологических сезона 2019 г.: весна (апрель), лето

(июль) и осень (октябрь). Отбор проб осуществляли на 13 станциях: по одной станции в водоподводящем и дренажном каналах, три станции в водоподводящем и дренажном каналах, три станции в водозаборном канале и восемь – в основной чаше водохранилища (рис. 1).



**Рис. 1.** Карта-схема расположения станций отбора проб в 2019 г. № 1 – водоподводящий канал, №№ 2–9 – чаша водохранилища (№2 – БНС, № 8 – ВСК), №№ 10–12 – водозаборный канал, № 13 – дренажный канал.

**Fig. 1.** Map of the sampling sites in 2019. № 1 – water supply channel, №№ 2–9 – reservoir (№2 – coastal pumping station, № 8 – spillway channel), №№ 10–12 – water intake channel, № 13 – drainage channel.

Пробы фитопланктона отбирали в приповерхностном и придонном слоях, материал фиксировали 4%-м раствором формальдегида. Пробоподготовку проводили осадочным методом, каждую пробу обрабатывали отдельно. Водоросли учитывали по методу Гензена с помощью счетной пластины. Биомассу определяли по объему отдельных клеток или колоний водорослей, их удельную массу принимали равной единице. Объемы водорослей приравнивали к объемам соответствующих геометрических фигур [Садчиков, 2003 (Sadchikov, 2003)].

Пробы зоопланктона в водохранилище отбирали totally сетью Джеди (средняя модель, ячей сита 64 мкм). В каналах процеживали 100–120 л воды через гидробиологический сачок (ячей сита 73 мкм). Лабораторную обработку фиксированных 4%-м раствором формальдегида образцов проводили по методике

[Киселев, 1969 (Kiselev, 1969)]. Данные по биомассе зоопланктона получали путем определения индивидуального веса организмов с учетом их размера [Ruttner-Kolisko, 1977; Балущкина, Винберг, 1979 (Balushkina, Vinberg, 1979)].

Идентификацию видов фитопланктона проводили по определителям [Попова, 1955 (Popova, 1955); Starmach, 1966, 1968a, b, 1974; Hindak, 1977, 1980, 1984, 1988, 1990; Ettl, 1983; Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991a, b; Popovskiy, Pfiester, 1990; Hartley, 1996], зоопланктона по [Кутикова, 1970 (Kutikova, 1970); Смирнов, 1971 (Smirnov, 1971); Боруцкий и др., 1991 (Borutskii et al., 1991); Определитель..., 1995 (Identification guide..., 1995)]. Классификация таксонов и синонимы каждой группы водорослей приведены согласно электронной базе AlgaeBase [Guiry, Guiry, 2019]. Для анализа

структуры фито- и зоопланктона использовали индексы видового разнообразия – Шеннона, Симпсона и Пиелу [Мэггаран, 1992 (Magurran, 1992)]. Значение отдельных видов в формировании планктона рассчитывали по частотам встречаемости и доминирования [Кожова, 1970 (Kozhova, 1970); Баканов, 2005 (Bakanov, 2005)]. К доминирующим относили виды, численность которых составляла не менее 10% от общего количества фитопланктона [Корнева, 2015 (Korneva, 2015)] и не менее 5% от общей численности зоопланктона [Федоров, Гильманов, 1980 (Fedorov, Gil'manov, 1980)].

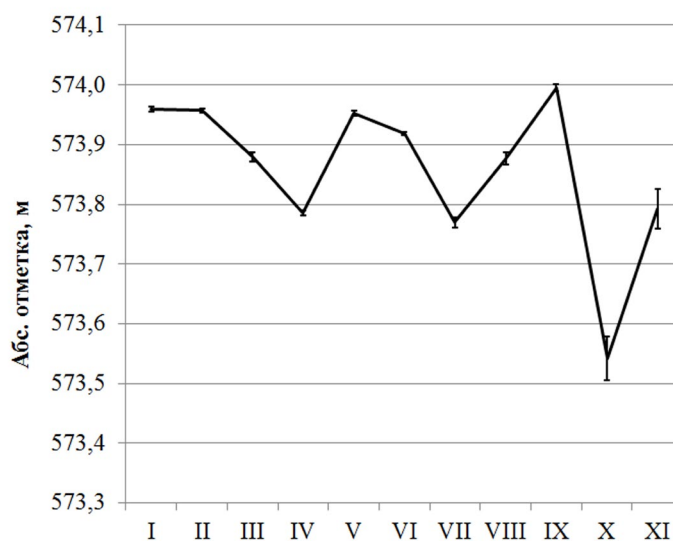
## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

*Гидрологическая характеристика водоема-охладителя.* Объем воды в водохранилище составляет 16000 тыс. м<sup>3</sup>. Объем перекачиваемой воды при работе трех энергоблоков с января по октябрь 2019 г. составил 473638 тыс. м<sup>3</sup> (данные филиала “Харанорская ГРЭС” АО “Интер РАО–Электрогенерация”). В течение этого времени вода в водохранилище (при НПУ) проходила через турбины 32 раза. Для сравнения, с января по декабрь 2012 г. полный водооборот составлял 35 раз [Афонин и др., 2014 (Afonin et al., 2014)], в 2001–2003 гг. – 26.5 раз [Афоница, 2012 (Afonina, 2012)].

Структуру зоопланктона оценивали по индикаторным показателям [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)]. Трофическая и топическая характеристики (экогруппа) даны по Ю.С. Чуйкову [2000 (Chujkov, 2000)].

Измерения абиотических параметров среды (минерализация, окислительно-восстановительный потенциал, электропроводность, pH, мутность, температура воды) проводили с помощью многопараметрического анализатора качества воды AQVAMETER “Aquaead” (Великобритания). Прозрачность воды определяли по диску Секки.

В первые годы наполнения водохранилища (1995–1999 гг.) уровень воды был нестабильным и опускался ниже НПУ и УМО (уровень мертвого объема, 572.5 м) [Водоем-охладитель..., 2005 (Vodoyem-okhladitel'..., 2005)]. С 2000 г. до настоящего времени среднегодовая отметка уровня воды поддерживается близкой к НПУ. С 2017 г. для уменьшения содержания взвешенных веществ в осенний период уровень воды в водохранилище понижают. Динамика среднемесячного уровня воды в водохранилище за 2019 г. представлена на рис. 2.



**Рис. 2.** Динамика среднемесячных значений уровня воды (м БС) в водоеме-охладителе Харанорской ГРЭС в 2019 г. (по данным филиала “Харанорская ГРЭС” АО “Интер РАО–Электрогенерация”).

**Fig. 2.** Dynamics of the average monthly values of the water level (m BS) in the cooling reservoir of the Kharanorskaya SDPP in 2019 (according to the data of the Kharanorskaya SDPP branch of JSC Inter RAO–Electric Power Plants).

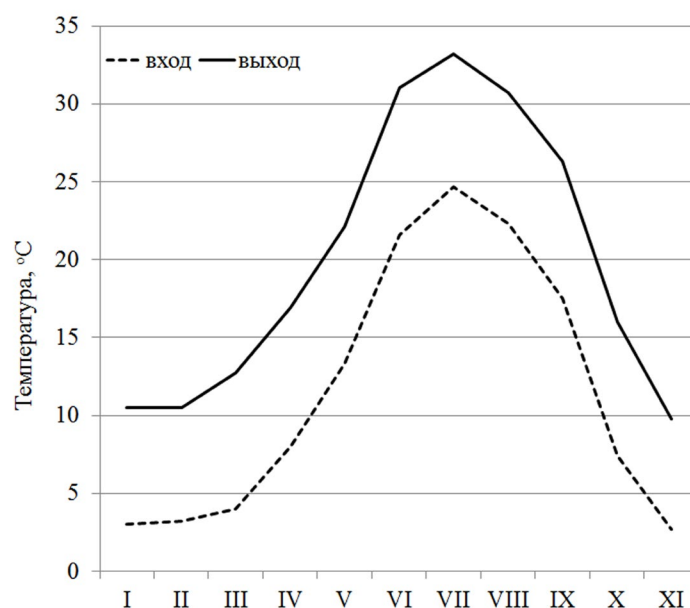
*Термический режим* в водоеме-охладителе определяется не только климатическими особенностями и морфометрическими показателями, но и антропогенным изменением гидродинамических процессов: объемом сброса теплых вод, разностью температуры забираемой и сбрасываемой воды [Водоем-охладитель..., 2005 (Vodoyem-okhladitel'...,

2005)]. Сброс подогретых вод приводит к увеличению вегетационного сезона в водохранилище за счет более раннего прогрева весной (вторая декада апреля) и более позднего ледостава осенью (третья декада октября). Участок сброса подогретых вод зимой не замерзает.

В 2019 г. наибольший прогрев воды отмечался в июле (на входе в конденсатор –

24.7°C, на выходе – 33.2°C). Разница температуры поступающей и сбрасываемой в водоем воды составляла 7.1–9.4°C (рис. 3). Ранее, раз-

ница температуры воды была выше и составляла 7.7–10.2°C в 2011 г. и 9.2–11.5°C в 2013 г. [Afonina, Tashlykova, 2019].



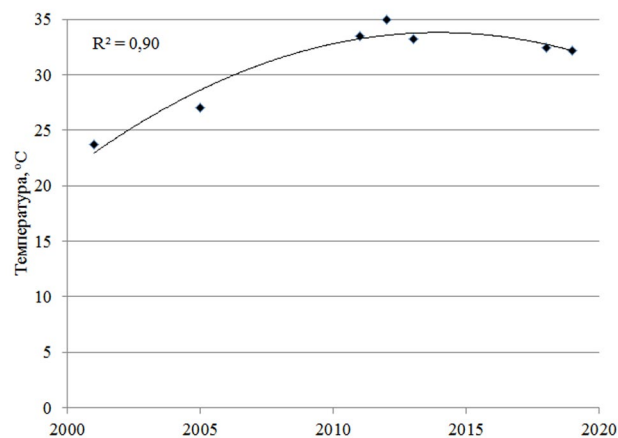
**Рис. 3.** Динамика среднемесячной температуры воды в водоеме-охладителе Харанорской ГРЭС в 2019 г. (по данным филиала “Харанорская ГРЭС” АО “Интер РАО – Электрогенерация”).

**Fig. 3.** Dynamics of the average monthly values of the water temperature in the cooling reservoir of the Kharanorskaya SDPP in 2019 (according to the data of the Kharanorskaya SDPP branch of JSC Inter RAO–Electric Power Plants).

Разность температур воды на поверхности и у дна водоема составляла в апреле и октябре 0.1–0.3°C, в июле – 0.6–5.8°C. Наиболее прогретой частью водоема является место выпуска теплового потока. За счет широкого выпуска с невысокой скоростью течения достигается хорошее перемешивание воды. Выпуск подогретой воды в водоем-охладитель сопровождается образованием сложных течений, компактных струй и водоворотов. Из-за малой площади водоема значительное влияние на распространение теплых вод по его поверхности оказывают ветро-волновые процессы, а также строение берегов [Афони́на и др., 2020 (Afonina et al., 2020)]. В 2012–2013 гг. разница температуры между верхним и нижним слоями воды в летний период была больше и достигала 8–10°C [Афонин и др., 2014 (Afonin et al., 2014)]. В 1995–2003 гг. температура по всей толще воды была практически одинаковой, разность прогрева поверхностных и придонных слоев составляла не более 0.6°C и в некоторой степени являлась случайной [Афони́на, 2012 (Afonina, 2012)].

Анализ данных по температуре воды в июле в районе ВСК показал, что ее максимум (35.1°C) наблюдался в 2012 г. (рис. 4). В 2012–2013 гг. влияние высокой (выше 28°C) температуры воды привело к значительному сокращению видового разнообразия и обилия

водорослей, макрофитов, беспозвоночных и рыб [Афонин и др., 2014 (Afonin et al., 2014)].



**Рис. 4.** Многолетние изменения температуры воды в водоеме-охладителе Харанорской ГРЭС в августе на ст. 8 (Водосбросный канал).

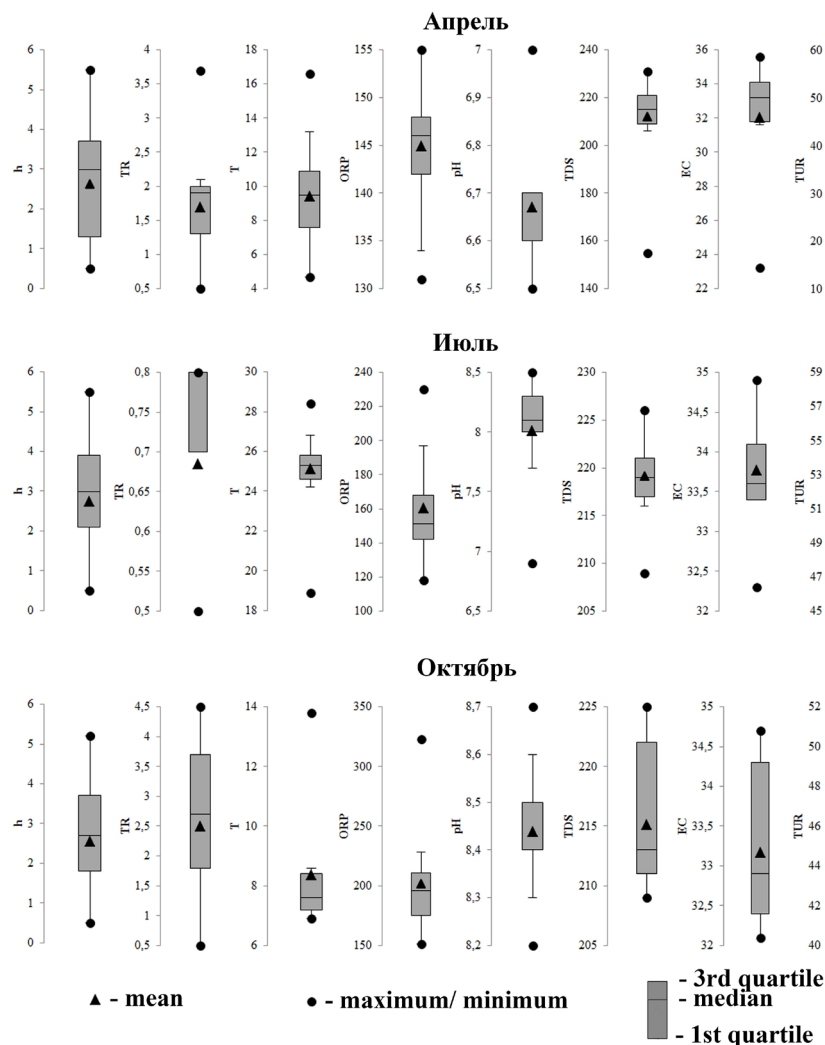
**Fig. 4.** Long-term changes in water temperature in the cooling reservoir of the Kharanorskaya SDPP in August at st. 8 (Spillway channel).

Снижение показателей обилия планктона при высокой температурной нагрузке отмечают и в других водоемах-охладителях [Каратаев, 1988 (Karataev, 1988); Погребов, Рябова, 1988 (Pogrebov, Ryabova, 1988); Шуйский и др., 1995 (Shuyskiy et al., 1995); Новоселова, Протасов, 2014 (Novoselova, Protasov, 2014)].

Уровень pH воды от весны к осени увеличивался от слабокислого в апреле (6.5–6.7) до щелочного в октябре (8.2–8.7). Ранее pH воды достигала 9.3 [Водоем-охладитель..., 2005 (Cooling reservoir..., 2005)].

**Абиотические показатели.** В 2019 г. В водохранилище глубина отбора проб варьировала от 0.5 (ст. 9) до 5.2–5.5 м (ст. 2), про-

зрачность воды изменялась от 0.7–0.8 м в июле до 4.5 м в октябре (рис. 5). Прозрачность выше 4 м зарегистрирована впервые. Данные, полученные в апреле и июле, сопоставимы с таковыми за предыдущие годы исследований [Водоем-охладитель..., 2005 (Vodoyem-okhladitel'..., 2005); Афонин и др., 2014 (Afonin et al., 2014)].



**Рис. 5.** Абиотические параметры среды водоема-охладителя Харанорской ГРЭС в 2019 г. Здесь и в табл. 2: h – глубина (м), TR – прозрачность (м), T – температура воды (°C), ORP – окислительно-восстановительный потенциал (мВ), TDS – общая минерализация (мг/л), EC – электропроводность (мкСм/см), TUR – мутность (ЕМФ). Боксы: нижняя граница – квартиль 25% (1<sup>st</sup> quartile), верхняя – квартиль 75% (3<sup>rd</sup> quartile), поперечная линия – медиана (median), линии разброса – края статистически значимой выборки.

**Fig. 5.** Environment abiotic parameters in the cooling reservoir of the Kharanorskaya SDPP in 2019. Here and for table 2: h – depth (m), TR – transparency (m), T – water temperature (°C), ORP – oxidation-reduction potential (mV), TDS – total mineralization (mg/l), EC – electrical conductivity (μS/cm), TUR – turbidity (UTF). Boxes: lower limit – quartile 25% (1<sup>st</sup> quartile), upper limit – quartile 75% (3<sup>rd</sup> quartile), cross line – median, scatter lines – the edges of a statistically significant sample.

Общая минерализация воды в пространственно-временном аспекте почти не изменялась и варьировала в пределах 206–231 мг/л. Эти значения немного выше по сравнению с отмеченными в 2002 г. (189–207 мг/л). Основной причиной роста содержания растворенных

солей является сброс в водоем продуктов очистки котлоагрегатов [Водоем-охладитель..., 2005 (Vodoyem-okhladitel'..., 2005)].

Макрокомпонентный состав вод Харанорского водохранилища в сентябре 2019 г. представлен в таблице 1.



**Таблица 1.** Гидрохимический состав вод водоема-охладителя Харанорский ГРЭС в сентябре 2019 г. (по данным филиала “Харанорская ГРЭС” АО “Интер РАО–Электрогенерация”)**Table 1.** Hydrochemical composition in the cooling reservoir of the Kharanorskaya SDPP in September 2019 (according to the data of the Kharanorskaya SDPP branch of JSC Inter RAO–Electric Power Plants)

Параметры Parametres	Единица измерени Unit	№ станции / Station number	
		4 (Центр)	2 (БНС)
Жесткость	°Ж	2.30	2.42
Минерализация (расч.)	мг/л	223.0	229.0
Щелочность	ммоль/л	2.25	2.30
CO <sub>3</sub> <sup>2-</sup>	мг/л	17.8	10.6
HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	мг/л	137.2	140.3
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	мг/л	26.4	26.4
Cl <sup>-</sup>	мг/л	4.75	4.72
F <sup>-</sup>	мг/л	0.83	0.85
Ca <sup>2+</sup>	мг/л	30.9	32.2
Mg <sup>2+</sup>	мг/л	9.25	9.85
Na <sup>+</sup>	мг/л	12.1	13.0
K <sup>+</sup>	мг/л	0.53	0.56
Si <sup>4+</sup>	мг/л	5.46	5.46

Общая жесткость соответствовала мягким водам, что отмечали и ранее [Водоем-охладитель..., 2005 (Vodoyem-okhladitel'..., 2005); Афонин и др., 2014 (Afonin et al., 2014)]. По химическому составу воды водохранилища гидрокарбонатно-натриевые. Однако в июне 2002 г. среди анионов преобладали сульфаты, а в сентябре среди катионов – ионы магния [Водоем-охладитель..., 2005 (Vodoyem-

okhladitel'..., 2005)]. По сравнению с предыдущими исследованиями отмечено увеличение концентрации гидрокарбонатов, фтора, кальция, калия, уменьшение – хлоридов и магния.

Абиотические параметры среды в подводящем и дренажном каналах различались (табл. 2). Это, возможно, вызвано разной проточностью, подстилающими грунтами и источниками питания).

**Таблица 2.** Абиотические параметры среды\* в подводящем (ПК) и дренажном (ДК) каналах в 2019 г.**Table 2.** Environment abiotic parameters\* in the water supply channel (WSC) and drainage channel (DC) in 2019

Каналы / Channels	T	ORP	pH	TDS	EC	TUR
22 апреля April 22						
ПК/WSC	4.7	135	6.9	155	24.1	15.3
ДК/DC	5.2	131	7.0	211	32.4	54.6
22 июля July 22						
ПК/WSC	26.7	126	8.4	226	34.9	53.5
ДК/DC	18.9	230	6.9	219	33.4	46.5
14 октября October 14						
ПК/WSC	7.8	175	8.5	222	34.4	48.5
ДК/DC	6.9	191	8.4	225	34.7	50.4

**Примечание.** “\*” – параметры даны для поверхностных слоев воды. Обозначения показателей – как на рис. 5.

**Note.** “\*” – parameters are given for surface water layers. The symbols are as in Fig. 5.

*Современное состояние фитопланктона.* В составе альгофлоры планктона обследованных водных объектов был зарегистрирован 141 таксон водорослей рангом ниже рода (123 вида, разновидности и формы) из 8 отделов. В водохранилище отмечено 138 таксонов рангом ниже рода, в подводящем канале – 58, в дренажном – 50 (табл. 3).

Отдел Chlorophyta характеризовался наибольшим видовым богатством (40% от общего количества таксонов), среди которых наиболее

часто встречались *Monoraphidium contortum*, *M. komarkovae*, *Tetrastrum komarekii*, *Tetraedron minimum*, *Scenedesmus quadricauda*, *Oocystis borgei*, *O. lacustris*, *Pediastrum simplex*, виды рода *Chlamydomonas*. Постоянными компонентами планктона являлись *M. contortum*, *T. komarekii*, *O. borgei*, *O. lacustris* и *S. quadricauda*.

Отдел Bacillariophyta по видовому богатству занимал второе место (29%). Виды *Stephanodiscus hantzschii*, *S. minutulus*, *Nitzschia*



*graciliformis*, *Fragilaria radians* и *Asterionella formosa* вносили существенный вклад в создание общей численности и биомассы во все даты исследований.

Суанобактерия принадлежало третье место в создании видового разнообразия (10%). Вид *Aphanizomenon flosaquae* и виды рода *Oscillatoria* входили в состав доминирующего комплекса фитопланктона. Максимальной численности достигали в июле.

Chrysophyta, не смотря на относительно низкое видовое богатство (7%), отмечались в составе доминантов в весенний и осенний периоды. Среди них особо выделялись *Chrysococcus rufescens* и *Dinobryon divergens*.

Dynophyta (3%) были представлены в планктоне исключительно крупноклеточными формами. Вид *Gymnodinium paradoxum* имел значительную долю (14–52%) в создании биомассы фитопланктона в осенний период.

Прочие отделы водорослей (Charophyta Cryptophyta, Euglenophyta), на долю которых суммарно приходилось 12% всех таксонов, существенного значения в структуре фитопланктона не имели.

Доминирующий комплекс фитопланктона был представлен 16 видами (табл. 4).

Среди Chlorophyta к наиболее часто встречающимся видам отнесены: *O. lacustris* и *S. ellipticus* ( $pF > 50\%$ ), *O. borgei*, *P. boryanum* и *T. komarekii* ( $pF = 20–50\%$ ). При стабильно вы-

сокой частоте встречаемости, порядок доминирования для некоторых видов имел низкие значения, что может свидетельствовать о случайном характере индивидуального доминирования.

У цианобактерий в составе доминантов отмечен *A. flosaquae*, который при  $pF = 32$  имел достаточно высокий  $Dt$  (81). Этот вид, обладая невысокой встречаемостью, может массово развиваться в водоеме при наличии благоприятных условий. Аналогичная картина характерна для динофитовых и золотистых водорослей.

Для диатомовых водорослей отмечено высокое значение индекса встречаемости ( $pF = 45–85$ ) и порядка доминирования ( $Dt = 47–96$ ), что позволяет говорить об оптимальном сочетании факторов среды для развития данных видов.

Эколого-географический анализ фитопланктона по характеристикам: местообитание, распространение, галобность и ацидификация показал, что наибольшего разнообразия достигали планктонные (58%) и факультативно-планктонные (25%) водоросли и представители водорослей с широким географическим распространением (87%). По отношению к минерализации, альгофлора преимущественно представлена пресноводными видами – 86% (галофобы – 5% и индифференты – 81%), по отношению к pH – алкалифилами (65%) и индифферентами (29%) (рис. 6).

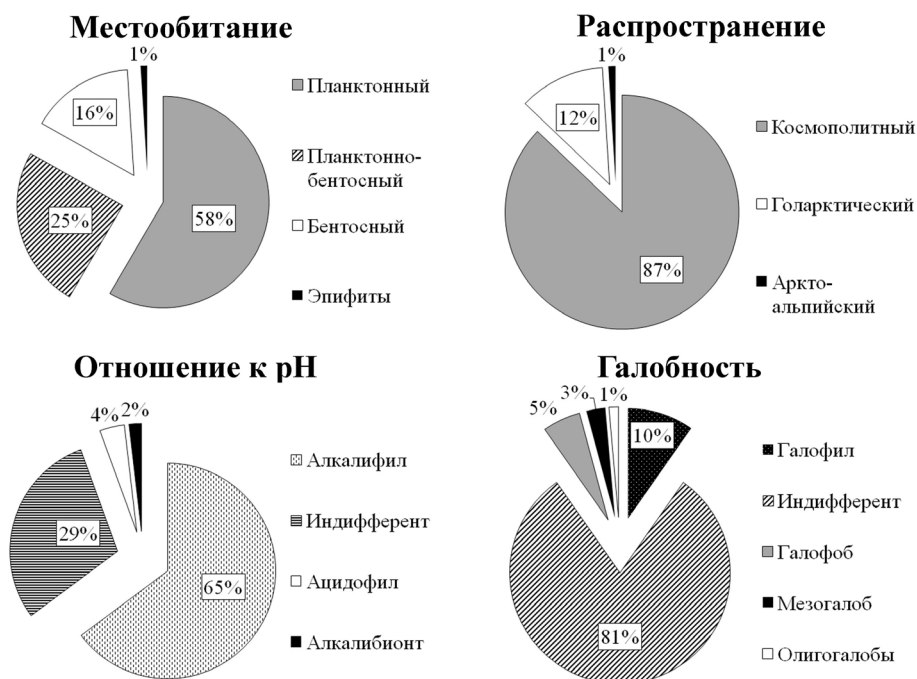


Рис. 6. Экологическая характеристика фитопланктона гидросооружений Харанорской ГРЭС в 2019 г.

Fig. 6. Ecological characteristics of the phytoplankton in water bodies of the Kharanorskaya SDPP in 2019.

**Таблица 3.** Таксономический состав и эколого-географическая характеристика фитопланктона водных объектов Харанорской ГРЭС в 2019 г.

[illegible]

Таксон Taxon	Апрель April			Июль July			Октябрь October			Эколого-географическая характеристика Ecological and geographical characteristics			
	Водоем-охладитель Cooling reservoir	Подводящий канал Water supply channel	Дренажный канал Drainage channel	Водоем-охладитель Cooling reservoir	Подводящий канал Water supply channel	Дренажный канал Drainage channel	Водоем-охладитель Cooling reservoir	Подводящий канал Water supply channel	Дренажный канал Drainage channel	Географическая приуроченность	Приуроченность к местообитанию	Галобность	Ацидификация
<i>Pseudokephyrion conicum</i> Schiller 1929	+	-	+	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-
<i>Dinobryon cylindricum</i> O.E. Imhof 1887	+	-	+	-	-	-	-	-	-	k	P	i	-
<i>D. divergens</i> O.E. Imhof 1887	+	-	+	-	-	-	+	+	-	k	P	i	i
<i>D. sertularia</i> Ehrenberg 1834	+	-	-	-	-	-	-	-	+	k	P	i	-
<i>Mallomonas</i> sp.	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Bacillariophyta													
<i>Aulacoseira ambigua</i> (Grunow) Simonsen 1979	+	-	-	-	-	-	-	-	-	k	P	i	alb
<i>A. granulata</i> (Ehrenberg) Simonsen 1979	-	-	-	+	-	-	-	-	-	k	PB	i	i
<i>A. islandica</i> (Otto Müller) Simonsen 1979	+	-	-	+	-	-	-	-	-	k	PB	i	alf
<i>A.</i> sp.	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Melosira varians</i> C.Agardh 1827	+	+	-	+	+	-	-	-	-	k	PB	hl	alf
<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grunow in Cleve & Grunow 1880	+	+	+	+	+	+	+	+	+	k	P	i	alf
<i>S.minutulus</i> (Kützing) Cleve & Möller 1882	-	-	-	+	-	+	+	+	+	k	P	i	alf
<i>Cyclostephanos dubius</i> (Hustedt) Round in Theriot et al. 1988	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. graciliformis</i> Lange-Bertalot & Simonsen 1978	+	-	+	+	-	+	-	+	+	k	PB	i	alf
<i>N. sigmoidea</i> (Nitzsch) W. Smith 1853	+	+	+	+	+	+	+	+	+	k	PB	i	alf
<i>N.</i> sp.	+	+	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières 1830	+	-	-	+	+	-	+	-	+	k	B	i	alf
<i>F. crotonensis</i> Kitton 1869	+	-	-	-	-	+	-	-	-	k	P	hl	alf
<i>F. radians</i> (Kützing) D.M. Williams & Round 1987	+	+	+	+	+	-	+	+	+	k	B	i	alf
<i>Cymatopleura solea</i> (Brébisson) W. Smith 1851	+	-	-	+	-	-	+	-	-	k	PB	i	alf
<i>Iconella capronii</i> (Brébisson & Kitton) Ruck & Nakov in Ruck et al. 2016	+	-	-	-	-	-	+	-	-	k	PB	i	i
<i>I. hibernica</i> (Ehrenberg) Ruck & Nakov in Ruck et al. 2016	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg 1838	+	+	-	+	+	-	+	-	-	k	PB	i	alf
<i>C. pediculus</i> Ehrenberg 1838	-	-	-	+	-	-	-	-	-	k	B	i	alf

Таксон Taxon	Апрель April			Июль July			Октябрь October			Эколого-географическая характеристика Ecological and geographical characteristics			
	Водоем-охладитель Cooling reservoir	Подводящий канал Water supply channel	Дренажный канал Drainage channel	Водоем-охладитель Cooling reservoir	Подводящий канал Water supply channel	Дренажный канал Drainage channel	Водоем-охладитель Cooling reservoir	Подводящий канал Water supply channel	Дренажный канал Drainage channel	Географическая приуроченность	Приуроченность к местообитанию	Галобность	Ацидификация
<i>Planothidium lanceolatum</i> (Brébisson ex Kützing) Lange-Bertalot 1999	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	B	-	-
<i>Cymbella</i> sp.	+	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Didymosphenia geminate</i> (Lyngbye) Mart. Schmidt in A. Schmidt 1899	+	-	-	-	-	-	-	-	-	a-a	B	i	i
<i>Gomphonema olivaceum</i> (Hornemann) Brébisson 1838	+	-	-	-	+	-	+	+	+	k	B	i	alf
<i>G. coronatum</i> Ehrenberg 1841	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	B	-	-
<i>Amphora ovalis</i> (Kützing) Kützing 1844	+	+	-	+	+	-	+	+	+	k	B	i	alf
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kützing) Rabenhorst	+	-	-	+	-	-	+	+	-	k	PB	i	alf
<i>Navicula</i> sp.	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Hippodonta hungarica</i> (Grunow) Lange-Bertalot, Metzeltin & Witkowski 1996	+	-	-	-	-	-	-	-	-	k	B	i	alf
<i>Pinnularia</i> sp.	+	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Epithemia sorex</i> Kützing 1844	-	-	-	-	+	-	-	-	-	k	B	i	alf
<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehrenberg) O. Müller 1895	-	-	-	-	+	+	-	+	-	k	B	i	alb
<i>Diatoma vulgare</i> Bory 1824	+	-	-	-	-	-	-	-	-	k	PB	i	i
<i>D. v. f. producta</i> (Grunow) A. Kurz 1922	+	-	-	-	-	-	+	-	-	k	B	i	alf
<i>Asterionella formosa</i> Hassall 1850	+	+	+	+	+	+	+	+	+	k	P	i	alf
<i>Meridion circulare</i> (Greville) C. Agardh 1831	+	-	-	-	-	-	+	-	-	k	B	hb	alf
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngbye) Kützing 1844	-	-	-	-	-	-	+	-	-	k	PB	hb	acf
<i>T. flocculosa</i> (Roth) Kützing 1844	-	-	-	-	-	-	+	-	-	k	PB	hb	acf
<i>Ulnaria danica</i> (Kützing) Compère & Bukhtiyarova in Bukhtiyarova & Compère 2006	+	-	-	+	-	-	-	-	-	k	PB	i	alf
<i>U. ulna</i> (Nitzsch) Compère 2001	+	+	+	+	+	-	+	+	+	k	PB	i	alf
<i>U. capitata</i> (Ehrenberg) Compère 2001	-	-	-	-	-	-	+	-	-	k	B	i	alf
<i>Tabularia tabulate</i> (C. Agardh) Snoeijjs 1992	+	+	-	+	+	-	+	+	+	k	B	mh	i

Таксон Taxon	Апрель April			Июль July			Октябрь October			Эколого-географическая характеристика Ecological and geographical characteristics			
	Водоем-охладитель Cooling reservoir	Подводящий канал Water supply channel	Дренажный канал Drainage channel	Водоем-охладитель Cooling reservoir	Подводящий канал Water supply channel	Дренажный канал Drainage channel	Водоем-охладитель Cooling reservoir	Подводящий канал Water supply channel	Дренажный канал Drainage channel	Географическая приуроченность	Приуроченность к местообитанию	Галобность	Ацидификация
Cryptophyta													
<i>Komma caudate</i> (L. Geitler) D.R.A. Hill 1991	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	P	-	-
<i>Cryptomonas marssonii</i> Skuja 1948	-	-	-	+	+	-	-	-	-	k	P	i	-
<i>C. ovata</i> Ehrenberg 1832	-	-	-	+	-	-	-	-	-	k	P	hl	-
Dinophyta													
<i>Ceratium hirundinella</i> (O.F. Müller) Dujardin 1841	+	-	-	+	-	-	-	-	-	k	P	i	-
<i>Peridinium</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Gymnodinium paradoxum</i> A.J. Schilling 1891 var. <i>paradoxum</i>	+	-	+	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-
<i>Apocalathium aciculiferum</i> (Lemmermann) Craveiro, Daugbjerg, Moestrup & Calado 2016	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Charophyta													
<i>Closterium bicurvatum</i> Delponte	+	-	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>C. sp.</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Staurostrum gracile</i> Ralfs ex Ralfs 1848	+	-	-	+	-	-	-	-	-	k	P	i	-
<i>S. sp.</i>	-	-	-	+	-	+	+	+	+	-	-	-	-
<i>S. sp</i> <sup>1</sup> .	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Cosmarium</i> sp.	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. sp</i> <sup>1</sup> .	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Elakatothrix genevensis</i> (Reverdin) Hindák 1962	+	-	-	+	+	-	+	+	-	k	PB	-	-
Chlorophyta													
<i>Ankistrodesmus fusiformis</i> Corda 1838	+	-	-	+	-	-	-	-	-	k	PB	i	-
<i>Tetrastrum elegans</i> Playfair 1917	+	-	-	-	-	-	-	-	-	k	P	i	-
<i>T. komarekii</i> Hindák 1977	+	-	-	+	+	-	+	+	+	Ha	PB	-	-
<i>T. triacanthum</i> Korshikov 1939	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	P	-	-
<i>Tetraedron caudatum</i> (Corda) Hansgirg 1888	+	-	+	-	-	-	-	-	-	k	PB	i	i

Таксон Taxon	Апрель April			Июль July			Октябрь October			Эколого-географическая характеристика Ecological and geographical characteristics			
	Водоем-охладитель Cooling reservoir	Подводящий канал Water supply channel	Дренажный канал Drainage channel	Водоем-охладитель Cooling reservoir	Подводящий канал Water supply channel	Дренажный канал Drainage channel	Водоем-охладитель Cooling reservoir	Подводящий канал Water supply channel	Дренажный канал Drainage channel	Географическая приуроченность	Приуроченность к местообитанию	Галобность	Ацидификация
<i>T. incus</i> (Teiling) G.M. Smith, 1926	+	-	+	+	-	-	-	-	-	k	PB	i	i
<i>T. minimum</i> (A. Braun) Hansgirg, 1888	+	+	-	+	-	+	+	+	-	k	PB	i	-
<i>T. triangulare</i> Korshikov, 1953	+	-	+	+	-	+	-	-	-	k	PB	i	-
<i>Pseudopediastrum boryanum</i> (Turpin) E. Hegewald in Buchheim et al. 2005	+	-	+	+	-	-	+	+	-	k	PB	i	i
<i>Pediastrum duplex</i> Meyen 1829	+	-	-	+	-	-	+	-	-	k	PB	i	i
<i>P. simplex</i> Meyen 1829	+	-	+	+	-	-	+	+	-	k	PB	-	-
<i>Stauridium tetras</i> (Ehrenberg) E. Hegewald in Buchheim et al. 2005	+	-	-	+	+	-	-	-	-	k	PB	i	i
<i>Monoraphidium arcuatum</i> (Korshikov) Hindák, 1970	+	-	-	+	-	-	-	+	+	k	PB	-	-
<i>M. contortum</i> (Thuret) Komárková-Legnerová in Fott, 1969	+	-	-	+	+	+	+	+	+	k	PB	-	-
<i>M. komarkovae</i> Nygaard, 1979	+	+	+	+	+	-	-	-	-	Ha	PB	-	-
<i>M. griffithii</i> (Berkeley) Komárková-Legnerová 1969	+	-	-	+	+	-	-	-	-	k	PB	-	-
<i>M. tortile</i> (West & G.S.West) Komárková-Legnerová 1969	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	P	-	-
<i>M. minutum</i> (Nägeli) Komárková-Legnerová 1969	+	-	-	+	-	+	+	-	-	k	PB	-	-
<i>Messastrum gracile</i> (Reinsch) T.S.Garcia in T.S. Garcia et al. 2016	+	-	-	+	-	-	-	-	-	k	PB	-	-
<i>Scenedesmus acutus</i> Meyen, 1829	+	-	-	+	+	-	+	-	-	k	PB	i	-
<i>S. arcuatus</i> (Lemmermann) Lemmermann 189	-	-	-	+	-	-	+	+	-	k	PB	i	-
<i>S. bicaudatus</i> (Hansgirg) Chodat 1926	+	-	-	+	+	-	-	-	-	k	PB	-	-
<i>S. ellipticus</i> Corda 1835	-	-	-	+	-	-	+	+	-	k	PB	-	-
<i>S. falcatus</i> Chodat, 1894	+	-	-	+	-	-	-	-	-	k	PB	-	-
<i>S. obtusus</i> Meyen 1829	+	-	-	+	-	-	+	-	-	Ha	PB	-	-
<i>S. quadricauda</i> (Turp.) Brébisson, 1835	+	+	+	+	-	-	+	-	-	k	P	i	i
<i>Coelastrum astroideum</i> De Notaris 1867	-	-	-	+	-	-	+	+	-	k	P	-	-
<i>C. microporum</i> Nägeli in A. Braun 1855	-	-	-	+	+	-	+	+	-	k	PB	i	i
<i>Schroederia setigera</i> (Schröder) Lemmermann 1898	-	-	-	+	+	+	+	+	-	k	P	i	-

Таксон Taxon	Апрель April			Июль July			Октябрь October			Эколого-географическая характеристика Ecological and geographical characteristics			
	Водоем-охладитель Cooling reservoir	Подводящий канал Water supply channel	Дренажный канал Drainage channel	Водоем-охладитель Cooling reservoir	Подводящий канал Water supply channel	Дренажный канал Drainage channel	Водоем-охладитель Cooling reservoir	Подводящий канал Water supply channel	Дренажный канал Drainage channel	Географическая приуроченность	Приуроченность к местообитанию	Галобность	Ацидификация
<i>Pseudoschroederia robusta</i> (Korshikov) E.Hegewald & E.Schnepf 1986	-	-	-	+	-	-	-	-	-	k	PB	i	-
<i>Ankyra ancora</i> (G.M. Smith) Fott 1957	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	P	-	-
<i>Coenochloris korshikovii</i> Hindák 1984	-	-	-	+	-	-	-	-	-	k	P	i	-
<i>Radiococcus polycoccus</i> (Korshikov) Kostikov, Darienko, Lukesová & L. Hoffmann 2002	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Coenococcus planctonicus</i> Korshikov 1953	-	-	-	-	-	-	+	+	-	Ha	P	-	-
<i>Desmodesmus abundans</i> (Kirchner) E.H. Hegewald 2000	+	-	-	+	-	+	-	-	-	k	PB	-	-
<i>D. intermedius</i> (Chodat) E. Hegewald 2000	-	-	-	+	-	-	-	-	-	k	PB	-	-
<i>D. opoliensis</i> (P.G. Richter) E.Hegewald 2000	-	-	-	+	-	-	-	-	-	k	PB	-	-
<i>D. protuberans</i> (F.E. Fritsch & M.F. Rich) E. Hegewald 2000	-	-	-	+	-	-	-	-	-	Ha	PB	-	-
<i>D. spinosus</i> (Chodat) E. Hegewald 2000	+	-	-	-	-	-	-	-	-	Ha	PB	-	-
<i>Chlamydomonas globose</i> J.W. Snow 1903	+	+	+	+	+	-	-	-	-	k	P	-	-
<i>C. incerta</i> Pascher 1927	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-	P	-	-
<i>C. sp.</i>	-	-	-	+	-	+	-	-	+	-	-	-	-
<i>Chlorogonium acus</i> Matvienko 1938	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pandorina morum</i> (O.F. Müller) Bory in J.V. Lamouroux, Bory & Deslongschamps 1827	-	-	-	+	-	+	+	+	+	-	-	-	-
<i>Lagerheimia genevensis</i> (Chodat) Chodat 1895	+	-	-	+	-	-	+	-	-	k	P	i	-
<i>L. longiseta</i> (Lemmermann) Printz, 1914	+	-	-	+	-	-	-	-	-	k	PB	-	-
<i>L. wratislawiensis</i> Schröder 1897	-	-	-	+	-	-	-	-	-	Ha	PB	-	-
<i>Oocystis lacustris</i> Chodat, 1897	+	-	-	+	-	-	+	+	+	k	PB	hl	-
<i>O. borgei</i> J.W. Snow 1903	+	-	-	+	+	+	+	+	-	k	PB	i	i
<i>O. marssonii</i> Lemmermann 1898	-	-	-	+	-	-	-	-	-	k	P	-	-
<i>Tetrachlorella alternans</i> (G.M.Smith) Korshikov 1939	-	-	-	+	-	-	-	-	-	Ha	PB	-	-
<i>Hindakia tetrachotoma</i> (Printz) C.Bock, Pröschold & Krienitz 2010	+	-	-	+	-	-	-	-	-	Ha	P	-	-

Таксон Taxon	Апрель April			Июль July			Октябрь October			Эколого-географическая характеристика Ecological and geographical characteristics			
	Водоем-охладитель Cooling reservoir	Подводящий канал Water supply channel	Дренажный канал Drainage channel	Водоем-охладитель Cooling reservoir	Подводящий канал Water supply channel	Дренажный канал Drainage channel	Водоем-охладитель Cooling reservoir	Подводящий канал Water supply channel	Дренажный канал Drainage channel	Географическая приуроченность	Приуроченность к местообитанию	Галобность	Ацидификация
<i>Golenkiniopsis solitaria</i> (Korshikov) Korshikov 1953	-	-	-	+	-	-	-	-	-	k	P	—	—
<i>Mucidosphaerium pulchellum</i> (H.C. Wood) C.Bock, Proschold & Krienitz 2011	+	-	-	-	-	-	-	-	-	k	PB	i	i
<i>Actinastrum hantzschii</i> Lagerheim 1882	-	-	-	+	-	-	-	-	-	k	PB	i	—
<i>Koliella longiseta</i> (Vischer) Hindák 1963	-	-	-	-	-	-	+	+	-	k	P	i	—
Euglenophyta													
<i>Euglena longissima</i> (Deflandre) Deflandre	+	-	-	-	-	-	-	-	-	Ha	PB	—	—
<i>E. sp.</i>	+	-	-	+	-	-	-	-	-	—	—	—	—
<i>Phacus sp.</i>	-	-	-	+	-	-	+	+	-	—	—	—	—
<i>Euglenaformis proxima</i> (P.A. Dangeard) M.S. Bennett & Triemer in Bennett et al. 2014	-	-	-	+	-	-	-	-	-	k	PB	mh	i
Cyanobacteria	3	-	-	13	3	-	6	3	1				
Bacillariophyta	32	11	7	28	15	8	23	12	12				
Chrysophyta	10	2	5	1	-	1	4	2	4				
Cryptophyta	1	-	-	4	1	-	-	-	-				
Dinophyta	3	1	2	3	1	1	2	1	1				
Charophyta	5	-	-	7	2	3	4	3	1				
Chlorophyta	34	4	10	48	11	9	12	17	6				
Euglenophyta	2	-	-	3	-	-	1	1	-				
<b>ВСЕГО</b>	<b>90</b>	<b>18</b>	<b>24</b>	<b>107</b>	<b>33</b>	<b>22</b>	<b>52</b>	<b>39</b>	<b>25</b>				

**Примечание.** “—” – данных нет, “+” – таксон присутствует, “-” – таксон отсутствует; k – космополит, Ha – голарктический вид, a-a – арктоальпийский вид, P – планктонный вид, PB – планктонно-бентосный вид, Ep – эпифит, i – индифферент, hl – галофил, hb – галобионт, oh – олигогалоф, mh – мезогалоф, alf – алкалофил, acf – ацидофил.

**Note.** “—” – no data, “+” – taxon is found, “-” – taxon not found; k – kosmopolitan, Ha – holarctic species, a-a – arctoalpine species, P – planktonic species, PB – plankton-benthic species, Ep – epiphyte, i – indifferent, hl – halophile, hb – halobiont, oh – oligogalob, mh – mesohalob, alf – alkaliphile, acf – acidophilus.



**Таблица 4.** Состав доминирующего комплекса фитопланктона водных объектов Харанорской ГРЭС в 2019 г.**Table 4.** Phytoplankton dominant composition in water bodies of the Kharanorskaya SDPP in 2019

Виды Species	Апрель April	Июль July	Октябрь October	D	pF	DF	Dt
<i>Aphanizomenon flosaquae</i>	—	+	—	17	32	26	81
<i>Chrysococcus rufescens</i>	+	—	+	19	35	32	91
<i>Dinobryon divergens</i>	+	—	+	21	40	11	28
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	+	+	—	45	85	43	51
<i>S. minutulus</i>	—	+	—	24	45	43	96
<i>Nitzschia graciliformis</i>	+	—	—	32	60	28	47
<i>Fragilaria radians</i>	—	+	—	37	70	42	60
<i>Asterionella formosa</i>	+	+	—	26	49	25	51
<i>Peridinium</i> sp.	—	+	+	8	15	13	87
<i>Gymnodinium paradoxum</i>	—	—	+	8	15	13	87
<i>Elakatothrix genevensis</i>	—	—	+	25	47	21	45
<i>Oocystis lacustris</i>	—	—	+	18	53	21	40
<i>O. borgei</i>	—	—	+	19	36	17	47
<i>Pseudopediastrum boryanum</i>	—	—	+	19	36	9	25
<i>Scenedesmus ellipticus</i>	—	+	+	38	72	15	21
<i>Tetrastrum komarekii</i>	—	—	+	22	42	13	21

**Примечание.** D – число проб, в которых данный вид занимал одно из трех первых мест по численности, pF – частота встречаемости, DF – частота доминирования, Dt – порядок доминирования.

**Note.** D is the number of samples in which species occupied one of the first three places in abundance; pF – occurrence frequency of; DF – dominance frequency; Dt – dominance order.

В сезонном цикле развития фитопланктона максимум обилия в водохранилище приходился на летний период, в водоподводящем и дренажном каналах – на осенний (рис. 7).

Весенний фитопланктон носил преимущественно диатомовый характер (25–80% от общей численности и 35–98% от общей биомассы) с незначительным участием хризифитовых водорослей. В толще воды преобладали *S. hantzschii* (30–68% от общей численности и 39–62% от общей биомассы), *N. graciliformis* (10–15% и 25–64%), *A. formosa* (11–28% и 15–18%). На долю золотистой водоросли *C. rufescens* приходилось 12–16% от общего количества фитопланктона.

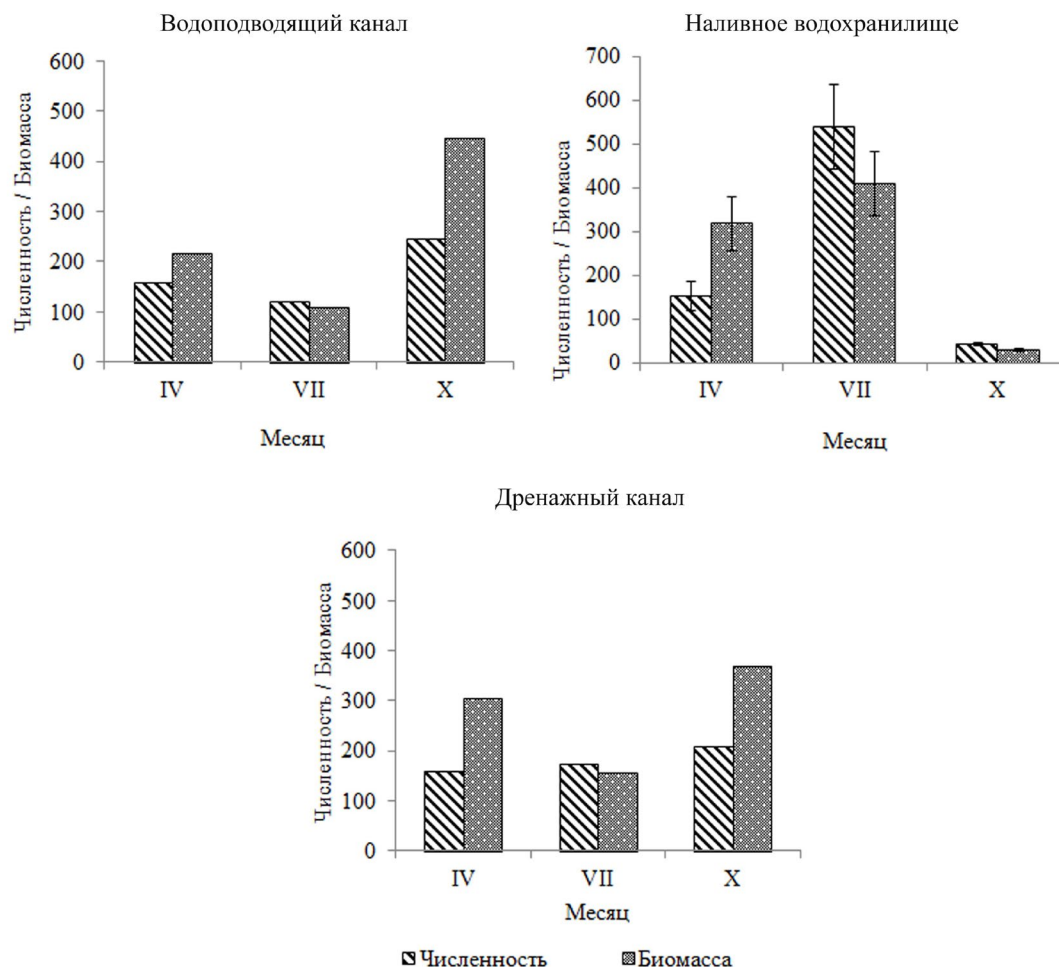
В летнем фитопланктоне наибольшую роль в формировании общей численности и биомассы водорослей играли представители отделов Cyanobacteria (5–80% от общей численности и 5–50% от общей биомассы), Bacillariophyta (20–80% и 30–90%), Chlorophyta (20–40% и 2–45%). Доля Dinophyta в общей биомассе составляла 3–30%. У цианобактерий превалировал *A. flosaquae*, на долю которого приходилось 20–30% всей численности водорослей планктона. У диатомовых преобладали *A. formosa* (19–55% и 15–46%) и *F. radians* (19–64% и 35–72%), у зеленых – *S. ellipticus*, у динофитовых – *Peridinium* sp.

Осенью по численности преобладали зеленые (до 72%), золотистые (2–75%) и харовые водоросли (20–42%). Из хлорофитовых доми-

нировали *O. lacustris* (14–38%), *S. ellipticus* (19–37%), *T. komarekii* (15–16%), *C. microporum* (12–20%), из золотистых – *C. rufescens* (24–74%), *D. divergens* (12–26%), из харовых – *E. genevensis* (25–42%). В формировании общей биомассы ведущая роль принадлежала зеленым (до 80%), диатомовым (до 75%) и золотистым (до 60%) водорослям. На некоторых станциях существенный вклад в создание биомассы вносили динофитовые (до 50%) и харовые (до 20%) водоросли. Из диатомей преобладали *N. graciliformis* (55–60%), *S. hantzschii* (13–37%), из зеленых – *O. lacustris* (до 50%), *O. borgei* (18–30%), из золотистых – *D. divergens* (17–62%), из динофитовых – *G. paradoxum* (13–51%), из харовых – *E. genevensis* (до 25%).

Среднее значение индексов разнообразия в апреле составляли: Шеннона –  $2.85 \pm 0.45$ , Пиелу –  $0.58 \pm 0.2$ , Симпсона –  $0.28 \pm 0.13$ , в июле –  $2.91 \pm 0.48$ ,  $0.58 \pm 0.06$  и  $0.28 \pm 0.09$ , в октябре –  $2.83 \pm 0.58$ ,  $0.67 \pm 0.19$ ,  $0.27 \pm 0.19$ , соответственно. Полученные значения индексов указывают на высокое биоразнообразие фитопланктонного сообщества.

*Межгодовые изменения фитопланктона водохранилища.* Анализ межгодовых изменений таксономического состава и обилия фитопланктона основан на сравнении результатов 2019 г. и данных, полученных в июле и октябре 2000–2002 гг. [Водоем-охладитель..., 2005 (Vodoyem-okhladitel'..., 2005)] и 2012–2013 г. [Афонин и др., 2014 (Afonin et al., 2014)] (табл. 5).



**Рис. 7.** Сезонная динамика общей численности и общей биомассы фитопланктона в водных объектах Харанорской ГРЭС в 2019 г.

**Fig. 7.** Seasonal dynamics of phytoplankton total abundance and total biomass in water bodies of the Kharanorskaya SDPP in 2019

**Таблица 5.** Изменение разнообразия и обилия фитопланктона Харанорского водохранилища в 2000–2019 гг.

**Table 5.** Changes in phytoplankton diversity and density of the Kharanor reservoir in 2000–2019

Характеристика Characteristics	2000–2002 гг.	2012–2013 гг.	2019 г.
Общее число таксонов	119	72	141
Число таксонов в отделе			
Cyanobacteria	22	6	15
Bacillariophyta	18	12	41
Chrysophyta	15	9	10
Cryptophyta	2	—	3
Dinophyta	3	4	4
Charophyta	—	—	8
Chlorophyta	59	39	56
Euglenophyta	—	2	4
Июль / July			
Численность, тыс. кл./л	761–2364	—	602–1126
Биомасса, мг/м <sup>3</sup>	3200–10400	—	441–889
Доминирующий комплекс	цианобактериально-диатомовый	—	диатомово-цианобактериальный с участием хлорофит
Доминирующие виды	<i>A. granulata</i> ; <i>C. meneghiniana</i> ; <i>G. lacustris</i>	—	<i>A. flosaquae</i> ; <i>A. formosa</i> ; <i>F. radians</i> ; <i>S. ellipticus</i>

Характеристика Characteristics	2000–2002 гг.	2012–2013 гг.	2019 г.
Октябрь / October			
Численность, тыс. кл./л	700–1586	56–123	43–209
Биомасса, мг/м <sup>3</sup>	2640.5–7838	99–236	16.5–368
Доминирующий комплекс	хризифитово-диатомовый	цианобактериально-хлорофитовый	хризифитово-хлорофитовый с участием харовых
Доминирующие виды	<i>A. granulata</i> ; <i>C. meneghiniana</i> ; <i>P. poculum</i> ; <i>K. ovum</i> ; <i>A. flosaquae</i>	<i>M. arcuatum</i> , <i>M. contortum</i> ; <i>A. flos-aqua</i> ; виды рода <i>Pedias-trum</i>	<i>O. lacustris</i> ; <i>S. ellipticus</i> ; <i>T. komarekii</i> ; <i>C. microporum</i> ; <i>C. rufescens</i> ; <i>D. divergens</i> ; <i>E. genevensis</i>

Выявлено увеличение видового богатства фитопланктона со 119 таксонов, рангом ниже рода до 141, что, возможно, обусловлено расширением сети станций в 2019 г. Увеличилось видовое богатство диатомовых водорослей, в основном за счет факультативно-планктонных видов родов *Fragilaria*, *Iconella*, *Diatoma*, *Meridion*, *Tabellaria*. Из фитопланктона исчезли некоторые виды, преимущественно зеленых (*Micractinium appendikulatum*, *M. quadrisetum*, *Coenocystis reniformis*, *C. obtusa*, *Coenochloris fotti* и др.) и золотистых (*Chromulina pirenigera*, *Chrysococcus cystophorus*, *Pseudokephyrion pilidum*, *P. schilleri*, *P. elipsoideum* и др.) водорослей.

Заметно изменилось соотношение ведущих отделов водорослей фитопланктона. В июле 2001 г. в фитопланктоне наблюдалось господство диатомей, бедность зеленых водорослей и незначительное количество цианобактерий [Водоем-охладитель..., 2005 (Vodoyem-okhladitel'..., 2005)]. В настоящее время летом намного возросла роль цианобактерий, а осенью – зеленых водорослей (в основном хлорококковых).

В 2000–2002 гг. в развитии фитопланктона Харанорского водохранилища отмечали три хорошо выраженных пика: в июне (диатомовые водоросли), в августе (цианобактерии) и в сентябре-октябре (диатомовые) [Водоем-охладитель..., 2005 (Vodoyem-okhladitel'..., 2005)]. В 2019 г. был наиболее выражен летний пик развития водорослей, вызванный цианобактериями и диатомеями. Отмечена тенденция снижения на один-два порядка обилия планктонных альгоценозов.

Уменьшение видового богатства и количества диатомовых водорослей, увеличение вклада синезеленых и зеленых водорослей при повышении тепловой нагрузки регистрируют и в других водоемах-охладителях [Девяткин, 1975 (Devyatkin, 1975); Лунева, 2014 (Luneva, 2014); Самойленко, Свирид, 2014 (Samoylenko, Svirid, 2014)]

#### Современное состояние зоопланктона.

Видовой состав планктонной фауны водных объектов Харанорской ГРЭС слагался из 52 таксонов рангом ниже рода (табл. 6). Среди Rotifera зарегистрировано 24 вида и 4 подвида (54% общего количества таксонов). Во всех обследованных водных объектах встречались 6 видов: *Conochilus unicornis*, *Filinia longiseta*, *Brachionus angularis*, *Synchaeta pectinata*, *S. kitina*, *Asplanchna priodonta*. Впервые отмечены 9 видов (*Conochiloides coenobasis*, *Epiphanes brachionus*, *E. macroura*, *Keratella cochlearis hispida*, *Brachionus variabilis*, *Anuraeopsis fissa*, *Trichocerca stylata*, *Notommata aurita*, *Polyarthra remata*).

Среди Cladocera зарегистрировано 15 видов (29% списка). Общими видами для водохранилища и каналов являлись три вида: *Daphnia galeata*, *Coronatella rectangula*, *Bosmina longirostris*. Впервые в водохранилище обнаружен *Pseudochydorus globosus*.

Среди Copepoda выявлено 9 видов (17% общего числа видов). Общими для всех водных объектов видами являлись *Cyclops vicinus* и *Thermocyclops crassus*.

В зоогеографическом отношении большинство отмеченных видов коловраток и ракообразных являются космополитами (50%), по биотопической приуроченности преобладают эврибионтные виды (39%), по способу питания – фильтраторы (68%), по способу локомоции – планктеры (42%) и виды, сочетающие ползание и плавание (37%) (рис. 8).

В зоопланктоне водохранилища отмечен 41 таксон рангом ниже рода, в подводящем канале – 27, в дренажном – 26. К часто встречающимся видам отнесены: *D. galeata*, *B. longirostris*, *C. vicinus*, *T. crassus* в водохранилище; *S. pectinata* в подводящем канале, *A. priodonta* и *B. longirostris* в дренажном канале.

**Таблица 6.** Таксономический состав, распределение и встречаемость видов зоопланктона водных объектов Харанорской ГРЭС в 2019 г.

**Table 6.** Taxonomic composition, occurrence and ecological and geographical characteristics of zooplankton in water bodies of the Kharanorskaya SDPP in 2019

Таксон Taxon	Эколого-географическая характеристика Ecological and geographical characteristics			Водоем-охладитель Cooling reservoir			Подводящий канал Water supply channel			Дренажный канал Drenage channel		
	Распростра- нение Distribution	Местообитание Habitat	Экогруппа Ecogroup	Встречаемость <sup>1</sup>			IV	VII	X	IV	VII	X
				IV	VII	X						
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<b>Rotifera</b>												
<i>Bdelloidea</i> gen. sp.	–	–	5a	-	++	-	-	-	+	-	+	-
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet, 1892	Г	Eut	10	-	+++	-	-	+	-	-	+	-
<i>Conochiloides coenobasis</i> Skorikov, 1914	Г	Eut	10	-	+++	-	-	-	-	-	-	-
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	К	Eut	1a	+++	+++	-	+	+	-	-	+	-
<i>Proales</i> sp.	–	–	4a	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Epiphanes brachionus</i> (Ehrenberg, 1837)	К	L	4a	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>E. macroura</i> (Barrios et Dalay, 1894)	К	Pl	4a	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	К	Eut	4a	-	-	-	-	+	+	-	+	-
<i>Brachionus angularis</i> Gosse, 1851	К	Eut	4a	+++	-	-	+	-	-	+	-	-
<i>B. quadridentatus quadridentatus</i> Hermann, 1783	К	L	4a	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. q. cluniorbicularis</i> Skorikov, 1894	К	L	4a	-	-	-	+	-	-	+	-	-
<i>B. variabilis</i> (Hempel, 1896)	Г	Pl	4a	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	К	Eut	1a	+++	-	+++	-	-	-	+	-	-
<i>K. c. tecta</i> (Gosse, 1851)	К	Eut	1a	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>K. c. hispida</i> (Lauterborn, 1898)	Г	L, Ph	1a	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>K. quadrata</i> (Müller, 1786)	К	Eut	1a	+++	-	+	+	-	+	-	-	-
<i>Notholca acuminata</i> (Ehrenberg, 1832)	К	Pl	1a	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>N. squamula</i> (Müller, 1786)	К	Pl	1a	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Anuraeopsis fissa</i> Gosse, 1851	К	L	1a	-	+++	-	-	-	-	-	-	-
<i>Notommata aurita</i> Müller, 1786	К	Ph	5a	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Trichocerca stylata</i> (Gosse, 1851)	К	pL	5a	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>T. (Diurella)</i> sp.	–	–	5a	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof, 1891)	Г	Pl	3a	+++	-	+++	-	-	-	-	-	-
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg, 1832	К	Eut	2a	+	-	+++	+	+	+	+	-	+
<i>S. kitina</i> Rousselet, 1902	Г	Pl	2a	++	+	+	-	-	+	+	-	+
<i>Polyarthra remata</i> Skorikov, 1896	Г	Pl	36	+++	++	-	+	-	-	-	-	-
<i>P. vulgaris</i> Carlin, 1943	П	Eut	36	-	-	+++	-	-	-	+	-	-
<i>P. dolychoptera</i> Idelson, 1925	П	Eut	36	-	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	К	Eut	2a	++	+	+++	-	+	+	+	+	+
<b>Crustacea</b>												
<i>Diaphanosoma dubium</i> Manuilova, 1964	Г	Pl	16	+	+++	-	-	+	-	-	+	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Simocephalus vetulus</i> (Müller, 1776)	К	L, Ph	9	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Daphnia galeata</i> G.O. Sars, 1864	Г	Pl	16	+++	+++	+++	-	+	+	-	-	+
<i>Ilyocryptus sordidus</i> (Lievin, 1848)	П	Bt	56	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller, 1785)	К	Eut	16	+++	+++	+++	-	+	+	+	+	+
<i>Bosminopsis deitersi</i> Richard, 1897	К	Eut	16	-	+	-	-	-	-	-	-	+
<i>Eurycercus lamellatus</i> (Müller, 1785)	Г, Э, Н	Bt, Ph	56	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1785)	К	Eut	56	-	+	+	-	-	-	-	+	+
<i>Ch. ovalis</i> Kurz, 1875	Г	L	56	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Pseudochydorus globosus</i> (Baird, 1843)	Г	Ph	56	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Coronatella rectangula</i> Sars, 1862	К	Eut	56	-	+	+	-	+	-	-	+	-
<i>Alona costata</i> Sars, 1862	К	L, Ph	56	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>A. guttata</i> Sars, 1862	Г	Bt	56	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Monospilus dispar</i> Sars, 1862	Г	Bt	56	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Heterocope appendiculata</i> Sars, 1863	Г	Pl	2b	+	-	+++	-	-	-	-	-	+
<i>Neutrodiaptomus incongruens</i> (Poppe, 1888)	П	L	1b	-	++	+	-	-	-	-	-	+
<i>Sinodiaptomus sarsi</i> (Rylov, 1923)	Г	L	1b	-	+++	+++	-	-	-	-	-	-
Nauplii Diaptomidae	-	-	-	+++	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Macrocyclops albidus</i> (Jurine, 1820)	Г	Bt, L	8	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)	К	Eut	66	+	++	+	-	-	-	-	-	+
<i>E. macruioides</i> (Lilljeborg, 1901)	П	L	66	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin, 1875	П	Eut	8	+++	++	+++	-	-	+	-	-	+
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	П	Eut	8	++	++	+	-	+	-	-	-	-
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer, 1853)	К	Eut	8	+++	+++	+++	-	+	-	-	+	-
Nauplii et copepoditi Cyclopoida	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-
Harpacticoida	-	-	66	-	++	-	-	+	-	-	+	-
<b>Всего таксонов</b>				<b>22</b>	<b>28</b>	<b>20</b>	<b>11</b>	<b>13</b>	<b>13</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>14</b>

**Примечание.** <sup>1</sup> – встречаемость видов: +++ – вид встречается часто (>50% проб), ++ – вид обычный (21–49% проб), + – вид редкий (<20% проб); “-” – вид не обнаружен, “-” – данных нет, “\*” – вид зарегистрирован впервые; К – космополиты, Г – Голарктическая область, П – Палеарктическая область, Э – Эфиопская область, Н – Неотропическая область; Pl – планктонный, Bt – бентический, L – литоральный, Ph – фитофильный, Eut – эвритопный; 1/а,б,в – плавание/первичная фильтрация, вертикация, 2/а – плавание/захват и всасывание, 3/б – плавание/активный захват, 4/а – плавание и ползание/вертикация, 5/а,б – ползание и плавание/всасывание, вторичная фильтрация, 6б – ползание и плавание/собираание, 8 – ползание и плавание/активный захват, 9 – плавание и прикрепление к субстрату/первичная фильтрация, 10 – прикрепление к субстрату/вертикация.

**Note.** 1 – occurrence of species: +++ – species occurs frequently (> 50% of samples), ++ – common species (21–49% of samples), + – rare species (<20% of samples); “-” – species not found, “-” – no data, “\*” – species is registered for the first time; K – cosmopolitans, G – Holarctic region, P – Palearctic region, E – Ethiopian region, N – Neotropical region; Pl – planktonic, Bt – benthic, L – littoral, Ph – phytophilic, Eut – eurytopic; 1/a,b,c – floating/primary filtration, 2/a – floating/gripping and suction, 3/b – floating/active gripping, 4/a – floating and crawling/filtration, 5/a,b – crawling and floating/suction, secondary filtration, 6b – crawling and floating/gathering, 8 – crawling and floating/active gripping, 9 – floating and attachment to the substrate/primary filtration, 10 – attachment to the substrate/filtration.

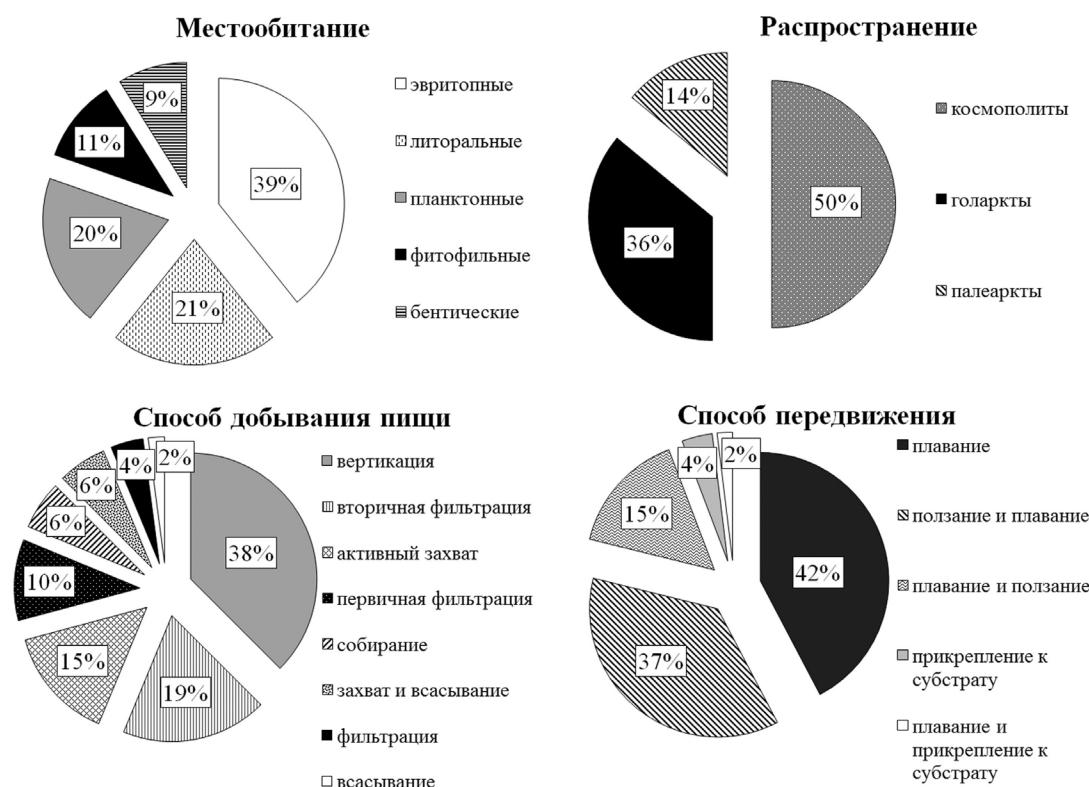


Рис. 8. Эколого-географическая характеристика зоопланктона гидросооружений Харанорской ГРЭС в 2019 г.

Fig. 8. Ecological and geographical characteristics of zooplankton in water bodies of the Kharanorskaya SDPP in 2019.

Весенний зоопланктон характеризовался интенсивным развитием ротаторного комплекса (до 97% численности зоопланктона) (рис. 9). Наиболее массовыми были *Keratella cochlearis* (35–93% общей численности) и *K. quadrata* (5–16%), ювенильные стадии ракообразных *B. longirostris* (9–18%) и *C. vicinus* (5–17%). На отдельных станциях в состав доминирующего комплекса входили *B. angularis* (5–8%), *P. remata* (5–11%), *T. crassus* (5–7%) и *Sinodiaptomus sarsi* (6%). Основу биомассы формировали *C. vicinus* (15–74% биомассы сообщества), *B. longirostris* (8–56%), *T. crassus* (6–21%). Развитие коловраток определялось обилием мелких, хорошо потребляемых форм водорослей (в частности, хлорококковых).

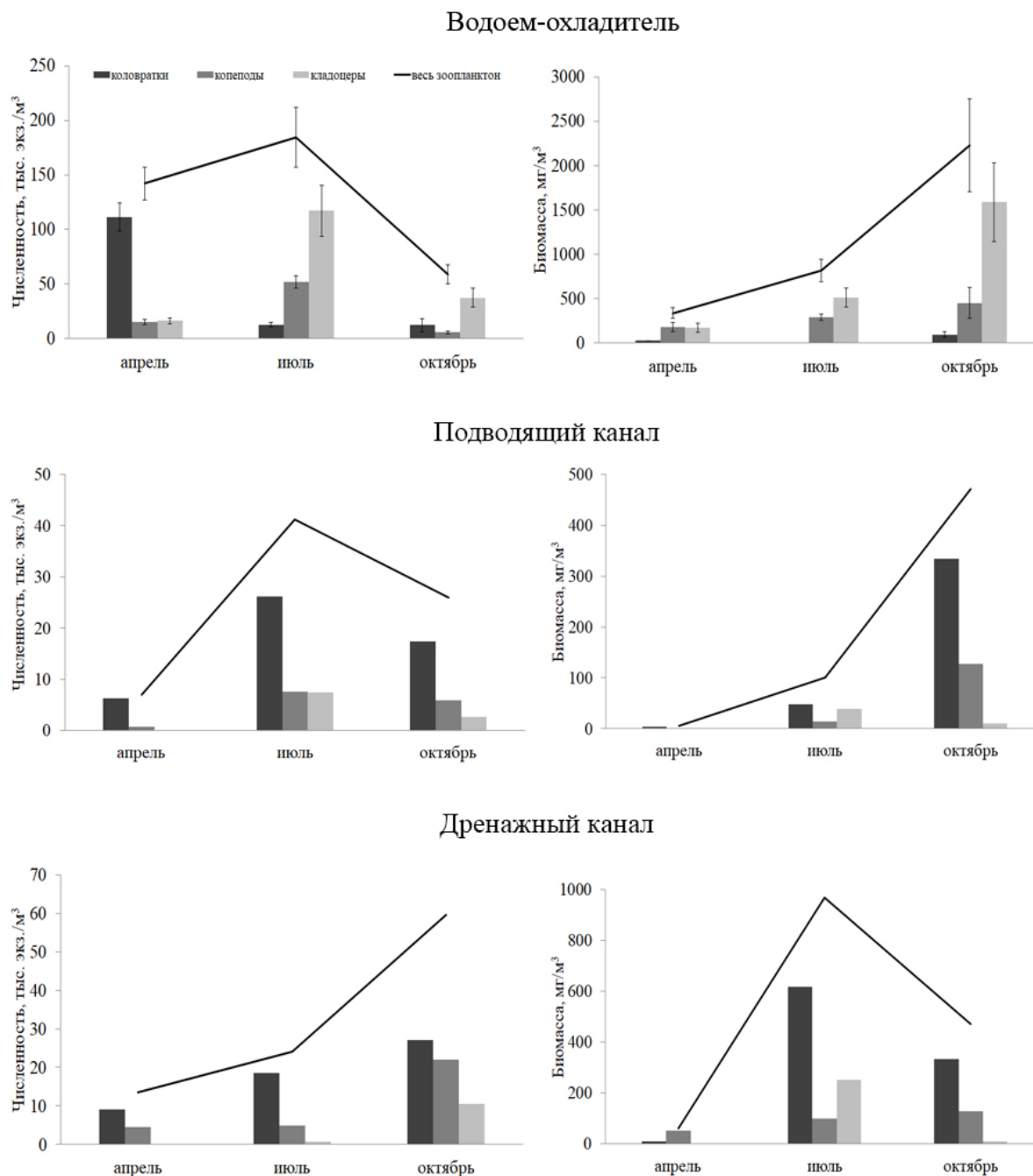
Летом ядро сообщества состояло из мелких ракообразных *B. longirostris* и *T. crassus*, вместе образующих 70–97% численности и 78–97% биомассы зоопланктона. Коловратка *F. longiseta* формировала 5–7% численности зоопланктона. Установлено, что массовое развитие ветвистоусых рачков совпадало с подъемом численности цианобактерий, диатомовых и зеленых водорослей. В 2019 г. не зарегистрирована летняя “депрессия” зоопланктона, которую отмечали в водохранилище в 2000-х гг., она была вызвана вы-

сокой температурой воды и низким содержанием растворенного кислорода [Афони́на, 2012 (Afonina, 2012)].

В октябре основным структурообразующим видом зоопланктона была *D. galeata*, на долю которой приходилось 51–81% общей численности и 30–90% биомассы. Содоминантами были *C. vicinus* (5–10% численности) и *S. sarsi* (6–33% биомассы).

Средние значения индексов видового разнообразия Шеннона с апреля по октябрь варьировали от  $1.69 \pm 0.8$  до  $1.94 \pm 0.16$ , выравнивания – от  $0.45 \pm 0.05$  до  $0.53 \pm 0.04$  и доминирования – от  $0.43 \pm 0.05$  до  $0.58 \pm 0.04$ . Это указывает на эвтрофный статус водоема-охладителя и доминирование одного-двух видов [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)].

Экосистемы обследованных каналов можно характеризовать как лотические, в них во все биологические сезоны доминировали коловратки. В подводящем канале весной преобладали виды рода *Synchaeta*, формирующие суммарно 69% всей численности, летом – *F. longiseta*, *C. unicornis* и *P. vulgaris* (58%), осенью – *S. pectinata*, *A. priodonta* и *S. kitina* (62%). Основу биомассы создавали коловратки (*S. pectinata*, *A. priodonta*) и ракообразные (*B. longirostris*, *C. vicinus*, *T. crassus*) (рис. 9).



**Рис. 9.** Сезонные изменения численности и биомассы зоопланктона водных объектов Харанорской ГРЭС в 2019 г.

**Fig. 9.** Seasonal changes in the zooplankton abundance and biomass in water bodies of the Kharanorskaya SDPP in 2019.

В зоопланктоне дренажного канала в весенний и летний месяцы преобладали коловратки (66–77% от общей численности): *S. oblonga*, *B. angularis*, *K. cochlearis*, *F. longiseta*, *C. unicornis*, *A. priodonta*, осенью – преимущественно ракообразные *C. vicinus*, *D. galeata*, *B. longirostris*, образующие суммарно 53% численности зоопланктона (рис. 9).

Межгодовая изменчивость зоопланктона водохранилища проанализирована по материалам, полученным в июле 2001, 2007 и

2019 гг. и октябре 1995, 2000–2002, 2012–2013 и 2019 гг. (табл. 7).

Значительное варьирование общей численности и биомассы зоопланктона характерно для водоемов с высокой антропогенной нагрузкой [Rickett, Watson, 1983; Столбунова, 1985 (Stolbunova, 1985); Протасов и др., 2011 (Protasov et al., 2011); Афолина, 2012 (Afonina, 2012)]. Процентное соотношение общей численности таксономических групп Rotifera/Copepoda/Cladocera изменился в пользу

Cladocera (коэффициент детерминации ( $R^2$ ) 0.55–0.88). Повышение индекса  $N_{\text{Clad}}/N_{\text{Cоп}}$  ( $R^2 = 0.71$ ) также отражает преобладание кладоцер,

характеризующихся широкой толерантностью к факторам среды [Полунина, 2006 (Polunina, 2006); Вербицкий, 2012 (Verbitskiy, 2012)].

**Таблица 7.** Межгодовая динамика структуры и разнообразия зоопланктона водоема-охладителя Харанорской ГРЭС (среднее по водоему)

**Table 7.** Interannual dynamics of the zooplankton structure and diversity in cooling reservoir of the Kharanorskaya SDPP (average for the reservoir)

Параметры Parameters	Месяц/Год, Month/Year						
	VII/2001		VII/2007			VII/2019	
Число видов	21		14			28	
N, тыс. экз./м <sup>3</sup>	70±12		56±7			184±28	
N%	rot		59			11	
	cop		30			33	
	clad		11			56	
B, г/м <sup>3</sup>	0.7±0.1		0.6±0.1			0.8±0.1	
B%	rot		1			3	
	cop		74			40	
	clad		25			57	
w <sub>ср</sub> , мг	0.0094		0.0099			0.0043	
Виды доминанты	<i>B. longirostris</i>		<i>K. longispina</i>			<i>B. longirostris</i>	
$N_{\text{Clad}}/N_{\text{Cоп}}$	2.85		1.57			2.11	
$B_{\text{Cycl}}/B_{\text{Cal}}$	0.36		0.23			20.59	
$B_{\text{Crust}}/B_{\text{Rot}}$	306.87		136.11			207.93	
$H_n$	1.66		1.92			1.78	
$I_d$	0.40		0.41			0.46	
	X/1995	X/2000	X/2001	X/2002	X/2012	X/2013	X/2019
Число видов	25	14	15	14	9	8	12
N	17±4	52±7	38±11	88±10	65±16	66±16	59±9
N%	rot	12	37	35	1	1	20
	cop	48	10	7	54	37	11
	clad	40	53	58	45	63	69
B	1.1±0.2	0.6±0.0	0.4±0.1	3.0±0.7	1.4±0.3	1.1±0.3	2.2±0.5
B%	rot	1	13	1	0	0	9
	cop	38	43	6	51	37	20
	clad	61	44	93	49	63	74
w, мг	0.064	0.011	0.013	0.034	0.020	0.018	0.036
Виды доминанты	<i>T. crassus</i> , <i>D. galeata</i>	<i>B. longirostris</i> , <i>C. vicinus</i>	<i>B. longirostris</i> , <i>K. longispina</i>	<i>D. galeata</i> , <i>K. longispina</i>	<i>C. vicinus</i> , <i>B. longirostris</i>	<i>B. longirostris</i>	<i>D. galeata</i>
$N_{\text{Clad}}/N_{\text{Cоп}}$	0.71	1.25	7.37	5.46	0.91	5.05	7.59
$B_{\text{Cycl}}/B_{\text{Cal}}$	0.27	3.52	7.34	10.94	39.13	52.51	0.79
$B_{\text{Crust}}/B_{\text{Rot}}$	96.35	4.56	7.17	603.20	232.60	582.5	46.39
$H_n$	3.04	2.53	1.97	2.24	1.93	1.46	1.69
$I_d$	0.24	0.22	0.48	0.65	0.42	0.58	0.58

**Примечание.** N – численность, B – биомасса, N% – доля таксономических групп по численности, B% – то же по биомассе, w – средняя индивидуальная масса зоопланктона; rot – Rotifera, cop – Copepod, clad – Cladocera;  $N_{\text{Clad}}/N_{\text{Cоп}}$  – соотношение численности Cladocera и Copepoda,  $B_{\text{Cycl}}/B_{\text{Cal}}$  – отношение биомасс Cyclopoida и Caanoida,  $B_{\text{Crust}}/B_{\text{Rot}}$  – соотношение биомасс Crustacea и Rotifera;  $H_n$  – индекс Шеннона по численности.  $I_d$  – индекс доминирования.

**Note.** N – abundance, B – biomass, N% – share of taxonomic groups by abundance, B% – the same by biomass, w – average individual mass of a zooplankton; rot – Rotifera, cop – Copepoda, clad – Cladocera;  $N_{\text{Clad}}/N_{\text{Cоп}}$  – ratio of Cladocera and Copepoda abundances;  $B_{\text{Cycl}}/B_{\text{Cal}}$  – the ratio of Cyclopoida and Calanoida biomasses,  $B_{\text{Crust}}/B_{\text{Rot}}$  – ratio of Crustacea and Rotifera biomasses;  $H_n$  – Shannon's index by abundance,  $I_d$  – dominance index.



В многолетнем аспекте, в ротаторном сообществе прослеживается тенденция увеличению их разнообразия ( $R^2 = 0.62$ ) и доли в общей численности ( $R^2 = 0.61$ ). Отмечено сокращение количества видов ракообразных ( $R^2 = 0.72$ ) при увеличении их представленности в планктоне ( $R^2 = 0.42$ ). Увеличение индекса доминирования ( $R^2 = 0.42$ ) указывает на усиление доминирования одного-двух видов, что характерно для эвтрофных водоемов [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996)]. Также отмечено снижение общей биомассы зоопланктона ( $R^2 = 0.73$ ), вследствие преобладания в планктоне мелкоразмерных групп животных. Средневзвешенная биомасса зоопланктона в 2019 г. составила  $1.03 \text{ г/м}^3$ , 2012–2013 гг. –  $0.87 \text{ г/м}^3$ , в 2002 –  $1.24 \text{ г/м}^3$ , в 2001 –  $1.65 \text{ г/м}^3$ .

Доминирующий комплекс зоопланктона в формирующихся водных экосистемах претерпевает значительные изменения в межгодовых и внутригодовых аспектах [Россолимо, 1977 (Rossolimo, 1977)]. Основу летнего и осеннего зоопланктоценоза во все

годы исследований чаще всего формировала кладоцера *B. longirostris*. В 2019 г. отмечено увеличение количества каланоидных копепод, которые отсутствовали в 2007 г. [Афони́на, 2012 (Afonina, 2012)], но единично встречались в 2012–2013 гг. [Афонин и др., 2014 (Afonin et al., 2014)]. Установлено (Zheng et al., 2014; Афони́на, 2018 (Afonina, 2018)), что наибольшее обилие *S. sarsi* наблюдается в период максимального развития цианобактерий.

Зарегистрировано увеличение обилия коловраток. Эта группа беспозвоночных практически полностью отсутствовала в зоопланктоне в 2012–2013 гг. [Афонин и др., 2014 (Afonin et al., 2014)]. Но в 2019 г. не обнаружена *Kellicottia longispina*, вид был многочисленным ( $4000 \text{ тыс. экз./м}^3$ ) в 2000-х гг. [Афони́на, 2012 (Afonina, 2012)]. Многолетние флуктуации состава доминантов, общей численности и биомассы зоопланктона подводящего и дренажного каналов находятся в пределах вариаций предыдущих лет исследований [Афони́на, 2012 (Afonina, 2012)].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Современный планктон водных объектов системы охлаждения Харанорской ГРЭС (водохранилище-охладитель, подводящий и дренажный каналы) содержит 141 вид, формы и разновидности водорослей и 52 вида с подвидами беспозвоночных. В составе альгофлоры Харанорского водохранилища идентифицировано 138 таксонов рангом ниже рода водорослей, подводящего канала – 58 таксонов, дренажного – 50. Планктонная фауна водоема-охладителя состоит из 41 таксона, подводящего канала – из 27 видов и дренажного – из 26. Наибольшее видовое богатство альгофлоры составляют представители, характеризующиеся как планктонные и факультативно-планктонные, широко распространенные, пресноводные, алкалофилы и индифференты. В видовом составе планктонной фауны преобладают космополиты, эврибионты, фильтраторы и свободно парящие.

Максимум развития фитопланктона в водохранилище приходится на лето, в водоподводящем и дренажном каналах – на осень. Для зоопланктона водоема-охладителя и подводящего канала характерен летний подъем численности и нарастание биомассы к осени. В дренажном канале наибольшая плотность зоопланктонов отмечена весной.

Анализ многолетних наблюдений планктонных биоценозов Харанорского водохранилища показал увеличение видового богатства диатомовых водорослей и коловраток, сокращение зеленых и золотистых водорослей. Выявлена тенденция к снижению общего количества планктона при увеличении обилия отдельных групп (цианобактерии, зеленые водоросли, коловратки и кладоцеры).

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарят сотрудников лаборатории водных экосистем ИПРЭК СО РАН в помощи отбора планктонных проб.

Работа выполнена в рамках Программы фундаментальных научных исследований СО РАН (проект № IX.137.1.1.) при финансовой поддержке “Харанорская ГРЭС” АО “Интер РАО – Электрогенерация”.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 190 с.  
Афонин А.В., Афони́на Е.Ю., Ташлыкова Н.А., Горлачева Е.П., Цыбекмитова Г.Ц., Куклин А.П., Базарова Б.Б., Салтанова Н.В. Современное состояние экосистемы водоема-охладителя Харанорской ГРЭС и оценка эф-

- фективности вселения растительноядных рыб // Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы: сб. матер. Ярославль: Филигрань, 2014. Т. 1. С. 115–118.
- Афони́на Е.Ю. Зоопланктон наливного водохранилища-охладителя Харанорской ГРЭС (Забайкалье): динамика формирования разнообразия и экология. Дисс. канд. биол. наук. Иркутск, 2012. 186 с.
- Афони́на Е.Ю. Некоторые черты морфологии *Sinodiaptomus sarsi* (Rylov 1923) (Copepoda, Calanoida) (Забайкальский край) // Зоол. журн. 2018. Т. 97. № 10. С. 1255–1263. DOI: 10.1134/S0044513418100033.
- Афони́на Е.Ю., Куклин А.П., Ташлыкова Н.А., Цыбекмитова Г.Ц., Афонин А.В., Базарова Б.Б., Матафонов П.В., Матвеева М.О. Гидрохимическая и гидробиологическая характеристика водных объектов в районе Харанорской ГРЭС (по данным 2019 г.) // Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы: сб. матер. Ярославль: Филигрань, 2020. С. 8–11.
- Баканов А.И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии / Отв. ред. Розенберг Г.С. Тольятти: СамНИЦ РАН, 2005. С. 37–67.
- Балушкина Е.Б., Винберг Г.Г. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем / Отв. ред. Винберг Г.Г. Л.: Наука, 1979. С. 16–172.
- Боруцкий Е.В., Степанова Л.А., Кос М.С. Определитель Calanoida пресных вод СССР. СПб.: Наука, 1991. 504 с.
- Вербицкий В.Б. Температурный оптимум, преферендум и термотолерантность пресноводных ракообразных (Cladocera, Isopoda, Amphipoda). Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Борок: ИБВВ РАН, 2012. 49 с.
- Водоем-охладитель и его жизнь / М.Ц. Итигилова [и др.] / Отв. ред. Кириллов В.В. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2005. 192 с.
- Девяткин В.Г. Влияние подогретых вод на фитопланктон Иваньковского водохранилища // Экология организмов водохранилищ-охладителей. М.: Наука, 1975. С. 292.
- Каратаев А.Ю. Влияние подогрева на комплекс беспозвоночных литорали водоема-охладителя ТЭС оз. Лукомского // Биология внутр. вод. 1988. № 80. С. 32–35.
- Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л.: Наука, 1969. Т. 1. 658 с.
- Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР (Rotatoria). Л.: Наука, 1970. 744 с.
- Кожова О.М. Формирование фитопланктона Братского водохранилища // Формирование природных условий и жизни Братского водохранилища / Отв. ред. Галазий Г.И. М.: Наука, 1970. С. 7–26.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом, 2015. 284 с.
- Лунева Е.В. Оценка влияния атомных электростанций России на экосистемы водоемов-охладителей // Известия КГТУ. 2014. № 34. С. 20–33.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 198 с.
- Новоселова Т.Н., Протасов А.А. Фитопланктон водоемов-охладителей техно-экосистем атомных и тепловых электростанций (обзор) // Гидробиол. журн. 2014. Т. 50, № 6. С. 58–69.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2: Ракообразные. СПб.: Наука, 1995. С. 34–128.
- Погребов В.Б., Рябова В.Н. Индикация экосистемных нарушений в условиях антропогенного термального градиента в Финском заливе по планктону // Экология. 1988. № 4. С. 39–45.
- Полунина Ю.Ю. Сообщество ветвистоусых ракообразных (Crustacea, Cladocera) в специфических условиях эстуария (на примере системы р. Преголя – Вислинский залив). Дисс. ... канд. биол. наук. Калининград, 2006. 141 с.
- Попова Т.Г. Эвгленовые водоросли. М.: Сов. наука, 1955. 282 с.
- Россолимо Л.Л. Изменение лимнических экосистем под воздействием антропогенного фактора. М.: Наука, 1977. 144 с.
- Садчиков А.П. Методы изучения пресноводного фитопланктона. М.: Университет и школа, 2003. 157 с.
- Салазкин А.А., Лаврентьева Г.М. Оценка степени использования фитопланктона зоопланктоном в условиях опытных озер // Гидробиологическая характеристика различных рыбохозяйственных водоемов европейской части РСФСР. / Отв. ред. Салазкин А.А. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 1981. С. 31–46.
- Самойленко В.М., Свирид А.А. Многолетние изменения фитопланктона водоема-охладителя // Альгология. 2014. № 24 (3). С. 371–375.
- Смирнов Н.Н. Chydoridae фауны мира // Фауна СССР. Ракообразные. Л.: Наука, 1971. Т. 1. Вып. 2. 531 с.
- Столбунова В. Н. Многолетняя динамика зоопланктона Иваньковского водохранилища // Водные сообщества и биология гидробионтов / Отв. ред. Яковлев В.Н. Л.: Наука, 1985. С. 50–59.
- Протасов А.А., Семенченко В.П., Силаева А.А., Тимченко В.М., Бузевич И.Ю., Гулейкова Л.В., Дьяченко Т.Н., Морозова А.А., Юришинец В.И., Ярмошенко Л.П., Примаков А.Б., Морозовская И.А., Масько А.Н., Голод А.В. Техно-экосистема АЭС. Гидробиология, абиотические факторы, экологические оценки. Киев: Институт гидробиологии НАН Украины, 2011. 234 с.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М.: МГУ, 1980. 464 с.
- Чуйков Ю.С. Материалы к кадастру планктонных беспозвоночных бассейна Волги и северного Каспия. Коловратки (Rotatoria). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. 196 с.
- Шуйский В.Ф., Евдокимов И.И., Домпальм Е.И. Оценка уровня локального “теплового загрязнения” в водоемах-охладителях // Влияние теплового и органического загрязнения на биоту водоемов-охладителей. СПб.: ГосНИОРХ, 1995. С. 82–86.

- Afonina E.Yu., Tashlykova N.A. The plankton community structure in the zones with different thermal condition (Kharanorskaya TPP cooling pond, Transbaikalia) // IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci. 2019. 321. 012055.
- Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase [Электронный ресурс]. 2019. Режим доступа: <http://www.algaebase.org>.
- Hartley B. Atlas of British Diatoms. Bristol. Biopress. Ltd, 1996. 601 p.
- Hindak F. Studies on Chlorococcal algae (Chlorophyceae). I. Biol. Prace. Bratislava, 1977. Vol. 23. № 4. 192 p.
- Hindak F. Studies on Chlorococcal algae (Chlorophyceae). II. Biol. Prace. Bratislava, 1980. Vol. 26. № 6. 196 p.
- Hindak F. Studies on Chlorococcal algae (Chlorophyceae). III. Biol. Prace. Bratislava, 1984. Vol. 30. № 1. 310 p.
- Hindak F. Studies on Chlorococcal algae (Chlorococcaceae). IV. Biol. Prace. Bratislava, 1988. Vol. 34. № 1–2. 263 p.
- Hindak F. Studies on Chlorococcal algae (Chlorophyceae). V. Biol. Prace. Bratislava, 1990. Vol. 36. 225 p.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 1. Teil: Naviculaceae. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1986. 876 p. (Süßwasserflora von Mitteleuropa; Bd., 2/1).
- Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 2. Teil: Bacillariaceae, Epitemiaceae, Surirellaceae. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1988. 596 p. (Süßwasserflora von Mitteleuropa; Bd., 2/2).
- Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1991a. 576 p. (Süßwasserflora von Mitteleuropa; Bd., 2/3).
- Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 4. Teil: Achnanthaceae, Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema. Geamtliteraturverzeichnis. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1991b. 437 p. (Süßwasserflora von Mitteleuropa; Bd., 2/4).
- Popovský J., Pfister L.A. Dinophyceae (Dinoflagellida). Jena; Stuttgart: Gustav Fisher Verlag, 1990. 272 p. (Süßwasserflora von Mitteleuropa; Bd. 6).
- Rickett J.D., Watson R.L. Zooplankton community structure in Dardanelle reservoir, Arkansas, 1975–1982 // Arkansas Academy of Science Proceedings. 1983. Vol. XXXVII. P. 65–69.
- Ruttner-Kolisko A. Suggestions for biomass calculation of plankton rotifers // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. Stuttgart, 1977. Bd. 8. P. 71–76.
- Starmach K. Canophyta – sinice. Glaucophyta – glaucophity. Warszawa: PWN, 1966. 808 p. (Flora slodkovodna Polski; T.2).
- Starmach K. Chrysophyta I. Chrysophyceae – zlotowiciowce oraz wiclowce bezbarwne – zooflagellata wolnozyjące. Warszawa: PWN, 1968a. 598 p. (Flora slodkovodna Polski; T. 5).
- Starmach K. Chrysophyta III. Xanthophyceae – roznowiciowe. Warszawa; Krakow: PWN, 1968b. 394 p. (Flora slodkovodna Polski; T. 7).
- Starmach K. Cryptophyceae – kryptofity, Dinophyceae – dinofity, Raphidophyceae – Raphidofity. Warszawa; Krakow: PWN, 1974. 520 p. (Flora slodkovodna Polski; T. 4).
- Zheng Y., Jun Y., Jing Z., Xiaoqing Y., Lemian L., Hong L. Water stratification affects the microeukaryotic community in a subtropical deep reservoir // J. Eukaryot. Microbiol. 2014. Vol. 61. P. 126–133. DOI: 10.1111/jeu.12090

## REFERENCES

- Afonin A.V., Afonina E.Yu., Tashlykova N.A., Gorlacheva E.P., Tsybekmitova G.Ts., Kuklin A.P., Bazarova B.B., Saltanova N.V. Current state of ecosystem in the cooling reservoir of the Kharanorskaya SDPP and assessment of the herbivorous fish introduction. *Antropogennoe vliyanie na vodnye organizmy i ekosistemy. Materialy Konf.* [Anthropogenic impact on aquatic organisms and ecosystems. Mat. All-Russ. Conf.]. Yaroslavl', Filigran', 2014, vol. 1, pp. 115–118. (In Russian)
- Afonina E.Yu. Zooplankton in the filling cooling pond of Kharanorskaya TPP (Transbaikalia): the diversity formation dynamics and ecology. *Cand. Biol. Sci. Diss.* Irkutsk, 2012. 186 p. (In Russian)
- Afonina E.Yu. Some morphological features of *Sinodiaptomus sarsi* (Rylov 1923) (Copepoda, Calanoida) from the Zabaikalsky krai. *Zool. zhurn.*, 2018, vol. 97, no 10, pp. 1255–1263. doi: 10.1134/S0044513418100033 (In Russian)
- Afonina E.Yu., Kuklin A.P., Tashlykova N.A., Tsybekmitova G.Ts., Afonin A.V., Bazarova B.B., Matafonov P.V., Matveyeva M.O. Hydrochemical and hydrobiological characteristics of water bodies in the Kharanorskaya SDPP area (according to 2019). *Antropogennoe vliyanie na vodnye organizmy i ekosistemy. Materialy Konf.* [Anthropogenic impact on aquatic organisms and ecosystems. Mat. All-Russ. Conf.]. Yaroslavl', Filigran', 2014, vol. 1, pp. 8–11. (In Russian)
- Afonina E.Yu., Tashlykova N.A. The plankton community structure in the zones with different thermal condition (Kharanorskaya TPP cooling pond, Transbaikalia) // IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci., 2019, 321, 012055.
- Andronikova I.N. Structural and functional organization of zooplankton lake ecosystems of different trophic types. St.-Petersburg, Nauka, 1996. 189 p. (In Russian)
- Bakanov A.I. Quantitative methods of ecology and hydrobiology. *Kolichestvennyye metody ekologii i gidrobiologii* [Quantitative assessment of dominance in ecological communities], Tol'yatti, SamNTs RAN, 2005. pp. 37–67. (In Russian)
- Balushkina E.B., Vinberg G.G. General principles of the study of aquatic ecosystems. *Zavisimost' mezhdu massoj i dlinoj tela u planktonnykh zhivotnykh* [The relationship between body weight and length in planktonic animals], Leningrad, Nauka, 1979, pp. 169–172. (In Russian)
- Borutskii E. V., Stepanova L. A., Kos M. S. Guide to the Calanoida of the USSR fresh waters. St.-Petersburg, Nauka, 1991. 504 p. (In Russian)

- Chujkov Yu.S. Materials for the inventory of planktonic invertebrates in the Volga basin and the northern Caspian. Rotifers (Rotatoria). Tolyatti, IEVB RAN, 2000. 196 p. (In Russian)
- Devyatkin V.G. Ecology of organisms in cooling reservoirs. *Vliyaniye podogretykh vod na fitoplankton Ivan'kovskogo vodokhranilishcha* [Influence of heated waters on the Ivankovskoe reservoir phytoplankton], Moscow, Nauka, 1975, pp. 292. (In Russian)
- Fedorov V.D., Gil'manov T.G. Ecology. Moscow, MGU, 1980. 464 p. (In Russian)
- Hartley B. Atlas of British Diatoms. Bristol. Biopress. Ltd, 1996. 601 p.
- Hindak F. Studies on Chlorococcal algae (Chlorophyceae). I. Biol. Prace. Bratislava, 1977, vol. 23, no 4. 192 p.
- Hindak F. Studies on Chlorococcal algae (Chlorophyceae). II. Biol. Prace. Bratislava, 1980, vol. 26, no 6. 196 p.
- Hindak F. Studies on Chlorococcal algae (Chlorophyceae). III. Biol. Prace. Bratislava, 1984, vol. 30, no 1. 310 p.
- Hindak F. Studies on Chlorococcal algae (Chlorophyceae). IV. Biol. Prace. Bratislava, 1988, vol. 34, no 1–2. 263 p.
- Hindak F. Studies on Chlorococcal algae (Chlorophyceae). V. Biol. Prace. Bratislava, 1990, vol. 36. 225 p.
- Identification guide to the freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories. S.Ya. Tsalolikhin (ed.). St.-Petersburg, Nauka, 1995, vol. 2. pp. 34–128. (In Russian)
- Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. Available at: <http://www.algaebase.org>.
- Karataev A.Yu. The influence of heating on the invertebrate complex in the littoral zone of the TPP cooling reservoir – Lake Lukomsky. *Biologiya vnutrennikh vod*, 1988, no 80, pp. 32–35. (In Russian)
- Kiselev I. A. Plankton of the seas and continental waters. Vol. 1. Leningrad, Nauka, 1969. 658 p. (In Russian)
- Kozhova O.M. Phytoplankton formation of the Bratsk reservoir. *Formirovaniye prirodnikh usloviy i zhizni Bratskogo vodokhranilishcha* [Formation of natural conditions and life in the Bratsk reservoir], Moscow, Nauka, 1970. pp. 7–26. (In Russian)
- Korneva L.G. Phytoplankton in the Volga River basin reservoirs. Kostroma, Kostromskoy pechatnyy dom, 2015. 284 p. (In Russian)
- Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 1. Teil: Naviculaceae. Jena, Gustav Fischer Verlag, 1986. 876 p. (Süßwasserflora von Mitteleuropa; Bd., 2/1).
- Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 2. Teil: Bacillariaceae, Epitemiaceae, Surirellaceae. Jena, Gustav Fischer Verlag, 1988. 596 p. (Süßwasserflora von Mitteleuropa; Bd., 2/2).
- Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. Jena, Gustav Fischer Verlag, 1991a. 576 p. (Süßwasserflora von Mitteleuropa; Bd., 2/3).
- Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 4. Teil: Achnanthaceae, Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema. Geamtliteraturverzeichnis. Jena, Gustav Fischer Verlag, 1991b. 437 p. (Süßwasserflora von Mitteleuropa; Bd., 2/4).
- Kutikova L. A. Rotifers of the USSR fauna (Rotatoria). Leningrad, Nauka, 1970. 744 p. (In Russian)
- Luneva E.V. Assessment of Russian nuclear power plants on cooling pond ecosystems. *Izvestiya KGTU*, 2014, no 34, pp. 20–33. (In Russian)
- Magguran A.E. Ecological diversity and its measurement. Moscow, Mir, 1992. 181 p. (In Russian)
- Novoselova T.N., Protasov A.A. Phytoplankton in reservoirs-coolers of techno-ecosystems atomic and thermal power plants (review). *Gidrobiol. Zhurn.*, 2014, vol. 50, no 6, pp. 58–69. (In Russian)
- Pogrebov V.B., Ryabova V.N. Indication of ecosystem disturbances under conditions of an anthropogenic thermal gradient in the Gulf of Finland by plankton. *Ekologiya*, 1988, no 4. pp. 39–45. (In Russian)
- Popova T.G. Euglena algae. Moscow, Sov. nauka, 1955. 282 p. (In Russian)
- Popovský J., Pfister L.A. Dinophyceae (Dinoflagellida). Jena; Stuttgart, Gustav Fisher Verlag, 1990. 272 p. (Süßwasserflora von Mitteleuropa; Bd. 6).
- Rickett J.D., Watson R.L. Zooplankton community structure in Dardanelle reservoir, Arkansas, 1975–1982. *Arkansas Acad. Sci. Proc.*, 1983, vol. XXXVII. pp. 65–69.
- Rossolimo L.L. Changes in limnic ecosystems under the anthropogenic factor influences. Moscow, Nauka, 1977. 144 p. (In Russian)
- Ruttner-Kolisko A. Suggestions for biomass calculation of plankton rotifers. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 1977, vol. 8. pp. 71–76.
- Sadchikov A.P. Methods for studying freshwater phytoplankton. Moscow, Universitet i shkola, 2003. 157 p. (In Russian)
- Salazkin A.A., Lavrent'yeva G.M. Hydrobiological characteristics of various fishery reservoirs in the European part of the RSFSR. *Otsenka stepeni ispol'zovaniya fitoplanktona zooplanktonom v usloviyakh opytnykh ozer* [Assessment of the degree of phytoplankton utilization by zooplankton in the conditions of experimental lakes], Leningrad, GosNIORKh, 1981. pp. 31–46. (In Russian)
- Samoylenko V.M., Svirid A.A. Long-term changes in phytoplankton of cooling pond. *Al'gologiya*, 2014, vol. 24, no 3. pp. 371–375. (In Russian)
- Shuyskiy V.F., Yevdokimov I.I., Dompal'm E.I. Influence of thermal and organic pollution on the biota of cooling ponds. *Otsenka urovnya lokal'nogo "teplovogo zagryazneniya" v vodoyemakh-okhladitelyakh* [Assessment of the local "thermal pollution" level in cooling water bodies], St-Petersburg, GosNIORKh, 1995. pp. 82–86. (In Russian)
- Smirnov N. N. Chydoridae of the world fauna. Leningrad, Nauka, 1971, vol. 1. 531 p. (In Russian)
- Starmach K. Canophyta – sinice. Glaucophyta – glaucophity. Warszawa, PWN, 1966. 808 p. (Flora slodkovodna Polski; T.2).

- Starmach K. Chrysophyta I. Chrysophyceae – zlotowiciowce oraz wiclowce bezbarwne – zooflagellata wolnozyjące. Warszawa, PWN, 1968a. 598 p. (Flora słodkowodna Polski; T. 5).
- Starmach K. Chrysophyta III. Xanthophyceae – roznowiciowe. Warszawa; Krakow, PWN, 1968b. 394 p. (Flora słodkowodna Polski; T. 7).
- Starmach K. Cryptophyceae – kryptofity, Dinophyceae – dinofity, Raphidophyceae – Raphidofity. Warszawa; Krakow, PWN, 1974. 520 p. (Flora słodkowodna Polski; T. 4).
- Stolbunova V.N. Aquatic communities and aquatic biology. *Mnoroletnyaya dinamika zooplanktona Ivan'kovskoro vodokhranilishcha* [Long-term dynamics of zooplankton in the Ivankovskoe reservoir], Leningrad, Nauka, 1985. pp. 50–59. (In Russian)
- Polunina Yu.Yu. Community of cladocerans (Crustacea, Cladocera) in specific estuary conditions (on the example of the Pregolya– Vistula Lagoon system). *Cand. Biol. Sci. Diss.* Kaliningrad, 2006. 141 p. (In Russian)
- Protasov A.A., Semenchenko V.P., Silayeva A.A., Timchenko V.M., Buzevich I.YU., Guleykova L.V., D'yachenko T.N., Morozova A.A., Yurishinets V.I., Yarmoshenko L.P., Primak A.B., Morozovskaya I.A., Mas'ko A.N., Golod A.V. Techno-ecosystem of NPP. Hydrobiology, abiotic factors, environmental assessments. Kiev, Institut gidrobiologii NAN Ukrainy, 2011. 234 p. (In Russian)
- Verbitskiy V.B. Temperature optimum, preferendum and thermal tolerance of freshwater crustaceans (Cladocera, Isopoda, Amphipoda). *Extendend Abstract of Doct. Biol. Sci. Diss.* Borok, 2012. 49 p. (In Russian)
- Vodoyem-okhladitel' Kharanorskoj GRES i ego zhizn'* [Cooling pond of the Kharanorskaya SDPP and his life]. Novosibirsk, SB RAS, 2005. 191 p. (In Russian)
- Zheng Y., Jun Y., Jing Z., Xiaoqing Y., Lemian L., Hong L. Water stratification affects the microeukaryotic community in a subtropical deep reservoir. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 2014, vol 61, pp. 126–133. doi: 10.1111/jeu.12090

## PLANKTONIC COMMUNITY IN WATERBODIES OF THE KHARANORSKAYA SDPP: CURRENT STATE AND DINAMICS

**E. Yu. Afonina, N. A. Tashlykova**

*Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology SB RAS  
672014, Chita, Nedorezova st., 16a, Russia, e-mail: kataff@mail.ru*

This paper presents the results of studies of phyto- and zooplankton communities in reservoirs of the Kharanorskaya SDPP cooling system (cooling pond, water supply and drainage channels), conducted in April, July and October of 2019. Long-term changes in the diversity and structure of planktonic associations during 1995–2019 are analyzed. A total of 141 taxa of algae ranked below the genus level and 52 taxa of invertebrates are identified in plankton. The phytoplankton total abundance and total biomass changed from 20 to  $742 \times 10^3$  cells/l and from 65 to 711 mg/m<sup>3</sup>; zooplankton, from 7 to  $212 \times 10^3$  ind./m<sup>3</sup> and from 0.01 to 2.7 g/m<sup>3</sup>. The greatest abundance of algae was observed in summer and autumn, invertebrates – in spring and summer. Long-term observations of planktonic biocenoses show an increase in the species richness of diatoms and rotifers and a decrease in green algal and chrysophytes. Also there is a tendency towards a decrease in the phyto- and zooplankton total abundance as the abundance of cyanophytes, green algal, rotifers and cladocerans increases.

**Keywords:** phytoplankton, zooplankton, species composition, abundance, biomass, seasonal and interannual dynamics, cooling pond, drainage and water supply channels, Kharanorskaya SDPP

## ЗООПЛАНКТОН МАЛЫХ ОЗЕР ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ВОДОСБОРА ОЗЕРА ВОЖЕ (ВОЛОГОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Е. В. Лобуничева, А. И. Литвин, Н. В. Думнич, М. Я. Борисов

Вологодский филиал федерального государственного бюджетного научного учреждения  
“Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии”  
160005 г. Вологда, ул. Левичева, д.5, e-mail: lobunicheva\_ekaterina@mail.ru

Поступила в редакцию 11.09.2020

В летний период 2017–2020 гг. изучены состав, комплекс доминантов и обилие зоопланктона 23 малых озер восточной части водосбора озера Воже (Вологодская область). Озера расположены в озерно-ледниковом, моренно-холмистом и моренно-равнинном ландшафтах. В составе зоопланктона водоемов зарегистрировано 121 вид (Rotifera – 38, Cladocera – 56, Copepoda – 27), в том числе сравнительно редкие для области виды: *Holopedium gibberum*, *Daphnia pulex*, *Bunops serricaudata*, *Paralona pigra*, *Chydorus ovalis*, *Acanthodiptomus denticornis*. Наибольшая встречаемость характерна для эврибионтных видов. Своеобразна планктонная фауна водоемов озерно-ледникового ландшафта (индекс сходства с другими озерами 0.4). Уровень сходства состава зоопланктона озер моренных ландшафтов составляет в среднем 0.7. Зоопланктон озер разных ландшафтов различается по структуре комплекса доминантов. В водоемах озерно-ледникового ландшафта доминирует небольшой набор видов (*Keratella cochlearis*, *Daphnia galeata*, *Eudiaptomus graciloides*, *Heteroscopus appendiculata*). Состав доминантов зоопланктона моренных озер более разнообразен. В большинстве этих водоемов доминируют *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *Bosmina longirostris*, *Thermocyclops oithonoides*. В озерах моренно-холмистого ландшафта к числу доминантов принадлежат также *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*, а в водоемах моренно-равнинного – *Asplanchna priodonta*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Polyphemus pediculus*. Наибольшие средние значения численности (137.7 тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомассы (1.8 г/м<sup>3</sup>) характерны для озер моренно-равнинного ландшафта. Морфология котловин этих озер способствует развитию зарослей макрофитов. Численность и биомасса зоопланктона в водоемах озерно-ледникового ландшафта составляют 58.9 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 0.8 г/м<sup>3</sup> соответственно. Развитие макрофитов в этих водоемах ограничивается быстрым нарастанием глубин и преобладанием торфяных и торфяно-илистых грунтов.

**Ключевые слова:** зоопланктон, состав, доминанты, численность, биомасса, малые озера, типы ландшафтов, водосбор озера Воже, Вологодская область.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-84-103

### ВВЕДЕНИЕ

Озера чрезвычайно разнообразны по своим характеристикам и широко распространены на большей части земной поверхности. Высокое разнообразие озер связано со значительной сложностью их экосистем, где переплетаются физические, химические и биологические процессы [Драбкова, 1986 (Drabkova, 1986)]. В лимнологии уже достаточно давно сформировалось представление о тесной связи водоема с его водосбором [Калесник, 1970 (Kalesnik, 1970); Рихтер, 1976 (Richter, 1976)]. Признается также необходимость типизации озер на основе их связи с окружающим ландшафтом [Драбкова, Сорокин, 1979 (Drabkova, Sorokin, 1979)].

Ландшафт, окружающий озера, отражает сложную взаимосвязь природных процессов и результатов антропогенного воздействия [Великорецкая, 1983 (Velikoretskaya, 1983)]. Особенности того или иного генетического типа ландшафта определяют морфометрические, гидрологические характеристики озер и характер сукцессии их экосистем. Все это прямо или опосредованно отражается на структуре сообществ водоемов, в том числе на зоопланктоне.

Влияние ландшафтов на зоопланктон проявляется через морфологические и гидрохимические особенности малых водоемов [Драбкова, Сорокин, 1979 (Drabkova, Sorokin, 1979); Китаев, 2007 (Kitaev, 2007)]. Среди морфометрических характеристик озер наибольшее влияние на особенности зоопланктона оказывают площадь, распределение глубин, изрезанность береговой линии. Исследования влияния особенностей ландшафта на гидробионтов малых водоемов в настоящий момент малочисленны [Структура и функционирование..., 1994 (Struktura i funktsionirovanie..., 1994); Биоразнообразие и типология..., 2009 (Bioraznoobrazie i tipologiya..., 2009)].

В Вологодской области ландшафтный подход в изучении малых водоемов основывается на работах Г.А. Воробьева и Л.А. Жакова [Воробьев, 1977 (Vorob'ev, 1977); Жаков, 1984 (Zhakov, 1984); Воробьев, Жаков, 2000 (Vorob'ev, Zhakov, 2000)]. В их работах проанализированы особенности морфометрии, гидрохимии, характера зарастания и ихтиофауны малых озер разных типов ландшафтов. Однако сообщества водных беспозвоночных в силу

объективных причин рассмотрены фрагментарно, отражен лишь общий характер их различий в водоемах разных ландшафтов, в основном связанных с их рыбохозяйственной оценкой [Жаков, 1981 (Zhakov, 1981)]. Состав, структура и динамика зоопланктона трех разнотипных ландшафтов были изучены в 2008–2009 гг. на примере 23 озер Белозерского, Вожегодского и Вытегорского районов Вологод-

ской области, расположенных на значительном удалении друг от друга [Лобуничева, 2010 (Lobunicheva, 2010)].

Цель работы – характеристика состава, структуры и обилия зоопланктона малых озер, расположенных в трех граничащих друг с другом, но имеющих разный генезис ландшафтах в пределах водосбора оз. Воже.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

**Территория исследований.** Изучен зоопланктон 23 малых озер, расположенных в трех генетических типах ландшафтов восточной части водосбора оз. Воже (табл. 1). Бассейн оз. Воже (площадь 6260 км<sup>2</sup>) расположен в северной части Вологодской области, его территория отличается высоким геоморфологическим и, как следствие, ландшафтным разнообразием (рис. 1). Центральное положение занимает Вожеозерская низина (Вожеозерский ландшафт). Она представляет собой озерно-ледниковую равнину, в рельефе хорошо ограниченную абразионными уступами и склонами высотой до 40 метров. Основными геоморфологическими элементами низины являются абразионно-аккумулятивные озерно-ледниковые, аккумулятивные озерные и биогенные равнины [Кичигин, 2007 (Kichigin,

2007)]. В пределах низины выделяют пять террас. Две из них являются озерными аккумулятивными, остальные – озерно-ледниковыми абразионными. В восточной половине ландшафта расположены 36 водоемов общей площадью 42.5 га. Значительная их часть находится внутри крупных болотных массивов в пределах первой и второй террас и представляют собой очень маленькие (менее 0.5 га) мелководные водоемы. Наиболее крупные озера Данислово, Бекетовское, Манылово и Мунское в этой части ландшафта находятся на четвертой и пятой террасах в зоне ее перехода в моренную волнистую равнину. Для озер этого ландшафта характерны очень низкая степень открытости (0.9) и максимальная относительная глубина (4.7).

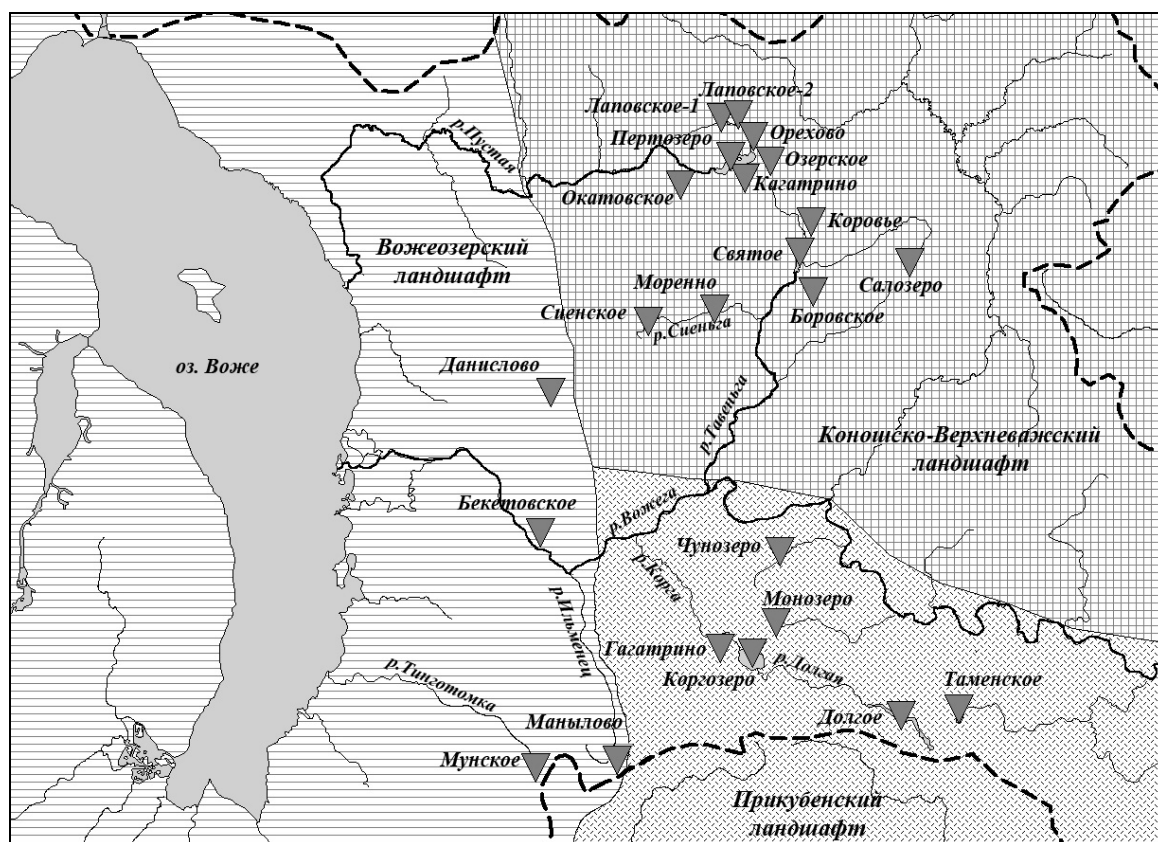


Рис. 1. Картограмма района исследований (пунктирной линией обозначена граница водосбора озера Воже).

Fig. 1. Map of the research area (dotted line designated the watershed of Lake Vozhe).

Таблица 1. Характеристики изученных озер

Table 1. Characteristics of studied lakes

Озера Lakes	Характеристики / Characteristics						
	Координаты Coordinates	S, га S, hectare	H <sub>ср.</sub> , м H <sub>av.</sub> , m	H <sub>max.</sub> , м H <sub>max.</sub> , m	К	Минерализация, мг/л Mineralization, mg/l	Цветность, град. Water color, degree
Вожеозерский озерно-ледниковый ландшафт / Vozheozerskij lacustrine-glacial landscape							
Бекетовское Beketovskoe	60°30'56" 39°22'59"	5.5	2.8	7.5	1.06	40	26
Данислово Danislovo	60°35'10" 39°23'39"	3.7	6.2	10.1	1.27	124	95
Манылово Manylovo	60°23'54" 39°27'54"	3.7	4.7	9.4	1.27	228	41
Мунское Mungskoe	60°24'03" 39°22'49"	1.4	11.5	22.0	1.01	171	148
Коношско-Верхневажский моренно-холмистый ландшафт Konoshsko-Verhnevazhskij moraine-hilly landscape							
Лаповское-1 Lapovskoe-1	60°43'23" 39°34'52"	1.6	4.3	8.3	1.08	155	34
Лаповское-2 Lapovskoe-2	60°43'20" 39°35'20"	1.3	3.6	6.0	1.23	115	39
Орехово Orekhovo	60°43'04" 39°36'24"	1.8	5.0	6.8	1.08	194	16
Пертозеро Pertozero	60°42'13" 39°35'19"	118.9	5.7	14.3	1.67	119	31
Окатовское Okatovskoe	60°41'29" 39°31'51"	1.9	1.4	2.4	1.54	24	24
Кагатрино Kagatrino	60°41'49" 39°35'57"	0.8	4.7	8.1	1.42	40	133
Озерское Ozerskoe	60°42'29" 39°38'11"	0.1	1.6	2.5	1.53	54	56
Сиенское Sienskoe	60°37'21" 39°29'43"	14.7	3.2	7.6	1.68	164	83
Моренно Morenno	60°37'41" 39°33'50"	1.8	3.0	5.9	1.51	164	83
Боровское Borovskoe	60°38'15" 39°39'51"	6.2	2.7	4.2	1.17	92	51
Святое Svyatoe	60°39'22" 39°39'09"	52.0	4.2	11.0	1.88	131	67
Коровье Korov'e	60°40'26" 39°39'32"	1.0	3.5	6.5	1.14	135	47
Салозеро Salozero	60°39'03" 39°45'59"	10.9	3.3	7.2	1.11	116	78
Прикубенский моренно-равнинный ландшафт / Prikubenskij moraine-plain landscape							
Чунозеро Chunozero	60°30'09" 39°37'46"	5.1	4.8	11.6	1.19	107	149
Монозеро Monozero	60°28'03" 39°37'33"	13.2	2.3	5.4	1.10	92	109
Гагатрино Gagatrino	60°27'23" 39°33'60"	3.0	5.2	10.2	1.36	66	82
Долгое Dolgoe	60°25'05" 39°45'01"	77.4	3.9	11.1	3.60	119	90
Коргозеро Korgozero	60°27'04" 39°35'55"	131.7	1.7	3.2	1.13	135	98
Таменское Tamenskoe	60°25'15" 39°48'44"	18.2	3.8	8.9	1.16	82	77

**Примечание.** S – площадь озера, H<sub>ср.</sub> – средняя глубина, H<sub>max</sub> – максимальная глубина, K – коэффициент изрезанности береговой линии [Муравейский, 1960 (Muravejskij, 1960)].

**Note.** S – lake area, H<sub>av.</sub> – average depth, H<sub>max</sub> – maximum depth, K – index of cutting of coastline [Muravejskij, 1960].



В сочетании со слабоизрезанной береговой линией и узкой мелководной зоной это приводит к малому ветровому перемешиванию и однородности биотопов, что отражается на сообществах водоемов. Самый глубокий и наименее открытый водоем среди изученных – оз. Мунское.

К северо-востоку от Вожезерского ландшафта расположен моренно-холмистый Коношско-Верхневажский ландшафт, а к юго-востоку – моренно-равнинный Прикубенский ландшафт. Граница между двумя сходными по происхождению ландшафтами достаточно условна. Согласно ландшафтному районированию Г.А. Воробьева [1993 (Vorob'ev, 1993)] и Н.К. Максutowой [2006 (Maksutova, 2006)] граница между этими ландшафтами проходит по долине реки Вожега, а в чуть поздней публикации эти же авторы весь бассейн р. Вожеги включают в Коношско-Верхневажский ландшафт [Максutowа, Воробьев, 2007 (Maksutova, Vorob'ev, 2006)]. В структуре обоих ландшафтов преобладают урочища плоской и полого-волнистой моренной равнины. В то же время в Коношско-Верхневажском ландшафте достаточно часто встречаются холмисто-моренные равнины, гряды, озы и камовые холмы, а в Прикубенском – озерно-ледниковые равнины. Эти ландшафты являются восточной периферией Вологодского поозерья. Восточнее данной территории озера встречаются значительно реже, а общая озерность ландшафтных районов не превышает 0.1% [Борисов, Лобуничева, 2012 (Borisov, Lobunicheva, 2012)].

В Коношско-Верхневажском ландшафте расположено 20 озер, 13 из них нами изучены. Наиболее крупными водоемами являются Пертозеро (116.4 га), Святое (51.9 га), Сиенское (14.5 га), Салозеро (10.9 га). Озера этого ландшафта разнообразны по морфологии. Наибольшая максимальная глубина зафиксирована в Пертозере (14.3 м), а наименьшая в озерах Озерское (2.5 м) и Окатовское (2.4 м). Водоемам этого ландшафта свойственны средние показатели открытости (3.6) и относительной глубины (2.6). Крупные озера Пертозеро и Святое характеризуются высокими показателями открытости и изрезанности береговой линии.

В пределах Прикубенского ландшафта в границах водосборного бассейна оз. Воже расположено 6 озер общей площадью 2.4 км<sup>2</sup>, наиболее крупными среди них являются Коргозеро (130 га) и Долгое (77 га). Изученные в пределах этого ландшафта водоемы входят в состав озерно-речных систем левых притоков р. Вожеги – рек Ильмеж (оз. Таменское), Надобойки (оз. Монозеро), Корги (оз. Долгое,

Коргозеро), Чунозерки (оз. Чунозеро) и отличаются большим разнообразием морфологии котловин, высокой степенью открытости, но малой относительной глубиной. В сочетании с повышенной изрезанностью береговой линии это способствует неоднородности формирующихся в водоемах сообществ.

**Сбор и обработка проб.** Кадастровый характер работ включал однократное обследование каждого малого водоема. Отбор проб зоопланктона проводили в конце июня – начале июля 2017–2020 гг. единым орудием лова – малой сетью Джеди с размером ячеи 74 мкм с последующей фиксацией 4 %- формалином. На каждом водоеме с учетом специфики его морфологии и разнообразия биотопов разрабатывали индивидуальную схему станций отбора проб (не менее 8 станций на водоем). Всего за этот период собрано и обработано 212 проб. Таксономический состав зоопланктона озер Святое, Пертозеро, Долгое, Чунозеро, Бекетовское, Мунское и Коргозеро приводится с учетом результатов фрагментарных исследований этих водоемов, проведенных в 2002–2015 гг., включающих протоколы обработки 152 проб.

Камеральная обработка гидробиологических проб проведена в соответствии с общепринятыми методиками [Методика изучения..., 1975 (Metodika izucheniya..., 1975); Методические рекомендации..., 1982 (Metodicheskie rekomendatsii..., 1982)]. Определение таксономической принадлежности организмов осуществлялось с помощью работ [Мануйлова, 1964 (Manujlova, 1964); Кутикова, 1970 (Kutikova, 1970); Определитель беспозвоночных..., 1995 (Opredelitel' bespozvonochnyh..., 1995); Определитель зоопланктона..., 2010 (Opredelitel' zooplanktona..., 2010)]. Номенклатура коловраток и ракообразных приведена в соответствии с [Определитель зоопланктона..., 2010 (Opredelitel' zooplanktona..., 2010); Kotov et al., 2013]. Биомассу организмов рассчитывали по формулам связи массы с длиной тела [Балушкина, Винберг, 1979 (Balushkina, Vinberg, 1979)]. При подсчете числа видов морфотипы р. *Bosmina*, перечисленные в табл. 2, учитывали как один вид *Bosmina (Eubosmina) coregoni*. В рамках анализа оценивали встречаемость видов (доля проб, где был обнаружен вид), численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомассу (г/м<sup>3</sup>) зоопланктона. К доминантам относили виды с относительной численностью более 5% численности коловраток и ракообразных [Лазарева и др., 2001].

**Table 2.** Species composition and occurrences of zooplankton in the eastern part of the Vozhe watershed

Таксон Taxon	Ландшафт/озера Landscape/lakes																						
	Вожеозерский Vozheozerskij				Коношско-Верхневажский Konoshsko-Verhnevazhskij													Прикубенский Prikubenskij					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Тип Rotifera Cuvier, 1817																							
Сем. Philodinidae Bryce, 1910																							
Dissotrocha aculeata (Ehrenberg, 1832)	Н	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—
Rotaria spp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	Н	—	—	—	—	—
Сем. Asplanchidae Eckstein, 1883																							
Asplanchna herricki Guerne, 1888	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	Н	—
A. priodonta Gosse, 1850	С	С	—	В	—	—	В	С	—	—	—	—	В	Н	С	Н	С	В	В	В	С	В	С
Сем. Brachionidae Ehrenberg, 1838																							
Brachionus calyciflorus Pallas, 1776	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—
Brachionus spp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—
Kellicottia longispina (Kellicott, 1879)	С	Н	Н	—	—	—	В	С	—	—	С	В	В	С	В	Н	С	В	С	В	Н	С	В
Keratella cochlearis (Gosse, 1851)	В	С	В	В	В	В	В	В	Н	В	—	—	Н	Н	С	Н	—	Н	—	—	Н	Н	Н
K. quadrata (Müller, 1786)	Н	Н	В	С	С	Н	—	Н	—	В	—	—	—	—	Н	С	—	С	—	Н	—	Н	Н
Notholca spp.	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сем. Conochilidae Harring, 1913																							
Conochilus hippocrepis (Schränk, 1803)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	Н	—
C. unicornis Rousselet, 1892	—	С	—	С	Н	—	Н	Н	—	—	—	—	Н	—	Н	Н	—	Н	—	—	—	—	—
Сем. Euchlanidae Ehrenberg, 1838																							
Euchlanis dilatata Ehrenberg, 1832	—	—	Н	—	Н	—	—	Н	—	—	—	Н	Н	Н	Н	—	—	Н	—	—	—	—	—
E. incisa Carlin, 1939	—	—	Н	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—
E. lyra Hudson, 1886	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
E. meneta Myers, 1930	Н	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
E. triquetra Ehrenberg, 1838	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Euchlanis spp.	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	Н	—	—	Н	Н	—
Сем. Filiniidae Harring and Myers, 1926																							
Filinia longiseta (Ehrenberg, 1834)	С	Н	Н	С	—	—	Н	Н	—	Н	—	—	—	—	Н	—	—	С	—	—	Н	Н	Н
Сем. Lecanidae Remane, 1933																							
Lecane (Monostyla) bulla (Gosse, 1886)	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
L. (s. str.) luna (Müller, 1776)	—	Н	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Таксон Taxon	Ландшафт/озера Landscape/lakes																						
	Вожеозерский Vozheozerskij				Коношско-Верхневажский Konoshsko-Verhnevazhskij													Прикубенский Prikubenskij					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<i>Lecane</i> spp.	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	Н	—	—	—	—	—
<b>Cem. Mytilinidae Latreille, 1802</b>																							
<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrenberg, 1832)	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Mytilina</i> spp.	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—
<b>Cem. Notommatidae Hudson and Gosse, 1886</b>																							
<i>Cephalodella</i> spp.	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Monommata</i> spp.	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Notommata aurita</i> (Müller, 1786)	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Notommata</i> spp.	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	Н	—	—	—	—	—
<b>Cem. Scaridiidae Müller, 1786</b>																							
<i>Scaridium longicaudum</i> (Müller, 1786)	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<b>Cem. Synchaetidae Hudson and Gosse, 1886</b>																							
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof, 1891)	—	Н	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	Н	Н	—	Н	—	—	Н
<i>Polyarthra euryptera</i> Wierzejski, 1891	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. major</i> Burckhardt, 1900	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. vulgaris</i> Carlin, 1943	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Polyarthra</i> spp.	—	Н	—	Н	—	—	Н	Н	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	Н	—	—	Н	Н	—
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg, 1832	—	—	—	С	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Synchaeta</i> spp.	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	Н	—
<b>Cem. Testudinellidae Harring, 1913</b>																							
<i>Pompholyx</i> spp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	Н	—	—	—	—	—
<b>Cem. Trichocercidae Harring, 1913</b>																							
<i>Trichocerca (Diurella) similis</i> (Wierzejski, 1893)	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>T. (s. str.) capucina</i> (Wierzejski et Zacharias, 1893)	—	С	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	Н	—	Н	—	—	—	—	—	Н	Н	—
<i>T. (s. str.) cylindrica</i> (Imhof, 1891)	—	Н	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—
<i>T. (s. str.) elongata</i> (Gosse, 1886)	—	В	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>T. (s.str.) longiseta</i> (Schränk, 1802)	—	—	—	—	—	—	—	С	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>T. (s.str.) pusilla</i> (Lauterborn, 1898)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—
<i>Trichocerca</i> spp.	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	Н	—	—	Н	Н	—
<b>Cem. Trichotriidae Harring, 1913</b>																							
<i>Trichotria pocillum</i> (Müller, 1776)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—
<i>T. truncata</i> (Whitelegge, 1889)	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—

Таксон Taxon	Ландшафт/озера Landscape/lakes																						
	Вожеозерский Vozheozerskij				Коношско-Верхневажский Konoshsko-Verhnevazhskij													Прикубенский Prikubenskij					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<b>Подтип Crustacea Brünnich, 1772</b>																							
<b>Сем. Sididae Baird, 1850</b>																							
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Liévin, 1848)	Н	В	Н	—	С	С	С	В	В	В	В	С	В	В	С	—	В	Н	В	В	С	В	В
<i>Limnosida frontosa</i> Sars, 1862	—	—	—	—	С	С	С	Н	—	—	—	С	—	—	Н	—	—	Н	—	—	—	Н	—
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller, 1776)	Н	—	—	—	С	С	С	С	—	—	—	С	В	С	В	—	С	Н	В	Н	С	Н	Н
<b>Сем. Holopedidae Sars, 1865</b>																							
<i>Holopedium gibberum</i> Zaddach, 1855	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	В	—	—	—	—	—	Н	—	Н	В	—	Н	В
<b>Сем. Daphniidae Straus, 1820</b>																							
<i>Ceriodaphnia laticaudata</i> P.E. Müller, 1867	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—
<i>C. megops</i> Sars, 1862	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. pulchella</i> Sars, 1862	Н	В	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	С	—	—	—	Н	—	С	С	Н	С	С
<i>C. quadrangula</i> (O.F. Müller, 1785)	С	Н	—	—	—	Н	—	С	—	С	С	—	Н	—	Н	—	С	С	—	С	—	С	—
<i>C. reticulata</i> (Jurine, 1820)	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	Н	—
<i>C. setosa</i> Matile, 1890	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—
<i>Ceriodaphnia</i> spp.	Н	—	—	—	—	Н	—	Н	—	Н	Н	Н	Н	—	Н	—	Н	Н	Н	Н	Н	Н	Н
<i>Daphnia (Daphnia) cristata</i> Sars, 1862	—	Н	—	—	—	—	В	С	—	В	Н	В	С	С	В	Н	С	С	—	—	С	В	—
<i>D. (D.) cucullata</i> Sars, 1862	—	—	—	—	—	—	—	В	—	Н	С	—	—	—	Н	—	—	Н	—	—	—	Н	—
<i>D. (D.) galeata</i> Sars, 1864	Н	—	В	В	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	С	Н	—	—	—
<i>D. (D.) hyalina</i> Leydig, 1860	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—
<i>D. (D.) longiremis</i> Sars, 1862	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	Н	Н	—
<i>D. (D.) longispina</i> (O.F. Müller, 1776)	Н	Н	Н	—	С	С	—	Н	—	С	—	—	—	В	Н	В	С	С	Н	С	Н	Н	С
<i>D. (D.) obtusa</i> Kurz, 1874	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	С	—	—	—	—	—	—	—
<i>D. (D.) pulex</i> Leydig, 1860	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller, 1776)	Н	Н	—	—	—	—	—	Н	—	Н	Н	Н	—	—	Н	—	Н	Н	Н	Н	Н	С	Н
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller, 1776)	—	—	Н	—	Н	С	—	—	С	—	—	—	Н	—	С	Н	Н	Н	Н	—	—	Н	—
<b>Сем. Moinidae Goulden, 1968</b>																							
<i>Moina brachiata</i> (Jurine, 1820)	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>M. macrocopa</i> (Straus, 1820)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—
<b>Сем. Ophryoxidae Smirnov, 1976</b>																							
<i>Ophryoxus gracilis</i> (Sars, 1862)	—	Н	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	Н	—	—	—	Н	Н
<b>Сем. Macrothricidae Norman et Brady, 1867</b>																							
<i>Bunops serricaudata</i> (Daday, 1884)	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Таксон Taxon	Ландшафт/озера Landscape/lakes																						
	Вожеозерский Vozheozerskij				Коношско-Верхневажский Konoshsko-Verhnevazhskij													Прикубенский Prikubenskij					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<i>Drepanothrix dentata</i> (Eurén, 1861)	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	С	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Lathonura rectirostris</i> (O.F. Müller, 1785)	—	—	Н	—	Н	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Macrothrix rosea</i> (Jurine, 1820)	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<b>Сем. Bosminidae Sars, 1865</b>																							
<i>Bosmina (Eubosmina) cf. coregoni</i> Baird, 1857	—	—	Н	—	—	—	—	В	—	—	Н	Н	Н	Н	Н	Н	Н	Н	Н	—	С	Н	—
<i>B. (E.) cf. cederstroemi</i> Schöedler, 1866	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—
<i>B. (E.) cf. gibbera</i> Schöedler, 1863	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>B. (E.) cf. kessleri</i> Uljanin, 1874	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	Н	—	—	—	—	Н	—
<i>B. (E.) cf. crassicornis</i> Lilljeborg, 1887	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—
<i>B. (E.) cf. longispina</i> Leydig, 1860	—	—	Н	—	—	—	С	Н	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	Н	Н	Н	Н	—	Н
<i>B. (Bosmina) longirostris</i> (O.F. Müller, 1776)	С	В	—	—	—	—	С	С	—	В	В	В	В	С	В	Н	В	С	С	С	Н	В	С
<i>Bosmina</i> spp.	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	Н	Н	Н	Н	Н
<b>Сем. Eurycercidae Kurz, 1875</b>																							
<i>Eurycercus (Eurycercus) lamellatus</i> (O.F. Müller, 1776)	—	Н	—	—	Н	Н	—	Н	—	—	—	Н	С	—	Н	—	Н	Н	—	Н	Н	Н	—
<b>Сем. Chydoridae Dybowski et Grochowski, 1894</b>																							
<i>Acroperus harpae</i> (Baird, 1834)	Н	С	Н	С	С	Н	—	С	—	—	Н	—	С	Н	С	—	Н	С	С	Н	С	Н	Н
<i>A. angustatus</i> (Sars, 1863)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—
<i>Alonopsis elongatus</i> (Sars, 1862)	—	—	—	—	Н	—	—	Н	—	—	—	—	Н	—	Н	—	—	Н	—	—	Н	Н	—
<i>Alona affinis</i> (Leydig, 1860)	—	—	Н	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	Н	—	Н	—	—	—	—	—	—	Н	Н
<i>A. costata</i> Sars, 1862	—	—	—	—	Н	—	—	Н	—	—	—	—	Н	—	Н	—	Н	Н	—	—	—	Н	Н
<i>A. guttata</i> Sars, 1862	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—
<i>A. quadranqularis</i> (O.F. Müller1 1776)	С	Н	Н	—	Н	Н	—	Н	—	—	—	—	Н	—	Н	Н	Н	Н	Н	—	Н	Н	Н
<i>Alona</i> spp.	—	—	Н	Н	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	Н	Н	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Alonella nana</i> (Baird, 1843)	—	—	Н	Н	—	Н	—	—	—	—	—	Н	—	—	Н	Н	—	Н	—	—	—	—	—
<i>Camptocercus lilljeborgi</i> Schöedler, 1862	—	—	—	—	Н	—	—	Н	—	—	—	Н	—	—	Н	—	—	Н	—	Н	Н	Н	—
<i>C. rectirostris</i> Schöedler, 1862	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	Н	Н	Н	—	Н	Н	—
<i>C. uncinatus</i> Smirnov, 1971	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1776)	—	С	С	—	Н	—	—	Н	С	—	Н	Н	С	—	Н	—	Н	Н	Н	Н	С	Н	Н
<i>C. ovalis</i> Kurz, 1875	—	—	—	—	—	Н	—	—	Н	—	С	—	Н	—	Н	—	—	Н	—	—	—	—	—
<i>Coronatella rectangula</i> (Sars, 1862)	—	—	—	—	Н	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	Н	—	—
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer, 1851)	—	С	Н	С	С	—	—	Н	—	—	—	—	Н	—	Н	—	Н	С	—	Н	—	Н	—
<i>Oxyurella tenuicaudatus</i> (Sars, 1862)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	Н	—

Таксон Taxon	Ландшафт/озера Landscape/lakes																						
	Вожеозерский Vozheozerskij				Коношско-Верхневажский Konoshsko-Verhnevazhskij													Прикубенский Prikubenskij					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<i>Paralona pigra</i> (Sars, 1862)	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Peracantha truncata</i> (O.F. Müller, 1785)	—	С	—	Н	Н	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	С	—	—	Н	—	—	Н	Н	Н
<i>Picripleuroxus laevis</i> (Sars, 1862)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—
<i>P. striatus</i> (Schöedler, 1862)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine, 1820)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—
<i>P. trigonellus</i> (O.F. Müller, 1776)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	Н	—	—
<i>Pleuroxus</i> spp.	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—
<i>Pseudochydorus globosus</i> (Baird, 1843)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—
<b>Сем. Leptodoridae Lilljeborg, 1861</b>																							
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	—	Н	—	—	—	—	—	В	—	—	—	С	—	Н	С	—	Н	Н	—	—	С	С	Н
<b>Сем. Cercopagidae Mordukhai-Boltovskoi, 1968</b>																							
<i>Bythotrephes cederstroemi</i> Schöedler, 1863	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—
<b>Сем. Polyphemidae Baird, 1845</b>																							
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus, 1761)	В	Н	Н	В	Н	В	—	В	С	С	В	Н	Н	С	С	Н	Н	Н	В	В	С	В	В
<b>Сем. Temoridae Sars, 1902</b>																							
<i>Hetercope appendiculata</i> Sars, 1863	В	С	Н	В	—	—	—	С	—	—	—	С	С	Н	С	—	Н	Н	—	Н	Н	С	—
<b>Сем. Diaptomidae Sars6 1900</b>																							
<i>Acanthodiaptomus denticornis</i> Wierzejski, 1887	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	В	—	С	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars, 1863)	В	Н	В	С	В	Н	В	В	В	Н	С	В	Н	С	С	Н	С	С	С	В	В	Н	В
<i>E. graciloides</i> (Lillgeborg, 1888)	В	С	С	С	—	Н	В	В	В	В	С	—	—	В	—	—	—	Н	С	С	Н	—	—
<b>Сем. Cyclopidae Dana, 1846</b>																							
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer, 1853)	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Acanthocyclops</i> spp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cryptocyclops bicolor</i> (Sars, 1863)	—	Н	—	—	Н	—	С	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—
<i>Cyclops abyssorum</i> Sars, 1863	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	С	—	Н	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. kolensis</i> Lilljeborg, 1901	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	Н	—	—	Н	—	Н	Н	—	Н	—	—	—	—	—
<i>C. scutifer</i> Sars, 1863	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	С	—	—	С	—	С	—	Н	—
<i>C. strenuus</i> Fischer, 1851	В	—	С	С	—	Н	—	Н	—	Н	—	—	Н	—	—	С	Н	Н	Н	—	Н	С	—
<i>C. vicinus</i> Uljanin, 1875	—	—	—	—	—	—	Н	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus, 1857)	С	Н	Н	Н	—	—	—	Н	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	Н	—	—	—	Н	—
<i>D. languidoides</i> (Lilljeborg, 1901)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Н	—	—	—	—	—
<i>D. languidus</i> (Sars, 1863)	С	—	Н	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Таксон Taxon	Ландшафт/озера Landscape/lakes																						
	Вожеозерский Vozheozerskij				Коношско-Верхневажский Konoshsko-Verhnevazhskij													Прикубенский Prikubenskij					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<i>Ectocyclops phaleratus</i> (Koch, 1838)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	н	—	—	—	н	—
<i>Eucyclops macrurus</i> (Sars, 1863)	—	—	—	—	н	н	н	—	—	—	—	н	с	с	с	н	н	н	н	н	н	н	н
<i>E. macruroides</i> (Lilljeborg, 1901)	—	—	—	—	—	—	н	н	—	—	—	—	—	—	—	—	н	н	н	н	—	—	—
<i>E. serrulatus</i> (Fischer, 1851)	—	—	—	—	—	н	—	—	—	—	—	н	н	—	—	—	н	—	—	—	н	н	н
<i>E. speratus</i> (Lilljeborg, 1901)	—	—	—	—	—	н	—	—	—	—	—	—	н	—	н	н	—	—	—	—	—	н	—
<i>Eucyclops</i> spp.	—	—	—	—	—	—	н	н	—	—	—	—	н	—	н	н	—	—	—	—	—	—	—
<i>Macrocyclus albidus</i> (Jurine, 1820)	—	—	—	—	н	н	—	—	—	—	—	н	с	н	н	н	н	с	с	н	—	с	н
<i>Megacyclus viridis</i> (Jurine, 1820)	—	—	—	—	н	н	—	н	—	—	—	—	—	н	—	—	н	—	н	—	н	н	с
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	н	в	с	с	с	с	—	в	н	с	н	с	с	с	в	с	в	н	н	—	в	в	н
<i>Microcyclus varicans</i> (Sars, 1863)	—	—	—	—	—	—	н	н	н	—	—	—	—	—	н	—	—	н	—	—	—	н	—
<i>Paracyclus affinis</i> (Sars, 1863)	с	в	в	в	—	—	н	н	—	—	—	—	—	—	н	—	—	н	—	—	н	н	—
<i>P. fimbriatus</i> s. lat	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	н	—	—	—	—	—	—	н	—
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer, 1853)	—	—	н	—	н	с	в	н	—	н	с	—	с	—	с	—	—	—	—	—	н	н	—
<i>T. oithonoides</i> (Sars, 1863)	—	н	—	—	н	с	—	с	н	—	—	в	в	с	в	н	в	в	в	в	в	в	в
<b>Всего видов</b>	<b>31</b>	<b>45</b>	<b>39</b>	<b>22</b>	<b>31</b>	<b>30</b>	<b>24</b>	<b>60</b>	<b>13</b>	<b>19</b>	<b>19</b>	<b>26</b>	<b>38</b>	<b>24</b>	<b>72</b>	<b>29</b>	<b>35</b>	<b>66</b>	<b>27</b>	<b>30</b>	<b>45</b>	<b>64</b>	<b>31</b>
<b>Rotifera</b>	<b>9</b>	<b>17</b>	<b>14</b>	<b>8</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>6</b>	<b>18</b>	<b>1</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>6</b>	<b>4</b>	<b>23</b>	<b>6</b>	<b>3</b>	<b>19</b>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>9</b>	<b>14</b>	<b>6</b>
<b>Cladocera</b>	<b>13</b>	<b>20</b>	<b>16</b>	<b>7</b>	<b>19</b>	<b>17</b>	<b>6</b>	<b>26</b>	<b>6</b>	<b>9</b>	<b>14</b>	<b>16</b>	<b>20</b>	<b>10</b>	<b>34</b>	<b>12</b>	<b>22</b>	<b>30</b>	<b>16</b>	<b>18</b>	<b>25</b>	<b>33</b>	<b>18</b>
<b>Copepoda</b>	<b>9</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>11</b>	<b>12</b>	<b>16</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>4</b>	<b>8</b>	<b>12</b>	<b>10</b>	<b>15</b>	<b>11</b>	<b>10</b>	<b>17</b>	<b>9</b>	<b>8</b>	<b>11</b>	<b>17</b>	<b>7</b>

**Примечание.** “в” – высокая встречаемость (>80% проб), “с” – средняя встречаемость (30–79% проб), “н” – низкая встречаемость (<30% проб), “—” – вид не встречается. Здесь и на рис. 2, 3 озера: 1 – Бекетовское, 2 – Данислово, 3 – Маньлово, 4 – Мунское, 5 – Лаповское-1, 6 – Лаповское-2, 7 – Орехово, 8 – Пертозеро, 9 – Окатовское, 10 – Кагатрино, 11 – Озерское, 12 – Сиенское, 13 – Моренно, 14 – Боровское, 15 – Святое, 16 – Коровье, 17 – Салозеро, 18 – Чунозеро, 19 – Монозеро, 20 – Гагатрино, 21 – Долгое, 22 – Коргозеро, 23 – Таменское.

**Note.** “в” – high occurrence (>80%), “с” – medium occurrence (30–79%), “н” – low occurrence (<30%), “—” – species not found. Here and the fig. 2, 3 lakes: 1 – Beketovskoe, 2 – Danislovo, 3 – Manylovo, 4 – Mungskoe, 5 – Lapovskoe-1, 6 – Lapovskoe-2, 7 – Orekhovo, 8 – Pertozero, 9 – Okatovskoe, 10 – Kagatрино, 11 – Ozerskoe, 12 – Sienskoe, 13 – Morrenno, 14 – Borovskoe, 15 – Svyatое, 16 – Korov'e, 17 – Salozero, 18 – Chunozero, 19 – Monozero, 20 – Gagatрино, 21 – Dolgoe, 22 – Korgozero, 23 – Tamenskoe.

Общность видового состава зоопланктона определяли по индексу Чекановского-Сьеренсена [Песенко, 1982 (Pesenko, 1982)]:  $I_{CS} = 2c/(a+b)$ , где  $c$  – число общих видов в двух сообществах,  $a$  и  $b$  – число видов в сравниваемых сообществах.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В составе зоопланктона малых озер восточной части водосбора оз. Воже обнаружен 121 вид (Rotifera – 38, Cladocera – 56, Copepoda – 27). Среди коловраток наиболее богаты видами семейства Euchlanidae, Brachionidae, Trichocercidae, Synchaetidae (табл. 2). В составе ветвистоусых ракообразных зарегистрированы как пелагические, так и типично фитофильные виды. Наибольшее число кладоцер принадлежало к семействам Daphniidae и Chydoridae. Разнообразие абиотических условий изученных озер обусловило присутствие в составе зоопланктона таких сравнительно редких для региона видов как *Holopedium gibberum*, *Daphnia pulex*, *Bunops serricaudata*, *Paralona pigra*, *Chydorus ovalis*, *Acanthodiptomus denticornis*.

Число видов зоопланктона в отдельных озерах изменялось от 13 (Окатовское) до 72 (Святое). Видовое богатство зоопланктона зависело от объема наблюдений. Близость местоположения изученных водоемов определила значительное сходство видового состава зоопланктона. Большой набор видов (*Asplanchna priodonta*, *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *Acroperus harpae*, *Sida crystallina*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Daphnia longispina*, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Acroperus harpae*, *Polyphemus pediculus*, *Eudiaptomus gracilis*, *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides*) обнаружен более чем в 70% изученных озер и характеризовался высокой встречаемостью в большинстве водоемов. Это преимущественно эврибионтные и/или фитофильные виды, широко распространенные в водных объектах таежной зоны [Пидгайко, 1984 (Pidgajko, 1984)]. Половина всех обнаруженных видов встречались редко, они зарегистрированы в 1–2 водоемах. Большинство этих зоопланктеров адаптированы к обитанию в специфических условиях (слабокислые воды, придонный слой и т.п.). Специфична планктонная фауна водоемов озерно-ледникового ландшафта. Сходство зоопланктона (индекс Чекановского-Сьеренсена) между этими озерами и другими водоемами составляет лишь 0.4. Это вызвано, преимущественно, большим разнообразием коловраток из семейств Lecanidae, Euchlanidae, Trichocercidae. Для водоемов моренных ландшафтов свойст-

Математическую обработку данных проводили стандартными статистическими методами [Ивантер, Коросов, 2010 (Ivanter, Korosov, 2010)] с использованием программного обеспечения MS Excel (встроенных функций и специально созданных для расчета отдельных параметров макросов).

венна высокая степень сходства зоопланктона (индекс Чекановского-Сьеренсена  $>0.7$ ).

Комплекс доминирующих видов зоопланктона разных озер отличался в большей степени, чем суммарный список видов. Состав доминантов включал от 3 (озеро Лаповское-2) до 8 (Чунозеро) видов, обычно 5–7 видов. Среди водоемов **озерно-ледникового** ландшафта наиболее специфичен состав доминантов оз. Бекетовское – наиболее мелководного и светловодного. Только в этом водоеме доминировали коловратки *Conochilus unicornis*, *Trichocerca capucina*, *T. elongata* (табл. 3).

При этом доминировавшие в большинстве исследованных озер эврибионтные *Kellicottia longispina* и *Keratella cochlearis* здесь не являлись даже субдоминантами. По составу преобладающих ракообразных оз. Бекетовское было близко к отдельным водоемам моренных ландшафтов. В относительно глубоководных водоемах озерно-ледникового ландшафта (озера Данислово, Манылово, Мунское) доминантами являлись коловратки *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis* и *K. quadrata*, ракообразные *Daphnia galeata*, *Cyclops strenuus*, *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides* (табл. 3). Лишь в озерах Данислово и Манылово значительной плотности достигала *Heteroscope appendiculata*, сравнительно редко доминирующая в водоемах региона.

В обширной группе озер **моренно-холмистого** ландшафта доминантами в большинстве водоемов являлись *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *Bosmina longirostris*. В половине изученных водоемов преобладали ракообразные *Thermocyclops oithonoides*, *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*. В озерах Моренно и Салозеро эдификатором была *Asplanchna priodonta*. Общей особенностью этих озер служила небольшая площадь мелководной зоны, где потенциально возможно развитие макрофитов. Специфичен набор доминирующих видов зоопланктона в мелководном и маломинерализованном слабозакисленном оз. Озерское. В этом водоеме в условиях низкого разнообразия биотопов доминировали *Holopedium gibberum*, *Polyphemus pediculus*, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Daphnia cucullata* и *Eudiaptomus graciloides* (табл. 4).



**Таблица 3.** Средняя численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>) доминирующих видов зоопланктона и их доля (%) в численности коловраток и ракообразных озер Вожеозерского озерно-ледникового ландшафта

**Table 3.** Average density (thous. ind./m<sup>3</sup>) of zooplankton dominant species and their contribution (%) to abundance of rotifer and crustacean in studied lakes Vozheozerskij in lacustrine-glacial landscape

Виды Species	Озера Lakes			
	Бекетовское Beketovskoe	Данислово Danislovo	Манылово Manylovo	Мунское Mungskoe
<i>Filinia longiseta</i>	—	1.3/8	—	—
<i>Conochilus unicornis</i>	4.8/22	—	—	—
<i>Kellicottia longispina</i>	—	5.1/57	—	—
<i>Keratella cochlearis</i>	—	2.2/25	39.1/77	3.3/15
<i>K. quadrata</i>	—	—	—	10.8/50
<i>Asplanchna priodonta</i>	—	—	7.1/9	—
<i>Trichocerca capucina</i>	4.5/20	—	—	—
<i>T. elongata</i>	6.1/28	—	—	—
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	7.9/11	—	—	—
<i>Daphnia galeata</i>	—	—	13.6/41	2.3/24
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	13.8/20	—	—	—
<i>Bosmina longirostris</i>	17.0/4	—	—	—
<i>Chydorus sphaericus</i>	—	—	—	0.9/9
<i>Cyclops strenuus</i>	—	3.9/19	—	—
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	—	—	—	0.7/7
<i>Paracyclops affinis</i>	—	—	—	0.8/8
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	—	—	4.6/14	—
<i>E. graciloides</i>	9.5/14	1.4/7	—	—
<i>Heterocope appendiculata</i>	—	1.1/5	1.7/5	—

**Примечание.** Здесь и в табл. 4–5 слева от черты – средняя численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>), справа от черты – доля вида в численности коловраток или ракообразных (%), “—” – вид не доминирует.

**Note.** Here and in table. 4–5 to the left of the line is the number (thous. ind./m<sup>3</sup>), to the right of the line is the contribution to the density of rotifers or crustaceans (%), “—” – species does not dominate.

Структура комплекса доминантов озер **моренно-равнинного** ландшафта была более однородна, несмотря на разнообразие этих водоемов по морфометрии. Основу сообщества в большинстве из них составляли *Kellicottia longispina*, *Asplanchna priodonta*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Bosmina longirostris*, *Polyphemus pediculus*, *Thermocyclops oithonoides*. В озерах этого ландшафта в составе доминантов зоопланктона отсутствовали каляниды (табл. 5).

Численность и биомасса зоопланктона в исследованных озерах существенно различалась (рис. 2). Наибольшее обилие характерно для водоемов **моренно-равнинных** ландшафтов. Средняя численность в этих озерах составляла 137.7 тыс. экз./м<sup>3</sup> при биомассе 1.8 г/м<sup>3</sup>. Относительно низкая плотность зоопланктона зарегистрирована в озерах Монозеро и Чуозеро, однако доминирование в них ветвистоусых ракообразных определило высокую общую биомассу зоопланктона. В водоемах этого ландшафта, благодаря доминированию *Asplanchna priodonta*, коловратки формировали сравнительно высокую относительную биомассу. Во всех водоемах ландшафта наибольшее количество зоопланктона

зарегистрировано в зарослях макрофитов (рис. 3). В большинстве озер наибольшую площадь занимают кубышковые, кувшинковые, хвощево-кубышковые и камышовые ценозы, где формируются наиболее благоприятные условия обитания для доминирующих в водоемах ветвистоусых рачков. Пространственная неоднородность зоопланктона в водоемах ландшафтов этого типа возрастала по причине малых глубин и высокой открытости акватории, что обуславливало значительное ветровое перемешивание.

Для озер **моренно-холмистого** ландшафта характерны значительные вариации обилия зоопланктона. Наименьшие его численность и биомасса отмечены в озерах Озерское и Кагатрино (12.3 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 1.8 г/м<sup>3</sup> соответственно). Максимальная плотность зоопланктона зарегистрирована в Пертозере (192.1 тыс. экз./м<sup>3</sup>), а биомасса – в озере Боровское (4.2 г/м<sup>3</sup>). Средние численность и биомасса зоопланктона в озерах моренно-холмистого ландшафта составили 75.1 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 1.6 г/м<sup>3</sup> соответственно. Во многих озерах высокой плотности достигали мелкие коловратки.

**Таблица 4.** В числителе – средняя численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>) доминирующих видов зоопланктона, в знаменателе – их доля в численности коловраток и ракообразных (%) в изученных озерах Коношско-Верхневажского моренно-холмистого ландшафта

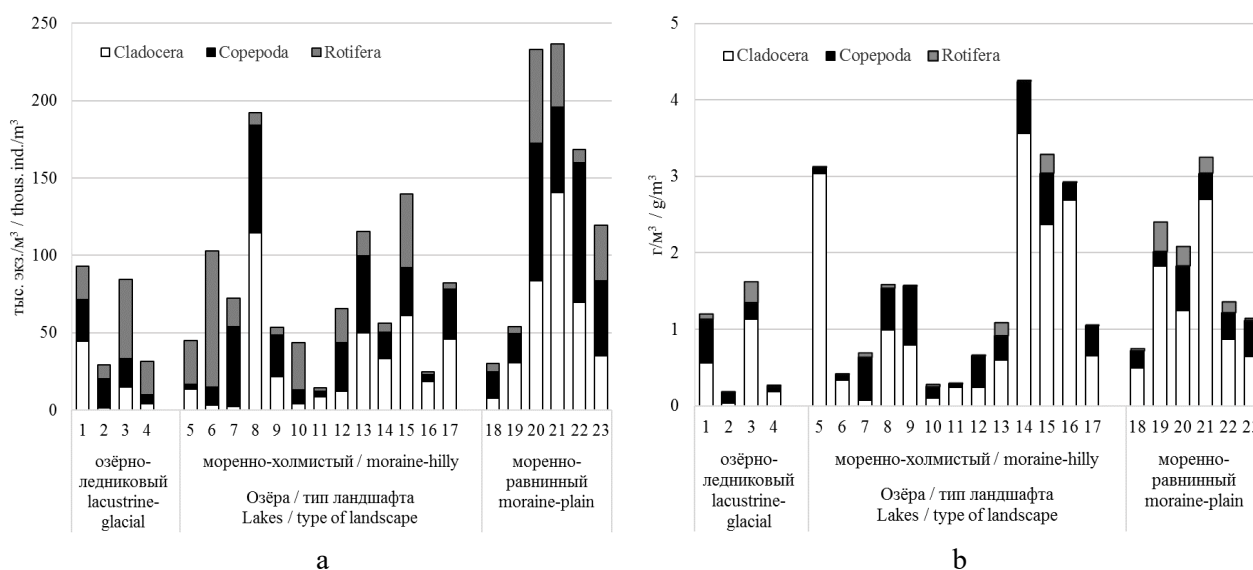
**Table 4.** The numerator is the average density (thous. ind./m<sup>3</sup>) of zooplankton dominant species, in the denominator their contribution (%) to abundance of rotifer and crustacean in studied lakes Konoshsko-Verhnevazhskij moraine-hilly landscape

Виды Species	Озера Lakes												
	Лаповское-1 Lapovskoe-1	Лаповское-2 Lapovskoe-2	Орехово Orehovo	Пертозеро Pertozero	Окатовское Okatovskoe	Кагарино Kagatino	Озерское Ozerskoe	Сиенское Sienskoe	Моренно Morenno	Боровское Borovskoe	Святое Svyatoye	Коровье Korov'e	Салозеро Salozero
<i>Kellicottia longispina</i>	–	–	11.1/59	–	–	–	0.7/6	21.9/99	3.1/20	48.0/90	2.8/7	0.5/33	<0.1/10
<i>Keratella cochlearis</i>	32.0/97	76.9/84	6.5/34	3.4/43	1.2/100	12.4/35	–	–	–	0.5/9	2.4/6	0.1/7	–
<i>K. quadrata</i>	–	–	–	0.7/9	–	9.9/28	–	–	–	–	–	0.7/48	–
<i>Asplanchna priodonta</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	11.4/74	–	–	–	<0.1/88
<i>Trichocerca longiseta</i>	–	–	–	0.7/9	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Polyarthra vulgaris</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3.5/8	–	–
<i>P. major</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	24.6/58	–	–
<i>Sida crystallina</i>	4.8/29	–	–	–	–	–	–	–	–	–	11.0/12	–	–
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	1.2/7	–	–	–	19.2/39	1.5/11	–	–	–	4.0/8	–	–	–
<i>Holopedium gibberum</i>	–	–	–	–	–	–	2.9/26	–	–	–	–	–	–
<i>Daphnia cucullata</i>	–	–	–	–	–	–	0.8/7	–	–	–	–	–	–
<i>D. cristata</i>	–	–	–	–	–	–	–	4.2/10	–	–	–	–	–
<i>D. longispina</i>	4.6/28	–	–	–	–	–	–	–	–	24.2/48	–	17.4/76	–
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	29.4/29	–	–	–	–
<i>C. quadrangula</i>	–	–	–	–	–	–	0.9/8	–	–	–	–	–	0.2/18
<i>Bosmina longirostris</i>	–	–	–	96.1/52	–	0.8/6	1.4/12	6.8/15.6	12.4/12	2.8/6	34.5/37	–	0.1/5
<i>Polyphemus pediculus</i>	–	–	–	–	–	–	1.3/11	–	–	–	–	–	–
<i>Cyclops strenuus</i>	–	0.8/6	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	–	4.1/28	9.8/18	–	–	–	–	23.9/55	11.6/12	–	11.9/13	–	0.1/7
<i>T. crassus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	7.2/7	–	–	–	–
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	–	–	21.1/39	8.7/5	12.1/25	–	–	–	–	3.3/7	–	–	0.2/22
<i>E. graciloides</i>	–	–	8.9/17	12.6/7	7.7/16	1.7/13	0.7/6	–	–	6.9/14	–	–	–

**Таблица 5.** В числителе – средняя численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>) доминирующих видов зоопланктона, в знаменателе – их доля в численности коловраток и ракообразных (%) в изученных озерах Прикубенского моренно-равнинного ландшафта

**Table 5.** The numerator is the average density (thous. ind./m<sup>3</sup>) of zooplankton dominant species, in the denominator their contribution (%) to abundance of rotifer and crustacean in studied lakes Prikubenskij moraine-plain landscape

Виды Species	Озера Lakes					
	Чунозеро Chunozero	Монозеро Monozero	Гагатрино Gagatrinno	Долгое Dolgoe	Коргозеро Korgozero	Таменское Tamenskoe
<i>Filinia longiseta</i>	1.0/17	–	–	–	–	–
<i>Kellicottia longispina</i>	1.3/23	2.4/58	56.0/92	31.9/86	2.1/27	23.3/91
<i>Keratella cochlearis</i>	1.1/21	–	–	–	–	–
<i>K. quadrata</i>	0.4/8	–	–	–	–	–
<i>Asplanchna priodonta</i>	1.7/30	1.7/42	–	4.2/11	5.1/66	–
<i>Sida crystallina</i>	–	4.1/8	–	–	–	–
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	–	2.9/6	17.4/10	–	–	7.8/9
<i>Holopedium gibberum</i>	–	–	–	–	–	6.2/7
<i>Daphnia cristata</i>	–	–	–	–	18.9/12	–
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	–	10.5/22	22.6/13	–	–	11.4/13
<i>C. quadrangula</i>	3.2/13	–	10.5/6	–	–	–
<i>Bosmina longirostris</i>	–	–	–	123.7/46	26.3/16	–
<i>Polyphemus pediculus</i>	2.0/8	6.3/13	–	46.5/17	–	–
<i>Cyclops scutifer</i>	1.8/7	–	–	–	–	–
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	–	2.7/6	13.3/8	12.9/5	23.7/15	17.0/20



**Рис. 2.** Средние численность (а, тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса (б, г/м<sup>3</sup>) зоопланктона малых озер восточной части водосбора оз. Воже. Обозначения озер аналогичны таблице 2.

**Fig. 2.** Average number (a, thous. ind./m<sup>3</sup>) and biomass (b, g/m<sup>3</sup>) of zooplankton in small lakes in the eastern part of the Vozhe watershed. Lake designations are similar table 2.

В водоемах с доминированием кладоцер выражены пространственные различия зоопланктона между зарослями макрофитов и участками открытой воды. Высокие величины биомассы в отдельных озерах моренно-холмистого ландшафта связаны развитием в сообществе одного вида кладоцер. В озерах Лаповское-1, Боровское и Коровье – это *Daphnia longispina*, в оз. Святое – *Sida crystallina*.

Значительное разнообразие озер моренно-холмистого ландшафта по площади и морфологии котловины определило различия в степени и характере их зарастания. В связи с этим соотношение численности и биомассы зоопланктона в зарослях макрофитов и открытой воде колеблется от 0.1 (Лаповское-2) до 4.9 (Боровское). Обилие зоопланктона на участках открытой воды существенно выше в водоемах, для которых характерно лишь

краевое зарастание (например, озера Лаповское-2, Сиенское, Коровье). В озерах с выраженным поясом макрофитов и фрагментарными зарослями гидрофитов численность и биомасса зоопланктона была выше в зарослях (рис. 3).

Водоемы **озерно-ледникового** ландшафта характеризовались относительно низким уровнем развития зоопланктона. Численность и биомасса зоопланктеров в летний период в среднем для водоемов этого ландшафта составляли 58.9 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 0.8 г/м<sup>3</sup> соответственно. Очень низкая биомасса в озерах Данислово и Мунское связаны с доминированием в сообществах циклопов или мелких коловраток, что отмечено также для оз. Кагатино в моренно-холмистом ландшафте.

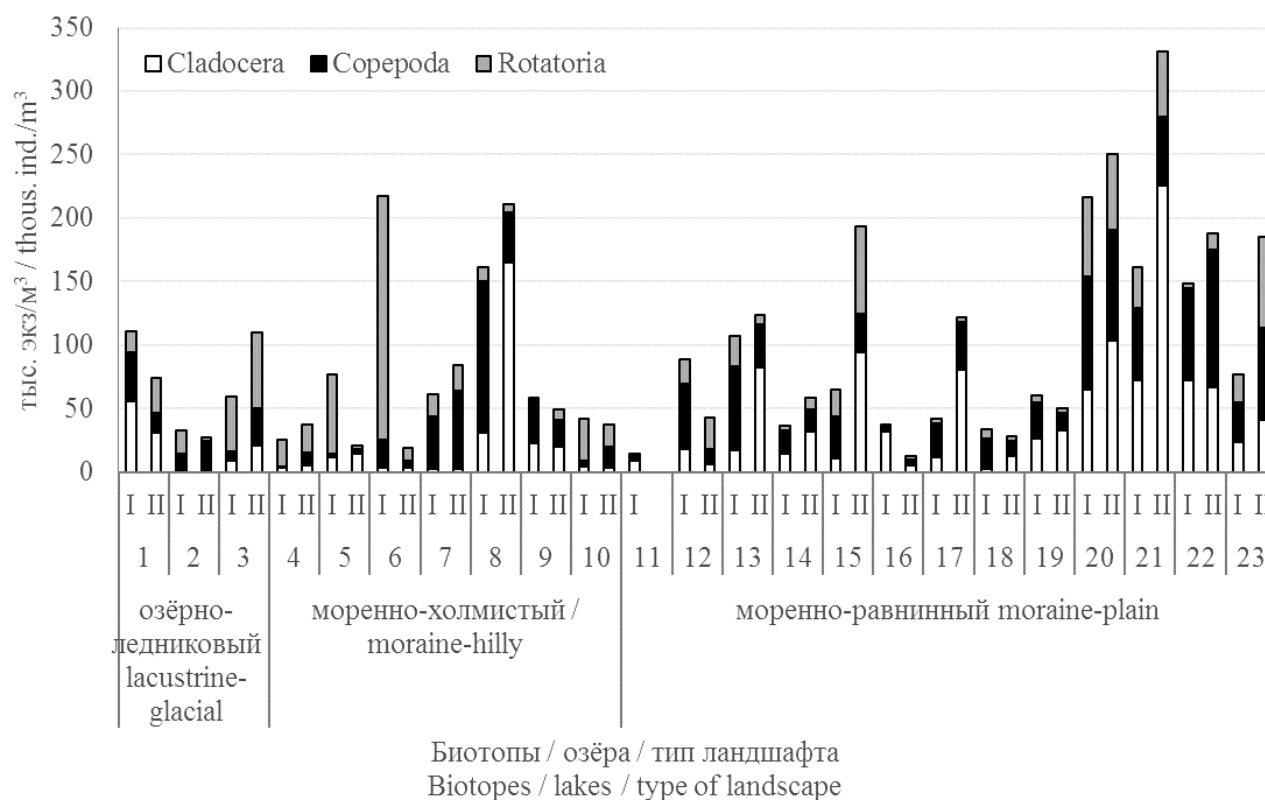
Все изученные озера озерно-ледникового ландшафта характеризуются как очень слабо зарастающие. Распространение макрофитов в озерах, окруженных болотными массивами, ограничивают природные факторы. Это физико-химические свойства торфяных и торфяно-илистых грунтов, а также быстрое нарастание глубин от берега к центру озера. Значительное увеличение численности и биомассы зоопланктона в зарослях отмечено только для озера Манылово (рис. 3). Для этого водоема характерна узкая зона с глубинами до 2 м, где развиваются заросли гидрофитов.

В целом, по составу доминантов зоопланктона водоемы озерно-ледниковых и моренных ландшафтов различаются, что было выявлено и на примере других малых озер области [Лобуничева, 2010 (Lobunicheva, 2010)]. Наибольшее сходство доминирующего комплекса характерно для озер сходных по морфологии и, соответственно, местообитаниям зоопланктона. К доминантам в большинстве озер относятся эврибионтные, широко распространенные в регионе виды. Среди циклопид в состав доминантов во многих моренных озерах входил *Thermocyclops oithonoides*, экологически более пластичный чем *Mesocyclops leuckarti*. Подобное замещение видов отмечено и для гумифицированных водоемов юга Вологодской области [Лазарева, 1994 (Lasareva, 1994)]. К характерным особенностям зоопланктона малых озер водосбора оз. Воже можно отнести малую представленность среди доминантов циклопид. Субдоминантами во многих изученных водоемах являются каляниды – *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*. Аналогичные особенности состава комплекса

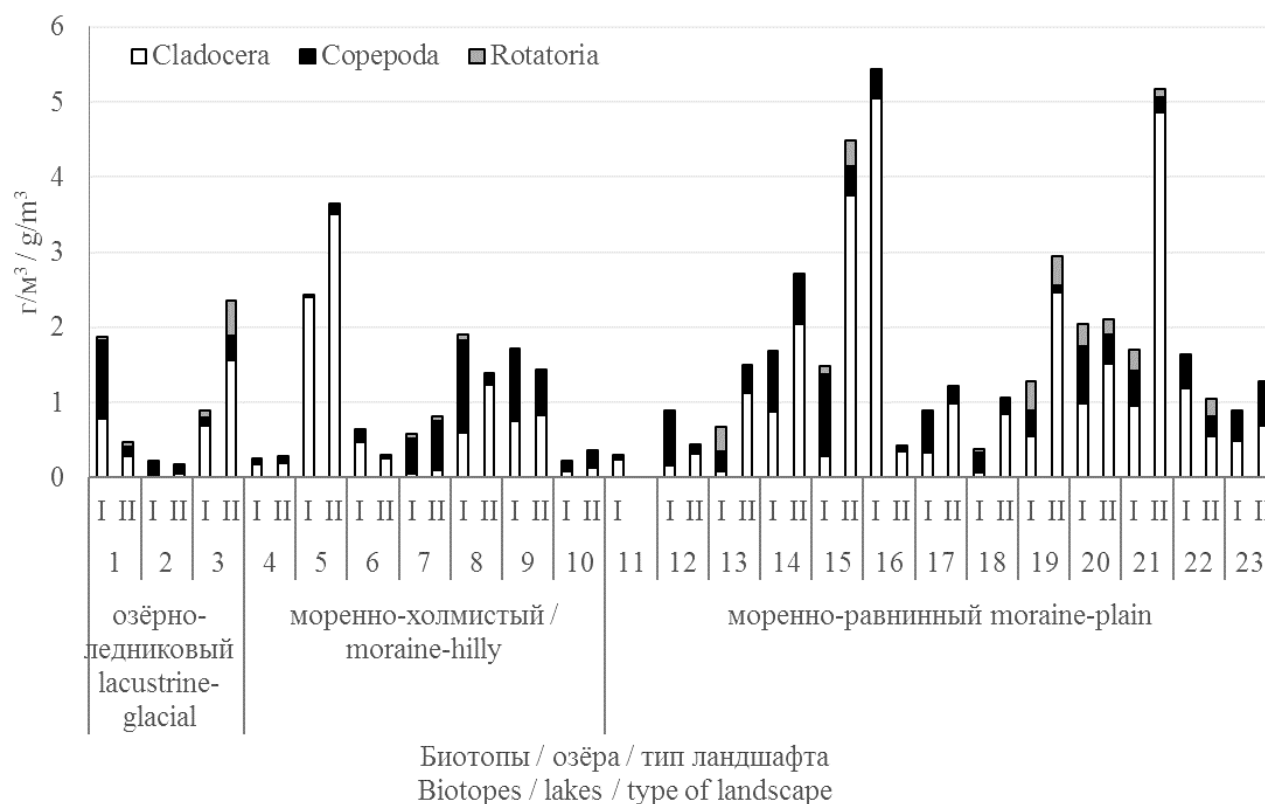
доминантов отмечались для некоторых анализируемых водоемов и ранее [Лобуничева, 2009 (Lobunicheva, 2009)]. При этом специфичный набор видов-доминантов отмечен в отдельных озерах (Бекетовское, Озерское). Эти водоемы окружены крупными болотными массивами, что типично для остаточных озер озерно-ледниковых ландшафтов. В связи с этим для них характерна значительная специфика гидрохимического режима, а именно малая минерализация, пониженный уровень pH (Озерское) и высокая цветность воды (Бекетовское). В подобных условиях высокого обилия достигали стенобионт *Holopedium gibberum* и эврибионтный вид *Diaphanosoma brachyurum*.

Численность и биомасса зоопланктона изученных озер существенно варьируют. Увеличение обилия зоопланктона отмечено для водоемов с постепенным нарастанием глубин и значительной изрезанностью береговой линии, что благоприятно для развития разнотипных зарослей макрофитов. Подобные характеристики свойственны для типичных водоемов моренных ландшафтов. В озерах моренно-равнинного ландшафта численность зоопланктона в зарослях выше, чем на открытых участках в 1.4 раза, различия биомассы составляют в среднем 1.9 раза. Формирование в большинстве озер этого типа ландшафтов структурированного зарослевого комплекса зоопланктона обуславливает значительное повышение уровня развития сообщества в целом. В озерах других ландшафтов обилие зоопланктона в зарослях и открытой воде различается слабо.

Значительная однородность пространственной структуры зоопланктона озер озерно-ледникового и моренно-холмистого ландшафтов выявлена в предыдущих исследованиях водоемов Вытегорского и Вожегодского районов Вологодской области [Думнич, Лобуничева, 2008 (Dumnich, Lobunicheva, 2008); Лобуничева, 2009 (Lobunicheva, 2009)]. Зоопланктон большинства изученных озер озерно-ледниковых ландшафтов региона характеризуется более специфичным видовым составом и меньшими численностью и биомассой. В озерах моренных ландшафтов (особенно в моренно-равнинных) сформировались сообщества зоопланктона наиболее богатые по числу видов. Для этих водоемов характерно высокое обилие зоопланктеров в зарослях макрофитов, что приводит к увеличению средних для озера численности и биомассы зоопланктона.



a



b

**Рис. 3.** Средние численность (а, тыс. экз/м³) и биомасса (б, г/м³) зоопланктона в разных биотопах малых озёр восточной части водосбора озера Воже. Биотопы: I – открытая вода, II – заросли. Обозначения озёр аналогичны таблице 2.

**Fig. 3.** Average number (а, thous. ind./m³) and biomass (б, g/m³) of zooplankton different biotopes in small lakes in the eastern part of the Vozhe watershed. Biotopes: I – open water, II – macrophytes. Lake designations are similar table 2.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В составе зоопланктона малых озер разнотипных ландшафтов восточной части водосбора озера Воже зарегистрирован 121 вид коловраток и ракообразных. Наиболее своеобразен состав зоопланктона водоемов озерно-ледникового ландшафта. Для водоемов моренных ландшафтов характерно значительное сходство планктонной фауны. В озерах разных генетических типов выражены различия доминирующего комплекса зоопланктона. В водоемах озерно-ледникового ландшафта доминирует небольшой набор видов (*Keratella cochlearis*, *Daphnia galeata*, *Eudiaptomus graciloides*, *Heteroscope appendiculata*). Состав доминантов зоопланктона моренных озер более разнообразен, в большинстве из них доминируют *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *Bosmina longirostris*, *Thermocyclops oithonoides*. В отличие от других малых водоемов региона доминантами в зоопланктоне

многих изученных озер являются виды, адаптированные к повышенной гумификации и пониженному уровню pH воды (*Daphnia longispina*, *Thermocyclops oithonoides*, *Eudiaptomus graciloides*).

В пределах одного ландшафта на зоопланктон озер влияют характер и интенсивность их зарастания, а также заболачивание водосборов. Обилие зоопланктона во многом определяется морфологическими особенностями малых водоемов. Наибольшие численность и биомасса зоопланктона зарегистрированы в водоемах моренно-равнинного ландшафта. В условиях выраженной мелководной зоны и разнообразия морфологии котловины в этих водоемах формируются разнотипные заросли макрофитов, где обилие зоопланктона существенно выше, чем на участках открытой воды.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках научных грантов при поддержке Вологодского регионального отделения ВОО “Русское географическое общество”.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л., ЗИН АН СССР, 1979. С. 58–79.
- Биоразнообразие и типология карстовых озер Среднего Поволжья. Казань: Казан. Гос. Ун-т, 2009. 222 с.
- Борисов М.Я., Лобуничева Е.В. Малые озера разнотипных ландшафтов Вологодской области // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения. Материалы IV Всероссийской научной конференции с международным участием. Ч. 1. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2012. С. 147–151.
- Великорецкая И.И. Ландшафтная структура озерных водосборов с учетом антропогенного фактора // Изменения в системе “водосбор-озеро” под влиянием антропогенного фактора. Л.: Наука, 1983. С. 4–18.
- Воробьев Г.А. Ландшафтные типы зарастания озер // Природные условия и ресурсы Севера Европейской части СССР. Вологда, 1977. С. 48–60.
- Воробьев Г.А. Основные черты природы Вологодской области // Особо охраняемые природные территории, растения и животные Вологодской области. Вологда: Русь, 1993. С. 7–18.
- Воробьев Г.А., Жаков Л.А. Ландшафтная обусловленность лимногенеза и рыбохозяйственная оценка малых озер // Географ. исследования природы, населения, хозяйства Вологодской области: тезисы докл. конф., посвященной 50-летию кафедр физической и экономической географии ВГПУ. Вологда: ВГПУ, издательство “Русь”, 2000. С. 73–74.
- Драбкова В.Г. Эволюция озер под влиянием развития их экосистем // Общие закономерности возникновения и развития озер. Методы изучения истории озер. Л.: Наука, 1986. С. 27–33.
- Драбкова В.Г., Сорокин И.Н. Озеро и его водосбор – единая природная система. Л.: Наука, 1979. 195 с.
- Думнич Н.В., Лобуничева Е.В. Общая гидробиологическая характеристика водных объектов проектируемой ООПТ “Онежский” // Сохранение биоразнообразия природных комплексов водосбора Онежского озера на территории Вологодской области. Вологда: Вологодский гос. пед. ун-т, 2008. С. 123–129.
- Жаков Л.А. Общая гидробиологическая характеристика и рыбохозяйственная оценка озер // Озерные ресурсы. Вологда, 1981. С. 27–37.
- Жаков Л.А. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР. М.: Наука, 1984. 144 с.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. Элементарная биометрия. Учебное пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 104 с.
- Калесник С.В. Общие географические закономерности Земли. М.: Мысль, 1970. 283 с.
- Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.
- Кичигин А.Н. Геоморфологическое районирование Вологодской области // Геология и география Вологодской области. Сборник научных трудов. Вологда: ВГПУ, 2007. С. 65–80.

- Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР (Rotatoria). Подкласс Eurotatoria (отряды Ploimida, Monimotrochida, Paedotrochida). Л.: Наука. 1970. 744 с.
- Лазарева В.И. Трансформация сообществ зоопланктона малых озер при закислении // Структура и функционирование экосистем кислых озер. СПб.: Наука, 1994. С. 150–169.
- Лобуничева Е.В. Использование ландшафтного подхода при характеристике зоопланктона малых озер Вологодской области // Вклад молодых ученых в рыбохозяйственную науку. Тез. докл. Всеросс. Молодежной конф. (Санкт-Петербург, 12–14 октября 2010 г.). СПб., 2010. С. 98–101.
- Лобуничева Е.В. Разнообразие зоопланктоценозов малых озер с водосборами разной степени нарушенности в пределах Коношско-Верхневажского средневекового ландшафта (Вологодская область) // Проблемы региональной экологии. М., 2009. №4. С. 57–61.
- Максимова Н.К. Ландшафты Вологодской области. Учебное пособие. // Национально-региональный компонент в содержании образования: Сер. “География Вологодской области”. Вологда: Учебная литература, 2006. 56 с.
- Максимова Н.К., Воробьев Г.А. Ландшафты // Природа Вологодской области. Вологда: “Издательский Дом Вологжанин”, 2007. С. 300–328.
- Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.–Л., 1964. 327 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., Наука, 1975. 239 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л., 1982. 33 с.
- Муравейский С.Д. Реки и озера. Гидробиология, сток. М., 1960. 388 с.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 495 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб.: Наука. 1995. Т. 2. 628 с.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Пидгайко М.Л. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. М.: Наука, 1984. 207 с.
- Рихтер Г.Д. Место озер в системе комплексного физико-географического районирования // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1976. № 1. С. 48–57.
- Структура и функционирование экосистем кислых озер. СПб.: Наука, 1994. 250 с.
- Kotov, A., Forró, L., Korovchinsky, N.M., Petrusek A. World checklist of freshwater Cladocera species. World Wide Web electronic publication. 2013. URL: <http://fada.biodiversity.be/group/show/17> [дата обращения: 23.12.2020].

## REFERENCES

- Balushkina E.V., Vinberg G.G. Eksperimental'nye i polevye issledovaniya biologicheskikh osnov produktivnosti ozer. *Zavisimost' mezhdu dlinoj i massoj tela planktonnykh rakoobraznykh* [The relationship between the length and body mass planktonic crustaceans], Leningrad: Zoologicheskii Institut AN SSSR, 1979, pp. 58–79. (In Russian)
- Bioraznoobrazie i tipologiya karstovykh ozer Srednego Povolzh'ya [Biodiversity and Typology of Karst Lakes of the Middle Volga River Basin]. Kazan', Kazan. Gos. Un-t, 2009. 222 p. (In Russian)
- Borisov M.Ya., Lobunicheva E.V. Small lakes of different types of landscapes of the Vologda Region. *Ekologicheskie problemy severnykh regionov i puti ih resheniya. Materialy IV Vserossijskoj nauchnoj konferencii s mezhdunarodnym uchastiem* [Ecological Problems of Northern Regions and Ways for their Solution. Mat. IV Rus. Sci. Conf.]. Apatity: Izd-vo Kol'skogo nauchnogo centra RAN, 2012, vol. 1, pp. 147–151. (In Russian)
- Drabkova V.G. General patterns of the emergence and development of lakes. Methods of studying the history of lakes. *Evolutsiya ozer pod vliyaniem razvitiya ih ekosistem* [Evolution of lakes under the influence of the development of their ecosystems], Leningrad, Nauka, 1986, pp. 27–33. (In Russian)
- Drabkova V.G., Sorokin I.N. *Ozero i ego vodosbor – edinaya prirodnaya sistema* [The Lake and its Watershed are a Single Natural System]. Leningrad, Nauka, 1979. 195 p. (In Russian)
- Dumnich N.V., Lobunicheva E.V. Conservation of the biodiversity of natural complexes of drainage area Lake Onega on the territory of the Vologda region. *Obshchaya gidrobiologicheskaya harakteristika vodnykh ob'ektov proektiruemoy OOPT “Onezhskij”* [General hydrobiological characteristics of water objects in the protected area “Onezhsky”]. Vologda, Vologodskij gos. ped. un-t, 2008, pp. 123–129. (In Russian)
- Ivanter E.V., Korosov A.V. *Elementarnaya biometriya. Uchebnoe posobie* [Elementary Biometrics: Tutorial]. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2010. 104 p. (In Russian)
- Kalesnik S.V. *Obshchie geograficheskie zakonomernosti Zemli* [General Geographical Patterns of the Earth]. Moscow, Mysl', 1970. 283 p. (In Russian)
- Kichigin A.N. Geomorphological zoning of the Vologda Region. *Geologiya i geografiya Vologodskoj oblasti. Sbornik nauchnykh trudov* [Geology and geography of the Vologda Oblast. Collection of scientific works]. Vologda, 2007, pp. 65–80. (In Russian)
- Kitaev S.P. *Osnovy limnologii dlya gidrobiologov i ihtologov* [Basis of Limnology for Hydrobiologists and Ichthyologists]. Petrozavodsk, KarRC RAS, 2007. 395 p. (In Russian)
- Kotov A., Forró L., Korovchinsky N.M., Petrusek A. *World checklist of freshwater Cladocera species*. World Wide Web electronic publication. 2013. Available at: <http://fada.biodiversity.be/group/show/17> [accessed: 23.12.2020].

- Kutikova L.A. *Rotifera fauna of the USSR (Rotatoria). Subclass Eurotatoria (orders Ploimida, Monimetrochida, Paedotrochida)*. Leningrad: Nauka, 1970. 744 p. (In Russian)
- Lazareva V.I. Transformation of small lakes zooplankton communities during acidification. *Struktura i funkcionirovanie ekosistem acidnyh ozyor. Trudy IBIW RAS* [Structure and functioning of acidic lakes ecosystems. Proc. IBIW RAS]. Sankt-Peterburg, Nauka, 1994, no. 70 (73), pp. 150–169. (In Russian)
- Lobunicheva E.V. Using a landscape approach in characterizing the zooplankton of small lakes of the Vologda Region. *Vklad molodyh uchenykh v rybohozyajstvennyy nauku. Tez. dokl. Vseross. Molodezhnoj konf. (Sankt-Peterburg, 12–14 oktyabrya 2010 g.)* [Contribution of young scientists to fisheries science. Proc. Russ. Youth. Conf. (St. Petersburg, October 12–14, 2010)]. Sankt-Peterburg, 2010, pp. 98–101. (In Russian)
- Lobunicheva E.V. Raznoobrazie zooplanktotsenozov mal'yx ozer s vodosborami raznoj stepeni narushennosti v predelakh Konoshsko-Verhnevazhskogo srednetazhnogo landshafta (Vologodskaya oblast') [Diversity of zooplankton communities of small lakes with watershed the different antropogenic load of Konoshsko-Verhnevagiye central taiga landscape (Vologda region)]. *Regional Environmental Issues*, 2009, no. 4, pp. 57–61. (In Russian)
- Maksutova N.K. *Landshafty Vologodskoj oblasti. Uchebnoe posobie* [Landscapes of the Vologda Region. Tutorial]. Vologda, Uchebnaya literatura, 2006. 56 p. (In Russian)
- Maksutova N.K., Vorob'ev G.A. Nature of the Vologda region. *Landshafty*. [Landscapes]. Vologda, "Izdatel'skij Dom Vologzhanin", 2007, pp. 300–328. (In Russian)
- Manujlova E.F. *Vetvistousye rachki (Cladocera) fauny SSSR* [Cladocera of Fauna SSSR]. Moscow–Leningrad, Nauka, 1964. 327 p. (In Russian)
- Metodicheskie rekomendacii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoemakh. Zooplankton i ego produkcija* [Methodological Recommendations for the Collection and Processing of Materials in Hydrobiological Research on Freshwater Reservoirs. Zooplankton and its Products]. Leningrad, Nauka, 1982. 33 p. (In Russian)
- Metodika izucheniya biogeocenozov vnutrennih vodoemov* [The methodology of studying Biogeocenoses of Inland Reservoirs]. Moscow, Nauka, 1975. 239 p. (In Russian)
- Muravejskij S.D. *Reki i ozera. Gidrobiologiya, stok* [Rivers and Lakes. Hydrobiology, Drain]. Moscow, Geografiz, 1960. 388 p. (In Russian)
- Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territorij* [Identification Guide to Freshwater Invertebrates of Russia and Adjacent Territory]. Sankt-Peterburg, 1995. vol. 2. 628 p. (In Russian)
- 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]. Moscow, Tovarishestvo nauchnykh izdanij KMK, 2010. 495 p. (In Russian)
- Pesenko Yu.A. *Principy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh* [Principles and Methods of Quantitative Analysis in Faunistic Studies]. Moscow, Nauka, 1982. 287 p. [In Russian]
- Pidgajko M.L. *Zooplankton vodoemov Evropejskoj chasti SSSR* [Zooplankton of Reservoirs of the European Part of the USSR]. Moscow, Nauka, 1984. 207 p. (In Russian)
- Rihter G.D. Mesto ozer v sisteme kompleksnogo fiziko-geograficheskogo rajonirovaniya [The place of lakes in the system of integrated physical and geographical zoning]. *Izv. AN SSSR. Ser. geogr.*, 1976, no 1, pp. 48–57. (In Russian)
- Struktura i funkcionirovanie ekosistem acidnykh ozer* [Structure and functioning of acidic lakes ecosystems]. Sankt-Peterburg, Nauka, 1994. 250 p. (In Russian)
- Velikoretskaya I.I. Changes in the system "watershed–lake" under the influence of the anthropogenic factor. *Landshaftnaya struktura ozernykh vodosborov s uchetom antropogennogo faktora*. [Landscape structure of lake watershed, taking into account anthropogenic factor]. Leningrad, Nauka, 1983, pp. 4–18. (In Russian)
- Vorob'ev G.A. Landscape types of lake overgrowth. *Prirodnye usloviya i resursy Severa Evropejskoj chasti SSSR* [Natural conditions and resources of the North of the European part of the USSR]. Vologda, 1977, pp. 48–60. (In Russian)
- Vorob'ev G.A. Specially protected natural areas, plants and animals of the Vologda region. *Osnovnye cherty prirody Vologodskoj oblasti*. [The main features of nature of the Vologda Region]. Vologda, Rus', 1993. pp. 7–18. (In Russian)
- Vorob'ev G.A., Zhakov L.A. Landscape conditionality of limnogenesis and fisheries assessment of small lakes. *Geograf. issledovaniya prirody, naseleniya, hozyajstva Vologodskoj oblasti: tezisy dokl. konf., posvyashchennoj 50-letiyu kafedr fizicheskoy i ekonomicheskoy geografii VGPU*. [Geographical studies of nature, population, economy of the Vologda region: abstracts of reports of the conference dedicated to the 50th anniversary of the Departments of Physical and Economic Geography of VSPU]. Vologda, VGPU, Izdatel'stvo "Rus'", 2000, pp. 73–74. (In Russian)
- Zhakov L.A. Formirovanie i struktura rybnogo naseleniya ozer Severo-Zapada SSSR [Formation and Structure of Fish Population of Lakes of the North-West of the USSR]. Moscow: Nauka, 1984. 144 p. (In Russian)
- Zhakov L.A. Lake resources. *Obshchaya gidrobiologicheskaya harakteristika i rybohozyajstvennaya ocenka ozer*. [General hydrobiological characteristics and fisheries assessment of lakes]. Vologda, 1981. pp. 27–37. (In Russian)



## ZOOPLANKTON OF SMALL LAKES IN THE EASTERN PART OF THE CATCHMENT AREA OF LAKE VOZHE (VOLOGDA OBLAST)

**E. V. Lobunicheva, A. I. Litvin, N. V. Dumnich, M. Ia. Borisov**

*Vologda branch of the Federal State Budget Scientific Institution*

*“Russian Federal Research Institute of Fisheries and oceanography”*

*Vologda, 160012, Russia, e-mail: lobunicheva\_ek@mail.ru*

In the summer period of 2017–2020, the authors studied the composition, dominant complex and the abundance of zooplankton in 23 small lakes in the eastern part of the Lake Vozhe catchment area (Vologda oblast). The lakes are located in lacustrine-glacial, moraine-hilly and moraine-plain landscapes. A total of 121 species are recorded in zooplankton of the lakes (Rotifera – 38, Cladocera – 56, Copepoda – 27) including *Holopedium gibberum*, *Daphnia pulex*, *Bunops serricaudata*, *Paralona pigra*, *Chydorus ovalis*, *Acanthodiatomus denticornis* that are relatively rare species for the region. The highest occurrence is typical for eurybiontic species. The planktonic fauna of the waterbodies of lacustrine-glacial terrains is *sui generis* (the index of similarity with other lakes is 0.4). The level of similarity in the composition of zooplankton in moraine lakes is 0.7 on average. Zooplankton in the lakes of different landscape types differs in the structure of dominant complex. The set of dominants in the reservoirs of the lacustrine-glacial terrains is *sui generis* (*Keratella cochlearis*, *Daphnia galeata*, *Eudiaptomus graciloides*, *Heterocope appendiculata*). The composition of zooplankton dominants in moraine lakes is more diverse. Most of these waterbodies are dominated by *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *Bosmina longirostris*, *Thermocyclops oithonoides*. In the lakes of the moraine-hilly landscape, the set of dominants also includes *Eudiaptomus gracilis* and *E. graciloides*, and in the moraine-plain water bodies *Asplanchna priodonta*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Polyphemus pediculus* are dominant. The highest average abundance (137.7 thousand ind./m<sup>3</sup>) and biomass (1.8 g/m<sup>3</sup>) are typical for the lakes in moraine-plain landscapes. The morphology of the depressions of these lakes contributes to the development of macrophyte thickets. The abundance and biomass of zooplankters in waterbodies of the lacustrine-glacial landscapes are 58.9 thousand ind./m<sup>3</sup> and 0.8 g/m<sup>3</sup>, respectively. The development of macrophytes in these reservoirs is limited by a rapid increase in depth and the predominance of peat and peat-silt soils.

**Keywords:** zooplankton, composition, dominants, density, biomass, small lakes, landscape types, Lake Vozhe watershed, Vologda Region

## ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ ЖУКОВ СЕМЕЙСТВА HETEROCERIDAE (COLEOPTERA) РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ (2015–2020)

А. С. Сажнев

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН  
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: sazhn@list.ru  
Поступила в редакцию 1.09.2020

Впервые в России в 2015 г. были начаты планомерные исследования малоизученной группы жесткокрылых семейства Heteroceridae, предварительные (за 5 лет) результаты которых представлены в данной работе. Полученные за время исследований данные можно разделить на несколько тематических групп, это систематические акты, фаунистические находки (включающие зоогеографические заметки) и материалы по биоэкологическим особенностям гетероцерид. *Систематика*: на основании изучения типовых образцов *Heteroerus kamtschaticus* Egorov, 1989 была установлена его синонимия с *Heteroerus fenestratus* (Thunberg, 1784). Восстановлена валидность *Heterocerus fausti* Reitter, 1879 и *Heterocerus heydeni* Kuwert, 1890. *Фауника*: впервые для России указаны виды *Augyles interspidulus* (Charpentier, 1979), *A. tokeji* Nomura, 1958, *A. turanicus* (Reitter, 1887), *Heterocerus kaszabi* Charpentier, 1979 и *Augyles marmota* (Kiesenwetter, 1850); представлены списки и новые находки гетероцерид для европейской части России, Кавказа, Урала, Западной Сибири, Дальнего Востока, а также Азербайджана, Киргизии, Таджикистана, Узбекистана и Монголии. *Экология*: впервые были изучены состав и структура населения гетероцерид в условиях прибрежной зоны водных объектов севера Нижнего Поволжья, получены данные по биотопической приуроченности, сезонной встречаемости и зимовке отдельных видов гетероцерид, были проведены исследования о положении гетероцерид в трофических сетях этих сообществ, а также исследованы симбиотические связи Heteroceridae с другими организмами, дан обзор представителей семейства, обитающих в условиях нетипичных и экстремальных для группы.

*Ключевые слова*: жесткокрылые, Heteroceridae, систематика, фауна, экология.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-104-111

### ВВЕДЕНИЕ

Мировая фауна жуков-пилоусов, или гетероцерид (Heteroceridae), насчитывает 361 вид [Sazhnev, 2020c; García, Jiménez-Ramos, 2020], 357 из которых – рецентные. Ежегодно описываются новые таксоны. В России фауна семейства представлена 22 видами [Sazhnev, 2020b, d].

Heteroceridae распространены всемирно (за исключением Антарктиды) и заселяют прибрежную зону разнотипных водных объектов в широком спектре условий среды. Имаго и личинки – стратобионты, характерные обитатели краевых структур “вода–суша” (супралиitoral, аэропелаль), сооружают во влажном субстрате мягких грунтов разветвленные сети тоннелей и камер, которые используют для питания, откладки яиц и окукливания [Sazhnev, 2020b]. По питанию имаго и личинки Heteroceridae – неизбирательные детритофаги и/или микрофитофаги (альгодетритофаги) – собиратели, поглощающие вместе с субстратом органический детрит, микроорганизмы, диатомовые и другие виды водорослей [Sazhnev, 2018a], иногда отмечается хищничество (питание планктоном, попавшим в субстрат, жуками рода *Carpelimus*). Как детритофаги Heteroceridae участвуют в переработке органики, включенной в детритные пищевые сети, а,

следовательно, в переносе вещества и энергии в зоне перехода двух сред.

Возможно, именно бионимия гетероцерид повлияла на то, что, несмотря на более чем двухвековую историю изучения водных жесткокрылых России и сопредельных территорий (в первую очередь азиатских), фауна и экология этой небольшой, но интересной группы жуков не были достаточно изучены. Сведения о Heteroceridae часто встречаются в общих фаунистических сводках и списках для различных регионов России и ближнего зарубежья, однако, они не всегда информативны, а специализированные работы практически отсутствуют. Среди последних имеется небольшая статья Ф.А. Зайцева начала XX века с систематическими заметками по Heteroceridae европейской России и Кавказа [Зайцев, 1916 (Zaitsev, 1916)] и его же обзорная работа по фауне пилоусов Закавказья [Зайцев, 1946 (Zaitsev, 1946)]. Среди современных работ можно выделить статью по фауне надсемейства Dryopoidea Удмуртской Республики [Дедюхин, Холмогорова, 2006 (Dedyukhin, Kholmogorova, 2006)], где семейство Heteroceridae представлено весьма полно, а также публикацию по Поволжью с переработанным и детализированным определителем рода *Heteroerus* и списками семейства для ряда регионов

Средней и Нижней Волги [Литовкин и др., 2013 (Litovkin et al., 2013)]. Основные же работы по разностороннему изучению семейства

Heteroceridae России и сопредельных территорий были начаты только в 2015 г.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Результаты первых пятилетних (2015–2020) планомерных исследований малоизученной группы жесткокрылых семейства Heteroceridae представлены в настоящей работе. В основном это авторские данные, которые, впрочем, не могли быть получены без разносторонней и неоценимой помощи коллег. В основу полученных результатов легли скрупулезный поиск литературы по семейству и по-

следующее составление библиографии по мировой фауне Heteroceridae, фаунистические и экологические исследования с методами камеральной обработки коллекционного материала из большинства регионов России и ближнего зарубежья в сочетании с наблюдениями в природе и лаборатории, а также современные морфологические и молекулярно-генетические методы, применяемые в систематике.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные за время исследований данные можно разделить на несколько тематических групп, это систематические акты, фаунистические находки (включающие зоогеографические заметки) и материалы по биоэкологическим особенностям гетероцерид.

**Систематика.** На основе изучения строения полового аппарата и внешней морфологии типовых экземпляров из коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург) было доказано, что описанный с Камчатки таксон *Heterocerus kamtschaticus* Egorov, 1989, является младшим синонимом голарктического полизонального *Heterocerus fenestratus* (Thunberg, 1784) [Sazhnev, 2016] – вида с широким спектром экологических возможностей к обитанию. При этом, камчатские особи из кальдеры вулкана Узон – это часть дальневосточной популяции вида, которая адаптировалась к экстремальным условиям берегов термальных источников [Sazhnev, 2020a]. Так как *Heterocerus fenestratus* самый обычный и широко распространенный вид семейства (известный даже из Южного Полушария [Sazhnev, 2019]), было предложено исключить *Heterocerus kamtschaticus* из списков охраняемых видов Камчатского края [Сажнев, 2018г (Sazhnev, 2018e)].

Доказана валидность и дано переописание псаммофильного вида *Heterocerus fausti* Reitter, 1879 [Sazhnev, 2018b], ранее сведенного в синонимы к *Heterocerus flexuosus* Stephens, 1828. На основе детального изучения внешней и внутренней морфологии, а также применения ДНК баркодинга (COI) был восстановлен статус самостоятельности вида и для другого синонимичного *Heterocerus flexuosus* таксона – *Heterocerus heydeni* Kuwert, 1890 [Litovkin et al., 2019], вследствие чего назрела ревизия группы “*flexuosus*” в рамках Палеарктики.

**Фаунистика.** За время исследования на основе литературных и коллекционных дан-

ных впервые для России указаны виды *Augyles interspidulus* (Charpentier, 1979), *A. tokejii* Nomura, 1958, *A. turanicus* (Reitter, 1887), *Heterocerus kaszabi* Charpentier, 1979 [Сажнев, 2016a (Sazhnev, 2016b)] и *Augyles marmota* (Kiesenwetter, 1850) [Сажнев, Козьминых, 2019 (Sazhnev, Kozminykh, 2019)], составлены фаунистические списки Heteroceridae отдельных регионов России, таких как Европейская часть [Русинов др., 2018 (Rusinov et al., 2018); Сажнев, 2016б, в, 2017б, 2018д (Sazhnev, 2016с, 2017б, 2018а); Сажнев и др., 2018 (Sazhnev et al., 2018)], Кавказ [Сажнев, 2017а (Sazhnev, 2017а), Сажнев, Ильина, 2017 (Sazhnev, Ilyina, 2017); Сажнев, Шаповалов, 2016 (Sazhnev, Shapovalov, 2016)], Урал [Сажнев, Козьминых, 2019 (Sazhnev, Kozminykh, 2019)], Западная Сибирь [Efimov, Litovkin, 2015] и Дальний Восток [Сажнев, 2018б, в (Sazhnev, 2018с, d)].

Для ряда стран ближнего зарубежья (Узбекистан, Кыргызстан, Азербайджан, Таджикистан и Монголия) были составлены списки семейства с указанием новых находок для регионов, так, *Augyles turanicus* (Reitter, 1887) и *Heterocerus mus* Charpentier, 1965 впервые были отмечены для Киргизии [Litovkin, Sazhnev, 2018]; *Heterocerus fuscus* Kiesenwetter, 1843 и *Heterocerus obsoletus* Curtis, 1828 для территории Узбекистана [Prokin et al., 2016], а *Augyles maritimus* (Guérin-Méneville, 1844) и *Augyles turanicus* – для Азербайджана [Сажнев, 2018а (Sazhnev, 2018b)], *Heterocerus fuscus* – для Таджикистана [Sazhnev, 2020a], и два вида – *Augyles obliterated* (Kiesenwetter, 1843) и *Heterocerus marginatus* (Fabricius, 1787) для фауны Монголии [Prokin et al., 2020]. Дополнительные сведения по фауне Туркменистана, Украины, Армении, Болгарии были сведены и опубликованы в виде дополнения к Палеарктическому каталогу Heteroceridae [Sazhnev, 2020d]. В итоге для каталога семейства были подготовлены изменения относительно 31 так-

сона Heteroceridae, 59 из которых относятся к новым указаниям для стран и регионов (включая данные литературы), а 4 представляют систематические акты (синонимия и валидизация отдельных видов) [Sazhnev, 2020d].

По результатам обработки экспедиционных сборов и музейных коллекций уточнены ареалы трех видов *Augyles* группы “*cribratellus*” [Сажнев, 2018в (Sazhnev, 2018e)] на территории России и сопредельных стран. Виды группы (*Augyles hispidulus* (Kiesenwetter, 1843), *A. interspidulus*, *A. japonicus* (Kôno, 1931), *A. tokejii*, *A. holdhausi* (Mamitza, 1930), а также *Augyles koreanus* (Skalický, 1994)) образуют некоторую подгруппу: имеют 10-члениковые усики с 6 сегментами булавы, сходный паттерн рисунка надкрылий (светлые красно-желтые пятна на темном фоне), тегмен эдеагуса значительно шире пениса, широкоовальную форму тела длиной 3.0–4.4 мм. Это азиатские виды, распространенные на юге Сибири, в Монголии, на Дальнем Востоке (Россия, Япония, Китай, Корея), из которых только *Augyles hispidulus* большей частью распространен в Европе [Сажнев, 2018в (Sazhnev, 2018e)].

**Экология.** Впервые были изучены состав и структура населения гетероцерид в условиях прибрежной зоны водных объектов на примере Саратовской области [Сажнев, 2016в (Sazhnev, 2016d); Сажнев, Селезнев, 2018 (Sazhnev, Seleznev, 2018)], выявлены основные тренды при выборе местообитаний [Sazhnev, 2020b]. Было показано, что для гетероцерид при выборе местообитания определяющее значение имеют: гидрологический режим водного объекта, влажность заселяемого субстрата, характер грунта, наличие кормовой базы и тип зоны уреза. Дополнительно были получены данные по биотопической приуроченности, сезонной встречаемости и зимовке отдельных видов гетероцерид Сажнев, 2016в (Sazhnev, 2016d); Сажнев, Селезнев, 2018 (Sazhnev, Seleznev, 2018)].

За время исследования в сообществах с присутствием Heteroceridae зарегистрировано 147 видов жесткокрылых из 20 семейств. Количество видов и экземпляров в пробах значительно варьирует ( $S = 5-49$ ,  $N = 6-193$ ), что связано с зональным расположением изучаемых водных объектов и их типологией. В большинстве сообществ (в 7) доминировал *Heterocerus fenestratus* ( $d = 10.29-47.62$ ), в псаммофильных сообществах доминантами и субдоминантами оказались *Dyschirius thoracicus* (P. Rossi, 1790) и *Augyles hispidulus*, связанные трофически как “хищник–жертва”. В отдельных сообществах доминировали разные виды се-

мейств Carabidae и Hydrophilidae. Среднее значение индекса Шеннона (H) для изученных сообществ составило  $2.58 \pm 0.55$  бит/экз., H для естественных водоемов и водотоков – 2.70 и 2.79 бит/экз. соответственно, для обедненных сообществ искусственных и экстремальных водных объектов 1.56–1.83 бит/экз. [Сажнев, Селезнев, 2018 (Sazhnev, Seleznev, 2018)].

Согласно оценки согласованной встречаемости внутри сообществ с присутствием Heteroceridae было выделено 2 кластера. Первый кластер образован околотовдными стратобионтами (*Georissus*), стратобионтами-скважниками (*Acupalpus*, *Stenolophus*, *Chlaenius*) и эпигеобионтами (околотовдные Anthicidae, Staphylinidae), отдельную группу внутри кластера образуют геохортобионты, такие как *Coccidula*, *Hippodamia*, *Aelosomus*. В состав второго кластера вошли представители роющих стратобионтов (*Anotylus*, *Carpelimus*, *Platystethus*) и норники рода *Bledius*. Остальные виды сгруппированы попарно [Сажнев, Селезнев, 2018 (Sazhnev, Seleznev, 2018)].

Пары видов, образованные с Heteroceridae, приурочены к песчаным грунтам (среднее значение степени биотопической приуроченности Heteroceridae –  $F_{ij} = 0.56$ ) – это *Augyles hispidulus* и *Stenus palposus* Zetterstedt, 1838, а также *Heterocerus marginatus* и *Dyschirius thoracicus*. Среди остальных пар наиболее высокую степень согласованной встречаемости показали околотовдные поверхностно-подстилочные стратобионты-скважники *Acupalpus elegans* (Dejean, 1829) с *Bembidion semipunctatum* (Donovan, 1806) и *B. articulatum* (Panzer, 1796) с *B. octomaculatum* (Göze, 1777) [Сажнев, Селезнев, 2018 (Sazhnev, Seleznev, 2018)].

В продолжении темы структуры околотовдных сообществ с присутствием Heteroceridae были проведены исследования о положении гетероцерид в трофических сетях этих сообществ [Sazhnev, 2018a]. В целом, Heteroceridae были отнесены к консументам первого порядка. Трофическая структура сообществ в разных природных зонах (на примере Саратовской области и Монголии) относительно одинакова как на таксономическом, так и на трофическом уровне. На песчаных субстратах особое положение занимает псаммофильный комплекс видов (отдельные представители родов *Augyles*, *Omophron*, *Bledius*), отдельные виды могут обитать в гипергалинных биотопах (некоторые *Heterocerus*, *Bledius*, *Dyschirius*). Сообщества околотовдных жесткокрылых имеют большее таксономическое разнообразие и структурированность в зоне уреза второго типа [Пржиборо, 2001 (Przhiboro, 2001)].

В конкурентных отношениях с гетероцеридами состоят синтопно обитающие виды семейства, а также альгодетритофаги из группы стратобионтов, такие как *Bledius*, *Carpelimus*, и в какой-то степени неизбирательные полифаги *Tridactylidae*. Из специализированных хищников выделяются представители близких родов *Dyschirius* и *Dyschiriodes*, возможно, *Clivina*, которые охотятся на преимагинальные стадии *Heteroceridae*. В остальном гетероцеридами питаются разные группы зоофагов, как беспозвоночных, так и позвоночных животных [Sazhnev, 2018a (Sazhnev, 2018f)].

Отдельно стоят паразитические организмы и симбионты с невыясненным вектором взаимоотношений с *Heteroceridae*, изучение которых находится на начальном этапе и требует продолжения. Тесная связь с гетероцеридами известна у 13 симбиотических видов: 4 – *Nematoda*, 6 – *Acari*, 1 – *Gregarinida*, 1 – *Chalcidoidea* и 1 – *Ascomycota* [Sazhnev, 2018c (Sazhnev, 2018g)].

В рамках изучения симбиотических связей между *Heteroceridae* и другими организмами были собраны и описаны новые для науки таксоны клещей семейства *Neopygmephoridae* из России и Казахстана [Khaustov, Sazhnev, 2016]. Описан новый мо-

нотипический род *Protoallopymephorus* и два новых вида рода *Allopymephorus*: *A. spinisetus* Khaustov & Sazhnev, 2016 и *A. punctatus* Khaustov & Sazhnev, 2016. Впервые на *Heteroceridae* отмечен *Scutacarus sphaeroideus* Karafiat, 1959 из семейства *Scutacaridae* [Khaustov, Sazhnev, 2016].

Удалось дать обзор *Heteroceridae* обитающих в условиях нетипичных для группы [Sazhnev, 2020b]. В историческом плане [Prokin, Ren, 2011; Li et al., 2020] для гетероцерид характерна морфологическая и экологическая монотонность, консерватизм в образовании морфотипов и жизненных форм, что обусловлено в первую очередь их образом жизни. Несмотря на это, семейство показывает высокие адаптивные способности, которые позволили освоить отдельным представителям *Heteroceridae* ряд побочных неблагоприятных, а зачастую и экстремальных биотопов, таких как морские побережья, острова, зональные тундры, высокогорья, пустыни и солончаки [Sazhnev, 2020b]. Отмечено, что гетероцериды способны выдерживать высокую кислотность среды, наличие сульфатов и тяжелых металлов в грунте местообитаний [Vinikour, 1979], при этом, практически не накапливая их [Сажнев, Удоденко, 2018 (Sazhnev, Udodenko, 2018)].

## ВЫВОДЫ

Не смотря на значительный прорыв в изучении фауны, систематики и экологии *Heteroceridae* России и сопредельных территорий за прошедшие 5 лет, стоит отметить, что многие аспекты остаются открыты: требуется переописание некоторых среднеазиатских таксонов, ревизия *Heterocerus* группы “*flexuosus*”, установление статуса ряда видов рода *Augyles*, составление каталога и определителя фауны

*Heteroceridae* России и др. Только-только начато изучение биологии и экологии гетероцерид, коммуникации и стридуляции отдельных видов, их роли в околотовных сообществах, продолжаются молекулярно-генетические исследования семейства и уточнение его положения в системе *Coleoptera*, получены новые данные о четвертичных субфоссилиях *Heteroceridae* Сибири.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания (темы АААА–А18–118012690106–3 и АААА–А18–118012690105–0).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дедюхин С.В., Холмогорова Н.В. Материалы к фауне жесткокрылых надсемейства *Dryopoidea* (Insecta, *Coleoptera*) Удмуртской Республики // Вестник Удмуртского университета. 2006. № 10. С. 151–155.
- Зайцев Ф.А. Заметки о некоторых представителях семейства *Heteroceridae* (*Coleoptera*) // Русское энтомологическое обозрение. 1916. Т. 15. № 4. С. 569–571.
- Зайцев Ф.А. Распространение в Закавказье видов сем. Пилоусов (*Coleoptera*, *Heteroceridae*) // Труды Института зоологии Академии Наук Грузинской ССР. 1946. Вып. 6. С. 213–220.
- Литовкин С.В., Сажнев А.С., Клемин Д.А. К познанию пилоусов (*Coleoptera*, *Heteroceridae*) Самарской, Саратовской, Ульяновской областей и Республики Татарстан // Евразийский энтомолог. журнал. 2013. Вып. 12. № 6. С. 561–569.
- Приборо А.А. Экология и роль бентосных двукрылых (Insecta: *Diptera*) в прибрежных сообществах малых озер Северо-Запада России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 2001. 25 с.
- Русинов А.А., Сажнев А.С., Прокин А.А., Власов Д.В. Жесткокрылые семейств *Haliplidae*, *Gyrinidae*, *Noteridae*, *Dytiscidae*, *Georissidae*, *Helophoridae*, *Hydrochidae*, *Spercheidae*, *Hydrophilidae*, *Hydraenidae*, *Scirtidae*, *Dryopidae* и *Heteroceridae* Национального парка “Плещеево озеро” // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 2018. Вып. 83(86). С. 91–101.

- Сажнев А.С. Материалы к распространению жесткокрылых семейства Heteroceridae (Coleoptera) на Северном Кавказе // Эверсманния. 2017а. Вып. 50. С. 8–10.
- Сажнев А.С. Материалы к фауне жуков-пилоусов (Coleoptera, Heteroceridae) Азербайджана // Евразийский энтомолог. журнал. 2018а. Т. 17. № 2. С. 110–112. <https://doi.org/10.15298/euroasentj.17.2.06>.
- Сажнев А.С. Материалы к фауне жуков-пилоусов (Coleoptera: Heteroceridae) Дальнего Востока России // Кавказский энтомологический бюллетень. 2018б. Т. 14. № 2. С. 153–155.
- Сажнев А.С. Новые для территории России виды жуков-пилоусов (Coleoptera: Heteroceridae) // Эверсманния. 2016а. Вып. 47–48. С. 104.
- Сажнев А.С. Новые материалы к фауне жуков-пилоусов (Coleoptera: Heteroceridae) юга европейской части России // Кавказский энтомологический бюллетень. 2016б. Т. 12. № 2. С. 247–252.
- Сажнев А.С. О распространении трех видов *Augyles* группы «*cribratellus*» (Coleoptera: Heteroceridae) на территории России и сопредельных стран // Евразийский энтомолог. журнал. 2018в. Т. 17. №3. С. 182–185. DOI: 10.15298/euroasentj.17.3.06.
- Сажнев А.С. О целесообразности включения *Heterocerus kamtschaticus* Egorov, 1989 (Coleoptera: Heteroceridae) в Красную книгу Камчатского края // Амурский зоологический журнал. 2018г. Вып. 10. №3–4. С. 177–179.
- Сажнев А.С. Обзор жесткокрылых семейства Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) Волжского бассейна // Экологический сборник 6: Труды молодых ученых Поволжья. 2017б. С. 347–349.
- Сажнев А.С. Состав и структура населения Heteroceridae (Coleoptera) в условиях прибрежной зоны водных объектов Саратовской области // Поволжский экологический журнал. 2016в. № 1. С. 85–93. DOI: 10.18500/16847318201618593
- Сажнев А.С. Фауна жесткокрылых семейства Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) севера Европейской части России // Труды Казанского отделения Русского энтомологического общества. 2018д. Вып. 5. С. 43–47.
- Сажнев А.С., Ильина Е.В. Жуки-пилоусы (Coleoptera: Heteroceridae) Республики Дагестан, Россия // Кавказский энтомологический бюллетень. 2017. Т. 13. № 2. С. 151–154.
- Сажнев А.С., Козьминых В.О. Жесткокрылые семейства Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) в фауне Урала // Материалы по флоре и фауне Республики Башкортостан. 2019. Вып. 22. С. 88–105.
- Сажнев А.С., Лычковская И.Ю., Прокин А.А. Новые материалы по фауне водных и полуводных жесткокрылых (Coleoptera: Gyrinidae, Haliplidae, Noteridae, Dytiscidae, Hydrochidae, Hydrophilidae, Heteroceridae) Рязанской области // Эверсманния. 2018. Вып. 55–56. С. 47–51.
- Сажнев А.С., Селезнев Д.Г. Околоводные сообщества жесткокрылых с участием Heteroceridae (Coleoptera) и оценка согласованной встречаемости видов в них на севере Нижнего Поволжья // Волга и ее жизнь: сборник тезисов докладов Всероссийской конференции. Ярославль: Филигрань, 2018. С. 113.
- Сажнев А.С., Удоденко Ю.Г. Содержание ртути в жуках семейства Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) Европейской части России. Тезисы Всероссийской научной конференции и школы-семинара для молодых ученых, аспирантов и студентов “Ртуть и другие тяжелые металлы в экосистемах. Современные методы исследования содержания тяжелых металлов в окружающей среде”, г. Череповец. Череповец: ЧГУ. 2018. С. 57–58.
- Сажнев А.С., Шаповалов М.И. Материалы к фауне жуков-пилоусов (Coleoptera: Heteroceridae) Краснодарского края // Евразийский энтомолог. журнал. 2016. Т. 15. № 6. С. 572–574.
- Efimov D.A., Litovkin S.V. New data on the fauna of Heteroceridae (Coleoptera) of Western Siberia // Baltic J. Coleoptrol. 2015. Т. 15. № 1. P. 29–35.
- García M., Jiménez-Ramos E. Nueva tribu, nuevo género y nuevas especies de Heteroceridae (Coleoptera) de la Península de Araya, noreste de Venezuela // Revista Chilena de Entomología. 2020. Т. 46. № 3. P. 459–472.
- Khaustov A.A., Sazhnev A.S. Mites of the families Neopygmephoridae and Scutacaridae associated with variegated mud-loving beetles (Coleoptera: Heteroceridae) from Russia and Kazakhstan // Zootaxa. 2016. Т. 4175. № 3. P. 261–273. DOI: 10.11646/zootaxa.4175.3.5.
- Li Ya., Tihelka E., Huang D., Cai Ch. Specialized variegated mud-loving beetles from mid-Cretaceous Burmese amber (Coleoptera: Heteroceridae) // Palaeoentomology. 2020. Т. 3. № 1. P. 59–67. DOI: 10.11646/palaeoentomology.3.1.9
- Litovkin S.V., Sazhnev A.S. The variegated mud-loving beetles (Coleoptera: Heteroceridae) of Kyrgyzstan // Far Eastern Entomologist. 2018. Is. 372. P. 25–32. DOI: 10.25221/fee.372.2.
- Litovkin S.V., Sazhnev A.S., Čiampor F.Jr. Validation of *Heterocerus heydeni* Kuwert, 1890 based on morphology and DNA barcoding, with notes on the problems of classification of the Heteroceridae (Coleoptera) // Zootaxa. 2019. Т. 4614. № 1. P. 160–172. DOI: 10.11646/zootaxa.4614.1.7.
- Prokin A.A., Chuluunbaatar G., Angus R.B., Jäch M.A., Petrov P.N., Ryndevich S.K., Byambanyam E., Sazhnev A.S., Shaverdo H. New records of water beetles (Coleoptera: Gyrinidae, Haliplidae, Noteridae, Dytiscidae, Helophoridae, Hydrophilidae, Hydraenidae) and shore beetles (Coleoptera: Heteroceridae) of Mongolia // Aquatic Insects. 2020. Vol. 41. № 1. P. 1–44. DOI: 10.1080/01650424.2019.1651870.
- Prokin A.A., Ren D. New Species of Variegated Mud Loving Beetles (Coleoptera: Heteroceridae) from Mesozoic Deposits of China // Paleontological Journal. 2011. Т. 45. № 3. P. 284–286.
- Prokin A.A., Sazhnev A.S., Kovalenko Ya.N. New records of water beetles from families Helophoridae, Hydrophilidae and Heteroceridae (Coleoptera) from Uzbekistan // Caucasian Entomological Bull. 2016. Т. 12. № 1. P. 69–70.
- Sazhnev A.S. A new synonymy of the species *Heterocerus fenestratus* (Thunberg, 1784) (Coleoptera: Heteroceridae) and his first records for South Hemisphere // Zootaxa. 2019. Т. 4624, № 4. P. 589–592. DOI: 10.11646/zootaxa.4624.4.10.

- Sazhnev A.S. Additional data to the fauna of water beetles (Coleoptera) of Tajikistan // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. 2020a. Вып. 17. С. 34–38.
- Sazhnev A.S. Beetles of the family Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) in extreme environments. Ecosystem Transformation, 2020b. T. 3. № 2. P. 22–31. DOI: 10.23859/estr-200323a
- Sazhnev A.S. Checklist of the Heteroceridae (Insecta, Coleoptera) of the World. (Draft version 22.05.2020). 2020c. Available at: <https://www.researchgate.net/publication/326690724>.
- Sazhnev A.S. *Heterocerus kamtschaticus* A. Egorov, 1989 is a new synonym of the Holarctic *H. fenestratus* (Thunberg, 1784) (Coleoptera: Heteroceridae) // Zoosystematica Rossica. 2016. Vol. 25. № 1. P. 163–164.
- Sazhnev A.S. On the position of Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) in food webs in riparian communities // Ecosystem transformation. 2018a. T. 1. № 1. P. 49–56. DOI: 10.23859/estr-180121-en.
- Sazhnev A.S. Redescription of *Heterocerus fausti* Reitter, 1879, bona species (Coleoptera, Heteroceridae) // Zootaxa. 2018b. T. 4441. № 3. P. 597–600. DOI: 10.11646/zootaxa.4441.3.12.
- Sazhnev A.S. Symbiotic Associations between Beetles of Family Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) and Other Organisms // Inland Water Biology. 2018c. T. 11. № 1. P. 108–110. DOI: 10.1134/S1995082918010169.
- Sazhnev A.S. Variegated mud-loving beetles (Heteroceridae) of the Russia and abject countries: Additions and corrections to the Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Volume 3 (2016) // Zootaxa. 2020d. T. 4810. № 2. P. 368–374. DOI: 10.11646/zootaxa.4810.2.10
- Vinikour W.S. Coal slurry observed as habitat for semiaquatic beetle *Lanternarius brunneus* (Coleoptera: Heteroceridae), with notes on water quality conditions // Entomological News. 1979. T. 90. № 4. P. 203–204.

## REFERENCE

- Dedyukhin S.V., Kholmogorova N.V. Materialy k faune zhestkokrylykh nadsemeystva Dryopoidea (Insecta, Coleoptera) Udmurtskoy Respubliki [The materials to fauna of Dryopoidea (Insecta, Coleoptera) of Udmurt Republic]. *Bulletin of Udmurt University*, 2006, no. 10, pp. 151–155. (In Russian)
- Efimov D.A., Litovkin S.V. New data on the fauna of Heteroceridae (Coleoptera) of Western Siberia. *Baltic J. Coleopterol.*, 2015, vol. 15. no. 1, pp. 29–35.
- García M., Jiménez-Ramos E. Nueva tribu, nuevo género y nuevas especies de Heteroceridae (Coleoptera) de la Península de Araya, noreste de Venezuela. *Revista Chilena de Entomología*, 2020, vol. 46, no. 3, pp. 459–472.
- Khaustov A.A., Sazhnev A.S. Mites of the families Neopygmephoridae and Scutacaridae associated with variegated mud-loving beetles (Coleoptera: Heteroceridae) from Russia and Kazakhstan. *Zootaxa*, 2016, vol. 4175, no. 3, pp. 261–273. doi: 10.11646/zootaxa.4175.3.5.
- Li Ya., Tihelka E., Huang D., Cai Ch. Specialized variegated mud-loving beetles from mid-Cretaceous Burmese amber (Coleoptera: Heteroceridae). *Palaeoentomology*, 2020, vol. 3, no. 1, pp. 59–67. doi: 10.11646/palaeoentomology.3.1.9
- Litovkin S.V., Sazhnev A.S. The variegated mud-loving beetles (Coleoptera: Heteroceridae) of Kyrgyzstan. *Far Eastern Entomologist*, 2018, is. 372, pp. 25–32. doi: 10.25221/fee.372.2.
- Litovkin S.V., Sazhnev A.S., Čiampor F.Jr. Validation of *Heterocerus heydeni* Kuwert, 1890 based on morphology and DNA barcoding, with notes on the problems of classification of the Heteroceridae (Coleoptera). *Zootaxa*, 2019, vol. 4614, no. 1, pp. 160–172. doi:10.11646/zootaxa.4614.1.7.
- Litovkin S.V., Sazhnev A.S., Klyomin D.A. K poznaniyu pilousov (Coleoptera, Heteroceridae) Samarskoy, Saratovskoy, Ul'yanovskoy oblastey i Respubliki Tatarstan [Variegated mud-loving beetles (Coleoptera, Heteroceridae) of Samarskaya, Saratovskaya and Ulyanovskaya Oblasts and the Republic of Tatarstan, Russia]. *Euroasian Entomol. J.*, 2013, vol. 12, no. 6, pp. 561–569. (in Russian)
- Prokin A.A., Chuluunbaatar G., Angus R.B., Jäch M.A., Petrov P.N., Ryndevich S.K., Byambanyam E., Sazhnev A.S., Shaverdo H. 2020. New records of water beetles (Coleoptera: Gyrinidae, Haliplidae, Noteridae, Dytiscidae, Helophoridae, Hydrophilidae, Hydraenidae) and shore beetles (Coleoptera: Heteroceridae) of Mongolia. *Aquatic Insects*, vol. 41, no. 1, pp. 1–44. doi: 10.1080/01650424.2019.1651870.
- Prokin A.A., Ren D. New Species of Variegated Mud Loving Beetles (Coleoptera: Heteroceridae) from Mesozoic Deposits of China. *Paleontological Journal*, 2011, vol. 45, no. 3, pp. 284–286.
- Prokin A.A., Sazhnev A.S., Kovalenko Ya.N. New records of water beetles from families Helophoridae, Hydrophilidae and Heteroceridae (Coleoptera) from Uzbekistan. *Caucasian Entomological Bull.*, 2016, vol. 12, no.1, pp. 69–70.
- Przhiboro A.A. Ekologiya i rol' bentosnykh dvukrylykh (Insecta: Diptera) v pribrezhnykh soobshchestvakh malykh ozer SeveroZapada Rossii [Ecology and role of benthic dipterans (Insecta: Diptera) in shallow water communities of small lakes in Northwestern Russia]. Candidate of sciences (biology) dissertation abstract. Zoological Institute, St. Petersburg, 2001. 25 p. (In Russian).
- Rusinov A.A., Sazhnev A.S., Prokin A.A., Vlasov D.V. Zhestkokrylye semeystv Haliplidae, Gyrinidae, Noteridae, Dytiscidae, Georissidae, Helophoridae, Hydrochidae, Spercheidae, Hydrophilidae, Hydraenidae, Scirtidae, Dryopidae i Heteroceridae Natsional'nogo parka «Pleshcheevo ozero» [The beetles of families Haliplidae, Gyrinidae, Noteridae, Dytiscidae, Georissidae, Helophoridae, Hydrochidae, Spercheidae, Hydrophilidae, Hydraenidae, Scirtidae, Dryopidae and Heteroceridae of National park «Lake Pleshcheyevo»]. *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*, 2018, is. 83(86), pp. 91–101. (in Russian)
- Sazhnev A.S. A new synonymy of the species *Heterocerus fenestratus* (Thunberg, 1784) (Coleoptera: Heteroceridae) and his first records for South Hemisphere. *Zootaxa*, 2019, vol. 4624, no. 4, pp. 589–592. doi: 10.11646/zootaxa.4624.4.10.

- Sazhnev A.S. Additional data to the fauna of water beetles (Coleoptera) of Tajikistan. *Entomological and parasitological investigations in Volga region*, 2020a, vol. 17, pp. 34–38.
- Sazhnev A.S. Beetles of the family Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) in extreme environments. *Ecosystem Transformation*, 2020b, vol. 3, no. 2, pp. 22–31. doi: 10.23859/estr-200323a
- Sazhnev A.S. *Checklist of the Heteroceridae (Insecta, Coleoptera) of the World*. (Draft version 22.05.2020). 2020c. Available at: <https://www.researchgate.net/publication/326690724>.
- Sazhnev A.S. Fauna zhestkokrylykh semeystva Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) severa Evropeiskoi chasti Rossii [The fauna of beetles of the family Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) in the north of the European part of Russia]. *Trudy Kazanskogo otdeleniya Russkogo entomologicheskogo obschestva [Proceedings of the Kazan branch of the Russian Entomological society]*, 2018a, vol. 5, pp. 43–47. (In Russian).
- Sazhnev A.S. *Heterocerus kamschaticus* A. Egorov, 1989 is a new synonym of the Holarctic *H. fenestratus* (Thunberg, 1784) (Coleoptera: Heteroceridae). *Zoosystematica Rossica*, 2016a, vol. 25, no. 1, pp. 163–164.
- Sazhnev A.S. Materialy k faune zhukov-pilousov (Coleoptera, Heteroceridae) Azerbaydzhana [Notes on variegated mud-loving beetles (Coleoptera: Heteroceridae) of Azerbaijan]. *Euroasian Entomol. J.*, 2018b, vol. 17, no. 2, pp. 110–112. doi:10.15298/euroasentj.17.2.06. (in Russian)
- Sazhnev A.S. Materialy k faune zhukov-pilousov (Coleoptera: Heteroceridae) Dal'nego Vostoka Rossii [Materials to the variegated mud-loving beetles fauna (Coleoptera: Heteroceridae) of the Russian Far East]. *Caucasian Entomological Bull.*, 2018c, vol. 14, no. 2, pp. 153–155. (in Russian)
- Sazhnev A.S. Materialy k rasprostraneniyu zhestkokrylykh semeystva Heteroceridae (Coleoptera) na Severnom Kavkaze [Materials for the distribution of beetles of the family Heteroceridae (Coleoptera) in the North Caucasus] *Eversmannia*, 2017a, vol. 50, pp. 8–10. (in Russian)
- Sazhnev A.S. Novye dlya territorii Rossii vidy zhukov-pilousov (Coleoptera: Heteroceridae) [New to the territory of Russia species of variegated mud-loving beetles (Coleoptera: Heteroceridae)]. *Eversmannia*, 2016b, vol. 47–48, pp. 104. (in Russian)
- Sazhnev A.S. Novye materialy k faune zhukov-pilousov (Coleoptera: Heteroceridae) yuga evropeyskoy chasti Rossii [The new materials to the fauna of variegated mud-loving beetles (Coleoptera: Heteroceridae) from the south of European part of Russia]. *Caucasian Entomological Bull.*, 2016c, vol. 12, no. 2, pp. 247–252. (In Russian)
- Sazhnev A.S. O rasprostraneniі trekh vidov *Augyles* gruppy “*cribratellus*” (Coleoptera: Heteroceridae) na territorii Rossii i sopredel'nykh stran [Distribution of three *Augyles* species of the “*cribratellus*” species group (Coleoptera: Heteroceridae) in the territories of Russia and neighboring countries]. *Euroasian Entomological Journal*, 2018d, vol. 17, no. 3, pp. 182–185. doi:10.15298/euroasentj.17.3.06 (In Russian)
- Sazhnev A.S. O tselesoobraznosti vklucheniya *Heterocerus kamschaticus* Egorov, 1989 (Coleoptera: Heteroceridae) v Krasnuyu knigu Kamchatskogo kraya [About the expediency of including *Heterocerus kamschaticus* Egorov, 1989 (Coleoptera: Heteroceridae) in the Red data book of Kamchatka krai]. *Amurian zoological journal*, 2018e, vol. 10, no. 3–4, pp. 177–179. (In Russian)
- Sazhnev A.S. Obzor zhestkokrylykh semeystva Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) Volzhskogo basseyna [Review of coleoptera of the family Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) of the Volga basin]. *Ecological collection 6: Proceedings of young scientists of the Volga region*, 2017b, pp. 347–349. (In Russian)
- Sazhnev A.S. On the position of Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) in food webs in riparian communities. *Ecosystem transformation*, 2018f, vol. 1, no. 1, pp. 49–56. doi: 10.23859/estr-180121-en.
- Sazhnev A.S. Redescription of *Heterocerus fausti* Reitter, 1879, bona species (Coleoptera, Heteroceridae). *Zootaxa*. 2018b, vol. 4441, no. 3, pp. 597–600. doi: 10.11646/zootaxa.4441.3.12.
- Sazhnev A.S. Sostav i struktura naseleniia Heteroceridae (Coleoptera) v usloviakh pribrezhnoi zony vodnykh ob'ektov Saratovskoi oblasti [Composition and structure of the Heteroceridae (Coleoptera) population in the shore zone of water objects in the Saratov region]. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2016d, vol. 1, pp. 85–93. doi: 10.18500/16847318201618593. (In Russian).
- Sazhnev A.S. Symbiotic Associations between Beetles of Family Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) and Other Organisms. *Inland Water Biology*, 2018g, vol. 11, no. 1, pp. 108–110. doi: 10.1134/S1995082918010169.
- Sazhnev A.S. Variegated mud-loving beetles (Heteroceridae) of the Russia and abject countries: Additions and corrections to the Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Volume 3 (2016). *Zootaxa*, 2020d., vol. 4810, no. 2, pp. 368–374. doi: 10.11646/zootaxa.4810.2.10
- Sazhnev A.S., Ilyina E.V. Zhuki-pilousy (Coleoptera: Heteroceridae) Respubliki Dagestan, Rossiya [The variegated mud-loving beetles (Coleoptera: Heteroceridae) of Republic Dagestan, Russia]. *Caucasian Entomological Bull.*, 2017, vol. 13, no. 2, pp. 151–154. (In Russian)
- Sazhnev A.S., Kozminykh V.O. Zhestkokrylye semeystva Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) v faune Urala [Beetles of the family Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) in the fauna of Ural]. Materialy po flore i faune Respubliki Bashkortostan [Materials to the fauna and flora of Republic Bashkortostan], 2010, vol. 22, pp. 88–105. (In Russian)
- Sazhnev A.S., Lychkovskaya I.Yu., Prokin A.A. Novye materialy po faune vodnykh i poluvodnykh zhestkokrylykh (Coleoptera: Gyrinidae, Haliplidae, Noteridae, Dytiscidae, Hydrochidae, Hydrophilidae, Heteroceridae) Ryazanskoy oblasti [New data to the fauna of aquatic and semi-aquatic beetles (Coleoptera: Gyrinidae, Haliplidae, Noteridae, Dytiscidae, Hydrochidae, Hydrophilidae, Heteroceridae) of Ryazan Province]. *Eversmannia*, 2018, vol. 55–56, pp.47–51. (In Russian)



- Sazhnev A.S., Seleznev D.G. Okolovodnye soobshhestva zhestkokrylykh s uchastiem Heteroceridae (Coleoptera) i ocenka soglasovannoy vstrechaemosti vidov v nih na severe Nizhnego Povolzhya [Coleoptera near-water communities with the participation of Heteroceridae (Coleoptera) and assessment of the consistent occurrence of species in them in the north of the Lower Volga region]. *Volga i ee zhizn': sbornik tezisev dokladov Vserossiyskoy konferencii [Volga and her life: a collection of abstracts of the All-Russian conference]*, Yaroslavl: Filigran', 2018, p. 113. (In Russian)
- Sazhnev A.S., Shapovalov M.I. Materialy k faune zhukov-pilousov (Coleoptera: Heteroceridae) Krasnodarskogo kraya [Materials to the fauna of variegated mud-loving beetles (Coleoptera: Heteroceridae) of the Krasnodarskii Krai, Russia]. *Euroasian Entomological Journal*, 2016, vol. 15, no. 6, pp. 572–574. (In Russian)
- Sazhnev A.S., Udodenko Yu.G. Soderzhanie rtuti v zhukakh semeystva Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) Evropeyskoy chasti Rossii [Mercury content in beetles of the family Heteroceridae (Insecta: Coleoptera) of the European part of Russia]. *Tezisy Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii i shkoly-seminara dlya molodykh uchennykh, aspirantov i studentov "Rtut i drugie tyazhelye metally v ekosistemakh. Sovremennyye metody issledovaniya soderzhaniya tiazhelykh metallov v okruzhayushchey srede" [Abstracts of the all-Russian conference and school-seminar for young scientists, postgraduates and students "Mercury and other heavy metals in ecosystems. Modern methods of studying the content of heavy metals in the environment"]*, Cherepovets: Cherepovets State University, 2018, pp. 57–58. (In Russian).
- Vinikour W.S. Coal slurry observed as habitat for semiaquatic beetle *Lanternarius brunneus* (Coleoptera: Heteroceridae), with notes on water quality conditions. *Entomological News*, 1979, vol. 90, no. 4, pp. 203–204.
- Zaitsev F.A. Rasprostraneniye v Zakavkaz'e vidov sem. Pilousov (Coleoptera, Heteroceridae) [Distribution in Transcaucasia species of the variegated mud-loving beetles (Coleoptera, Heteroceridae)]. *Trudy Zoologicheskogo instituta AN GruzSSR*, 1946. no. 6, pp. 213–220. (in Russian)
- Zaitsev F.A. Zametki o nekotorykh predstavitel'yakh semeystva Heteroceridae (Coleoptera) [Notes on some members of the family Heteroceridae (Coleoptera)]. *Russian Entomological Review*, 1916, vol. 15, no. 4, pp. 569–571. (In Russian)

## RESULTS OF THE STUDY OF BEETLES OF THE FAMILY HETERO CERIDAE (COLEOPTERA) IN RUSSIA AND NEIGHBORING TERRITORIES (2015–2019)

A. S. Sazhnev

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

In 2015 year, for the first time in Russia, systematic investigations into poorly studied group of Coleoptera of the family Heteroceridae were initiated. Initial results (for the past 5 years) are presented in this work. Data obtained from these studies can be divided into several thematic groups: systematic acts, faunistic findings (including zoogeographic notes), and materials on bioecological features of heterocerida. *Systematics*: based on the examination of the type specimens of *Heterocerus kamtschaticus* Egorov, 1989, its synonymy is with *Heteroerus fenestratus* (Thunberg, 1784) is established. The validity of *Heterocerus fausti* Reitter, 1879, and *H. heydeni* Kuwert, 1890 is restored. *Faunistics*: *Augyles interspidulus* (Charpentier, 1979), *A. tokejii* Nomura, 1958, *A. turanicus* (Reitter, 1887), *A. marmota* (Kiesenwetter, 1850), and *Heterocerus kaszabi* Charpentier, 1979 are recorded for the first time in Russia; lists and new findings of heterocerids species in the European part of Russia, Caucasus, Ural, West Siberia, Russian Far East, Azerbaijan, Kyrgyzstan, Tadjikistan, Uzbekistan, and Mongolia are presented. *Ecology*: for the first time, the composition and structure of heterocerid population are studied in the littoral zone of waterbodies in the north of the Lower Volga region; data on the biotopical diversification, seasonal dynamics and hibernation of some species of mud-loving beetles are presented. The position of beetles of the family Heteroceridae in food webs of riparian communities in European Russia and Mongolia is discussed, and the main trophic links within the Heteroceridae related communities are recorded. Symbionts of heterocerids are also discussed.

**Keywords:** Coleoptera, Heteroceridae, systematic, fauna, ecology

## Промысел водных биоресурсов

УДК 574.9 + 639.21

### ПРОМЫСЛОВАЯ ФАУНА ВОДОЕМОВ БАСЕЙНА Р. МОСКВЫ ВО ВТОРОЙ ПОЛОВИНЕ XVIII В.

Н. А. Озерова

Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН

125315, г. Москва, ул. Балтийская, д.14, e-mail: ozerova-nad@yandex.ru

Поступила в редакцию 15.07.2020

Проведена реконструкция ареалов промысловых видов рыб и раков, населявших водоемы бассейна р. Москвы во второй половине XVIII в. по данным экономических примечаний к Генеральному межеванию. Составлено 18 карт, отражающих распространение 22 (25) видов животных, в том числе стерляди *Acipenser ruthenus* L., леща *Abramis brama* L., гольца *Barbatula barbatula* L., налима *Lota lota* L., судака *Sander lucioperca* L. и др. Установлено, что все виды, которые были промысловыми во второй половине XVIII в., сохранились в водоемах бассейна р. Москвы до настоящего времени.

**Ключевые слова:** бассейн р. Москвы, промысловая фауна, вторая половина XVIII века, рыба, раки, распространение, карты.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-94-112

#### ВВЕДЕНИЕ

Биологические ресурсы водоемов бассейна Москвы-реки использовались человеком с незапамятных времен. Видовой состав рыб, обитавших в р. Москве и ее притоках в разные исторические эпохи, известен благодаря археологическим находкам костных остатков и литературным данным [Шатуновский и др., 1988 (Shatunovskiy et al., 1988)]. Анализ публикаций [Шатуновский и др., 1988 (Shatunovskiy et al., 1988); Рахилин, 1997 (Rakhilin, 1997); Соколов, 1998 (Sokolov, 1998)] показывает, что литературные данные были основаны на разрозненных упоминаниях, позаимствованных из записок путешественников XIV–XVII вв., на научных трудах XVIII–XX вв., личных наблюдениях и опросных сведениях.

Литературные данные и материалы археологических раскопок позволяют установить список промысловых видов, встречавшихся в окрестностях г. Москвы с древнейших времен, и даже проследить изменения в видовом составе фауны. Однако они не всегда могут дать четкий ответ на вопрос о географическом распространении видов рыб в бассейне р. Москвы. Что касается речных раков, то данных об этом промысловом объекте в бассейне Москвы-реки еще меньше [Виноградов, 1929 (Vinogradov, 1929); Раколовство..., 2006 (Rakolovstvo..., 2006)].

В настоящее время устоялось мнение, что первые исследования ихтиофауны водоемов бассейна р. Москвы относятся к концу XIX – началу XX в. [Быков, Бражник, 2014 (Bykov, Brazhnik, 2014)]. В связи с этим особый интерес

представляют сведения о промысловой фауне водоемов бассейна р. Москвы, содержащиеся в рукописных экономических примечаниях к Генеральному межеванию Московской губернии. Они были составлены во второй половине XVIII в. и хранятся в Российском государственном военно-историческом архиве (далее – РГВИА). В них содержатся подробные материалы, детально характеризующие промысловую фауну водоемов рассматриваемой территории: озер, прудов, ручьев и рек от верховьев до устьев.

Первая попытка проанализировать материалы экономических примечаний была предпринята в 1997 г. в небольшом очерке В.К. Рахилина. Ученый сумел выделить 25 видов рыб, обитавших в Московском регионе, и подсчитать число водоемов, в которых они были отмечены [Рахилин, 1997 (Rakhilin, 1997)]. Из работы В.К. Рахилина осталось неясным, какие виды рыб встречались в бассейне Москвы-реки и в каких водоемах, т.к. территория Московского региона также включает бассейны рек, впадающих в Клязьму, Волгу и Оку. Из-за того, что экономические примечания до сих пор не опубликованы, они остаются малодоступными для исследователей, хотя их содержание может представлять большой теоретический и практический интерес. Цель настоящей работы – реконструкция ареалов промысловых видов рыб и раков, населявших водоемы бассейна р. Москвы во второй половине XVIII в. по данным материалов Генерального межевания.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалами для исследования послужили экономические примечания к Генеральному межеванию, хранящиеся в РГВИА [РГВИА, ф. 846, оп. 16, д. 18859 (RSMHA, f. 846, i. 16, f. 18859); РГВИА, ф. 846, оп. 16, д. 18861 (RSMHA, f. 846, i. 16, f. 18861); РГВИА, ф. 846, оп. 16, д. 18862 (RSMHA, f. 846, i. 16, f. 18862)], т.к. только в них содержатся сведения о фауне водоемов бассейна р. Москвы.

Генеральное межевание проводилось в европейской России в 1766–1771 гг. Основная задача этого мероприятия заключалась в регистрации границ частных владений для последующего налогообложения, учета населения и оценке природных богатств. Для этого землемерами составлялись планы землевладений (в материалах экономических примечаний использовался термин “дача”, под которым понималось отдельное землевладение [Кусов, 2004 (Kusov, 2004)]). К планам прилагалось описание – экономическое примечание, в котором указывалось: собственник, рельеф местности, площадь и тип сельскохозяйственных угодий, свойства почв, объекты гидрографической сети, виды птиц, млекопитающих, рыб и других животных, состав лесов, промыслы населения и иные сведения. Генеральное межевание проводилось в соответствии со специально разработанными правилами и межевой инструкцией [Постников, 1997 (Postnikov, 1997)], поэтому все экономические примечания отличаются однотипностью и определенным порядком в изложении сведений.

Особенность экономических примечаний состоит в том, что фауна рек и озер описывалась в границах дач, т.е. применительно к небольшому участку водоема. В случае если водоем служил границей двух земельных участков, описание его фауны присутствовало в экономическом примечании к каждой даче и могло повторяться.

Не во всех дачах, где находились водоемы, была отмечена промысловая фауна, что может быть объяснено тремя причинами: 1) фауна отсутствовала; 2) местное население не занималось рыболовством и раколовством; 3) землемер недобросовестно следовал инструкции и опустил перечисление видов фауны водоемов. Так, например, в экономических примечаниях к Можайскому уезду [РГВИА, ф. 846, оп. 16, д. 18859, ч. 5 (RSMHA, f. 846, i. 16, f. 18859)], охватывающих территорию верховья р. Москвы, можно встретить отсылки к описаниям дач, в которых должны были быть описа-

ны объекты гидрографической сети, но по факту эти описания отсутствуют.

В задачи землемеров фаунистические исследования не входили. Составляя экономические примечания для каждого землевладения, они пользовались опросными сведениями, полученными от местного населения [Милов, 1965 (Milov, 1965)]. В связи с этим в экономических примечаниях присутствуют только народные названия видов рыб, в том числе диалектизмы. Поэтому большим подспорьем стал “Опыт словаря местных названий рыб...” Н.Ф. Золотницкого [Золотницкий, 1887 (Zolotnitsky, 1887)], который помог установить современные названия тех видов рыб, для которых в экономических примечаниях использовались местные или устаревшие названия. Состав ихтиофауны приводится в соответствии с “Атласом пресноводных рыб России” [Решетников и др., 2002а, б (Reshetnikov, 2002а, б)]. Еще одним важным вспомогательным материалом стала работа “Земли Московской губернии в XVIII в.” В.С. Кусова [Кусов, 2004 (Kusov, 2004)] с комплектом карт уездов Московской губернии, благодаря которой стало возможно идентифицировать положение на местности исчезнувших пустошей и деревень, географические названия которых давно забылись.

Исследование проводилось в два этапа. Первый этап – работа в архиве: изучение экономических примечаний, составление выписок по каждому объекту гидрографической сети и его фауне. В связи с тем, что в 1775 г. административные границы Московской губернии и ее уездов претерпели существенные изменения [Кусов, 2004 (Kusov, 2004)], было изучено несколько версий экономических примечаний: составленные до областной реформы в 1766–1773 гг. [РГВИА, ф. 846, оп. 16, д. 18859 (RSMHA, f. 846, i. 16, f. 18859)] и после, в 1800 г. [РГВИА, ф. 846, оп. 16, д. 18861 (RSMHA, f. 846, i. 16, f. 18861); РГВИА, ф. 846, оп. 16, д. 18862 (RSMHA, f. 846, i. 16, f. 18862)]. Благодаря такому подходу удалось охватить весь бассейн р. Москвы. Для целого ряда землевладений при этом были получены дублирующие записи, которые дополнили и уточнили друг друга.

На втором этапе в программе MapInfo Professional (12.5) были составлены фаунистические карты по следующим принципам: 1) В каждой даче один вид в данном водоеме отмечался однократно; 2) В случае, если водоем служил границей двух дач, и список видов для каждого участка был идентичен, на карте все виды отмечались однократно; 3) В случае,

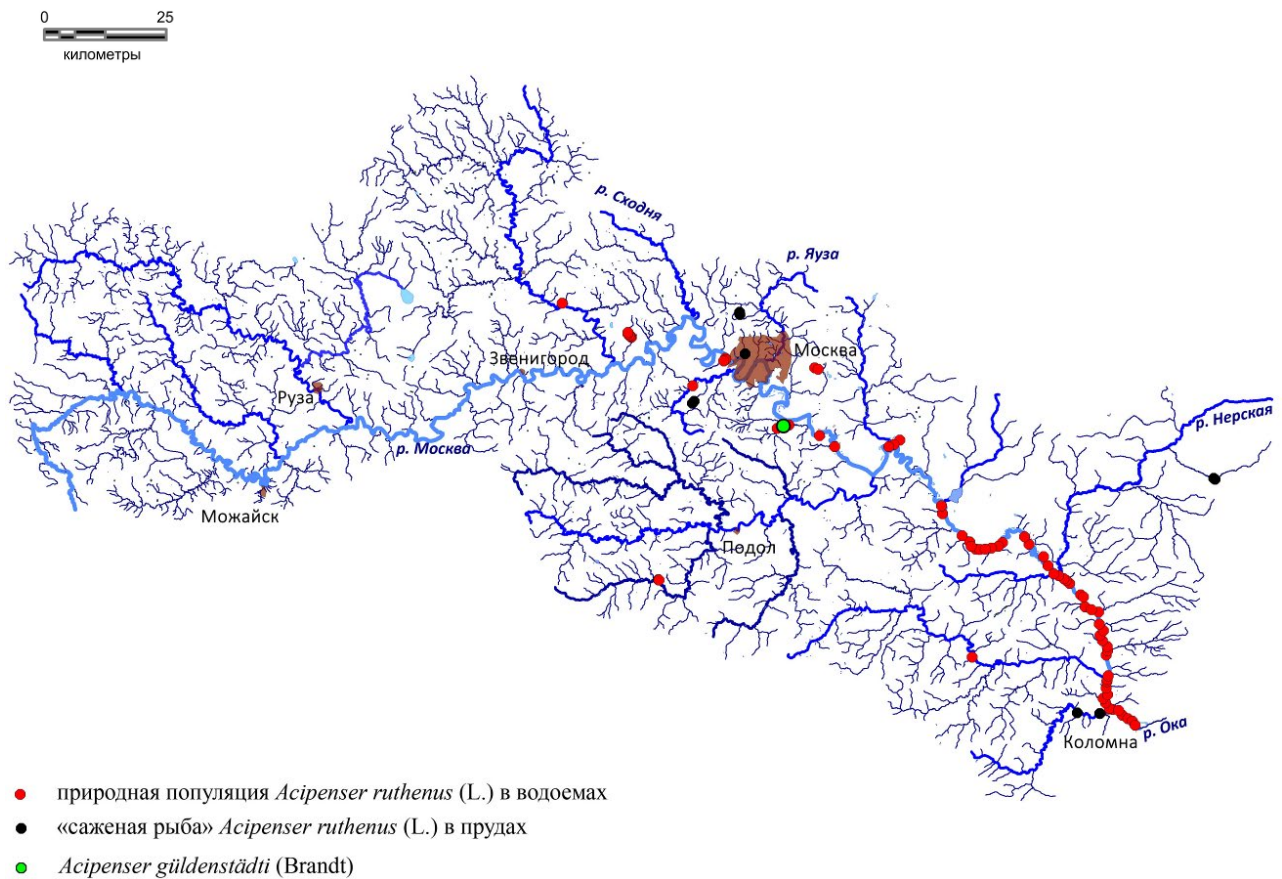
если водоем служил границей двух дач, но списки видов отличались, на карту наносились виды таким образом, чтобы они все были представлены без повторов; 4) При сопоставлении разных версий экономических примечаний на карту наносились виды по принципу дополнения сведений, а не исключения ранее нанесенных данных; 5) Если фауна была описана выражением “рыба мелкая разных родов”, то такие сообщения были проигнорированы как неконкретные; 6) “Сажная рыба” в прудах,

т.е. выпущенная человеком, отмечалась на картах другим цветом; остальная рыба, не отмеченная в экономических примечаниях как “сажная”, была показана как природная популяция, даже если были основания считать, что человек содействовал ее появлению в водоеме. Данный подход позволил составить подробные фаунистические карты, отражающие встречаемость разных видов рыб и раков по всему течению рек от их истока до устья, в озерах и прудах.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В результате исследования были изучены экономические примечания примерно к 6000 землевладениям и сделаны выписки более чем для 2200 дач, в которых находились водоемы, принадлежащие к бассейну р. Моск-

вы и имевшие промысловую фауну. Было установлено, что во второй половине XVIII в. В бассейне р. Москвы объектом промысла был речной рак и около 20 видов рыб, распространение которых представлено на рис. 1–18.

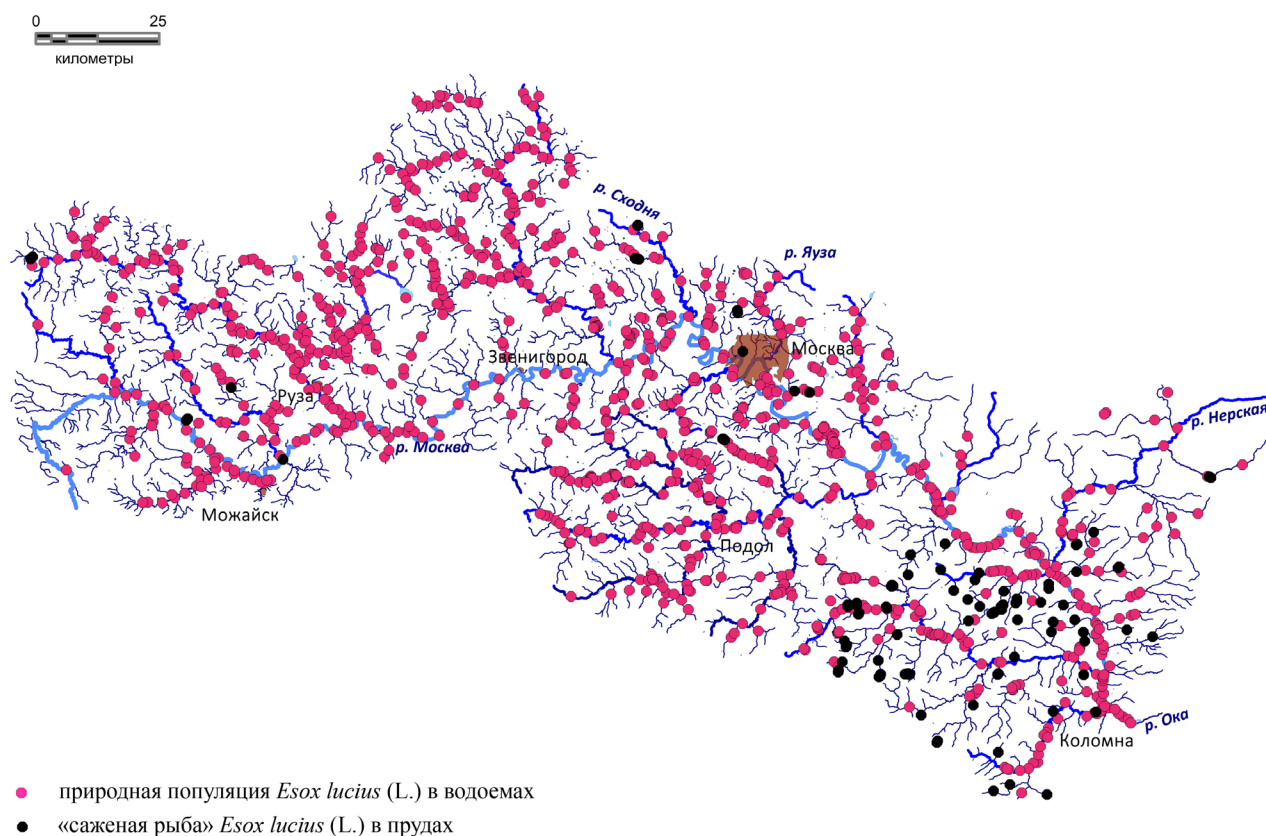


**Рис. 1.** Русский осетр *Acipenser guldentadti* (Brandt, 1833) и стерлядь *Acipenser ruthenus* (Linnaeus, 1758) в водоемах бассейна р. Москвы во второй половине XVIII в.

**Fig. 1.** *Acipenser guldentadti* (Brandt, 1833) and *Acipenser ruthenus* (Linnaeus, 1758) in the reservoirs of the basin of the Moscow river in the second half of 18<sup>th</sup> century (red – natural population; black – pond fish).

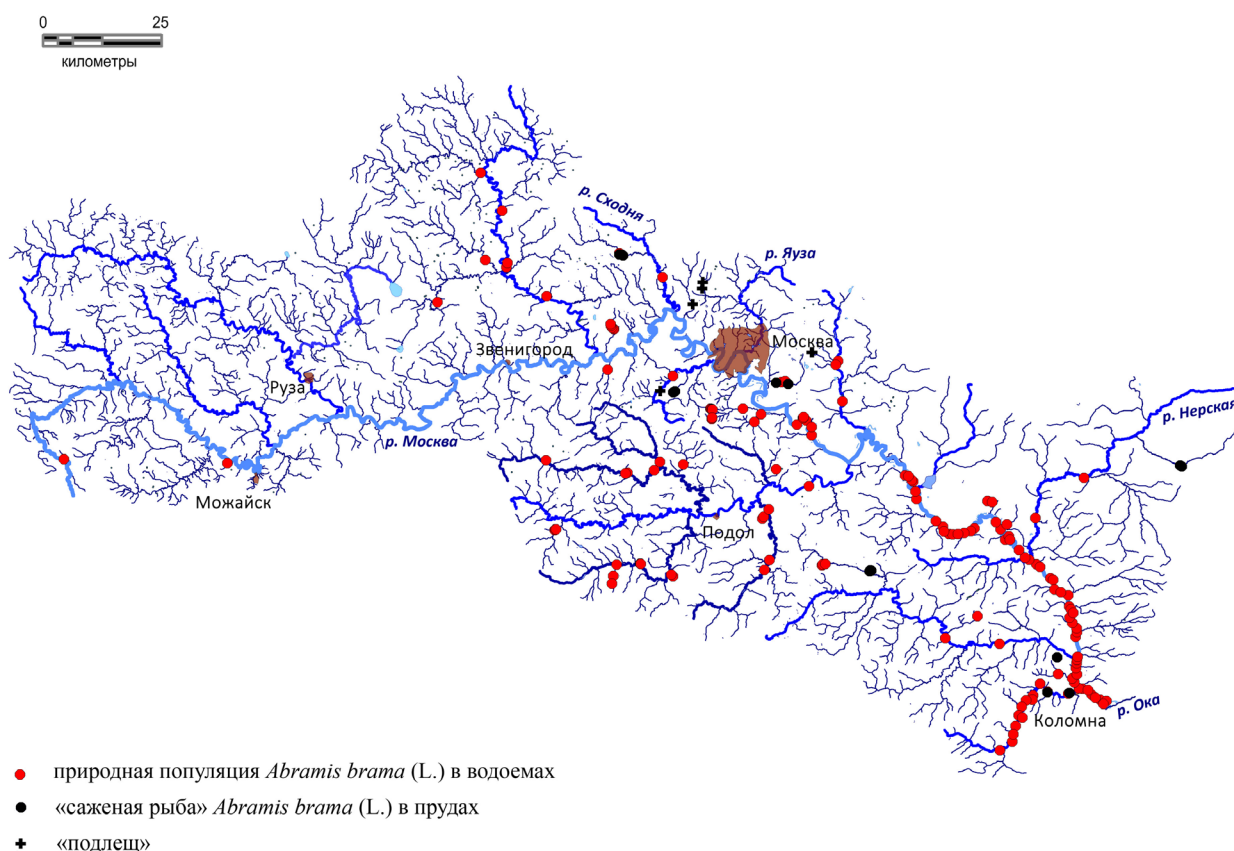
Установлено, что во второй половине XVIII в. многие пруды искусственно зарыбляли – в них отмечена “сажная рыба”. В бассейне р. Москвы предпринимались попытки разведения таких видов, как карась *Carassius* sp. и карп *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1759), линь *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758), плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), окунь *Perca fluviatilis*

(Linnaeus, 1758), щука *Esox lucius* (Linnaeus, 1758), ерш *Gymnocephalus cernua* (Linnaeus, 1758), лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), стерлядь *Acipenser ruthenus* (Linnaeus, 1758), судак *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758), налим *Lota lota* (Linnaeus, 1758), язь *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758) и даже пескарь *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758).



**Рис. 2.** Щука *Esox lucius* (Linnaeus, 1758) в водоемах бассейна р. Москвы во второй половине XVIII в.

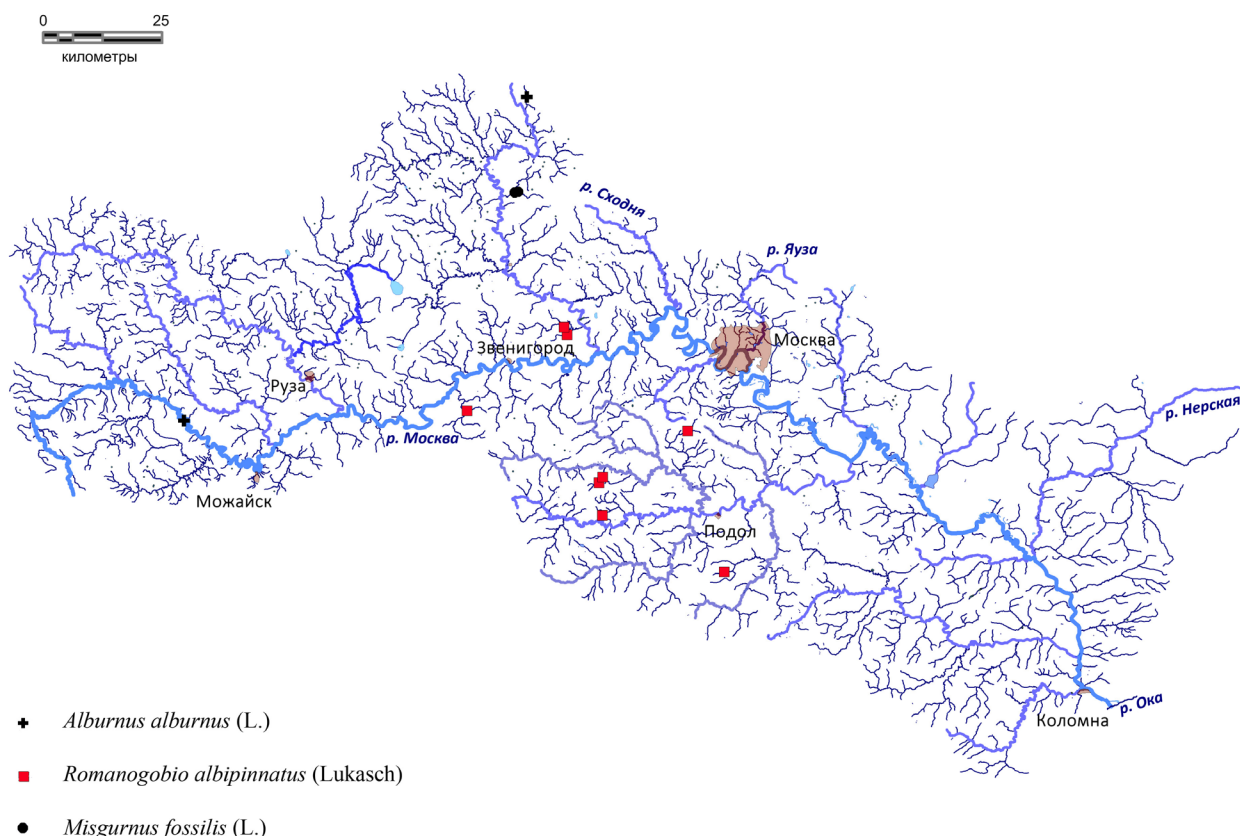
**Fig. 2.** *Esox lucius* (Linnaeus, 1758) in the reservoirs of the basin of the Moscow river in the second half of 18<sup>th</sup> century (pink – natural population; black – pond fish)



**Рис. 3.** Лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) и «подлещ» в водоемах бассейна р. Москвы во второй половине XVIII в.

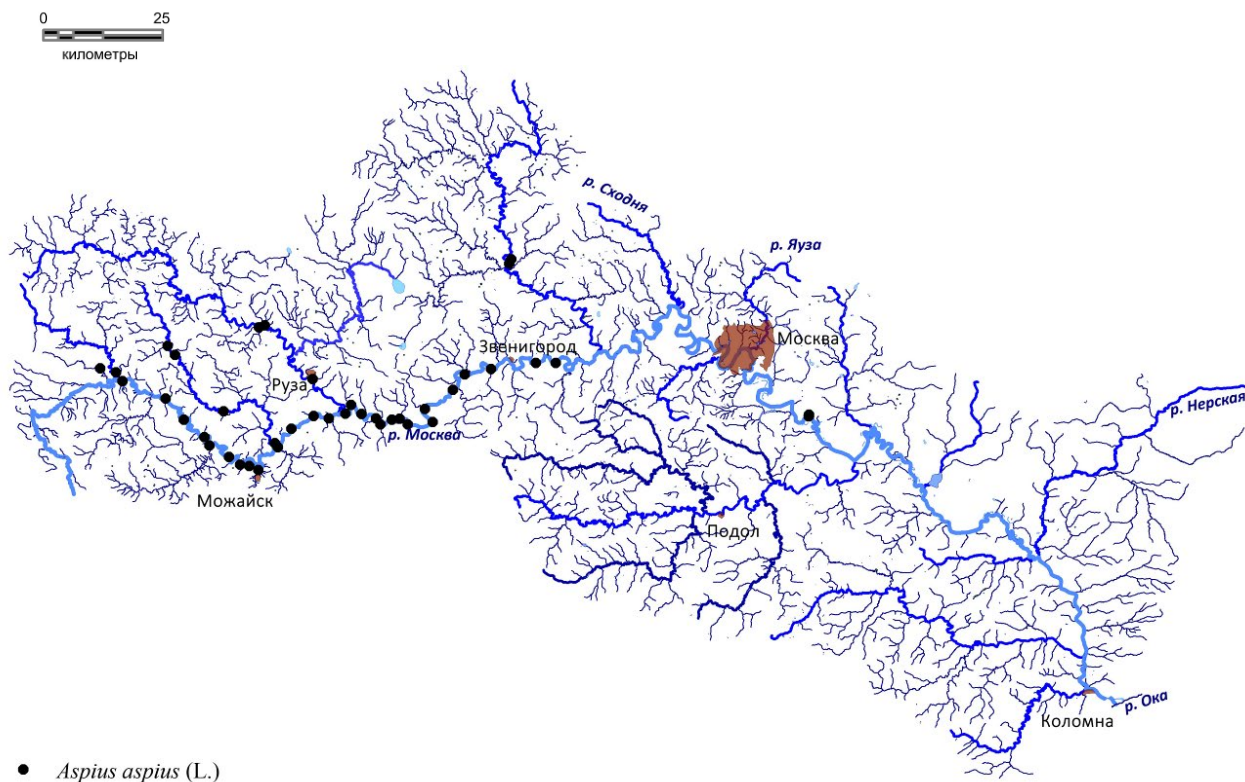
**Fig. 3.** *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) and «breeder» in the reservoirs of the basin of the Moscow river in the second half of 18<sup>th</sup> century (red – natural population; black – pond fish).





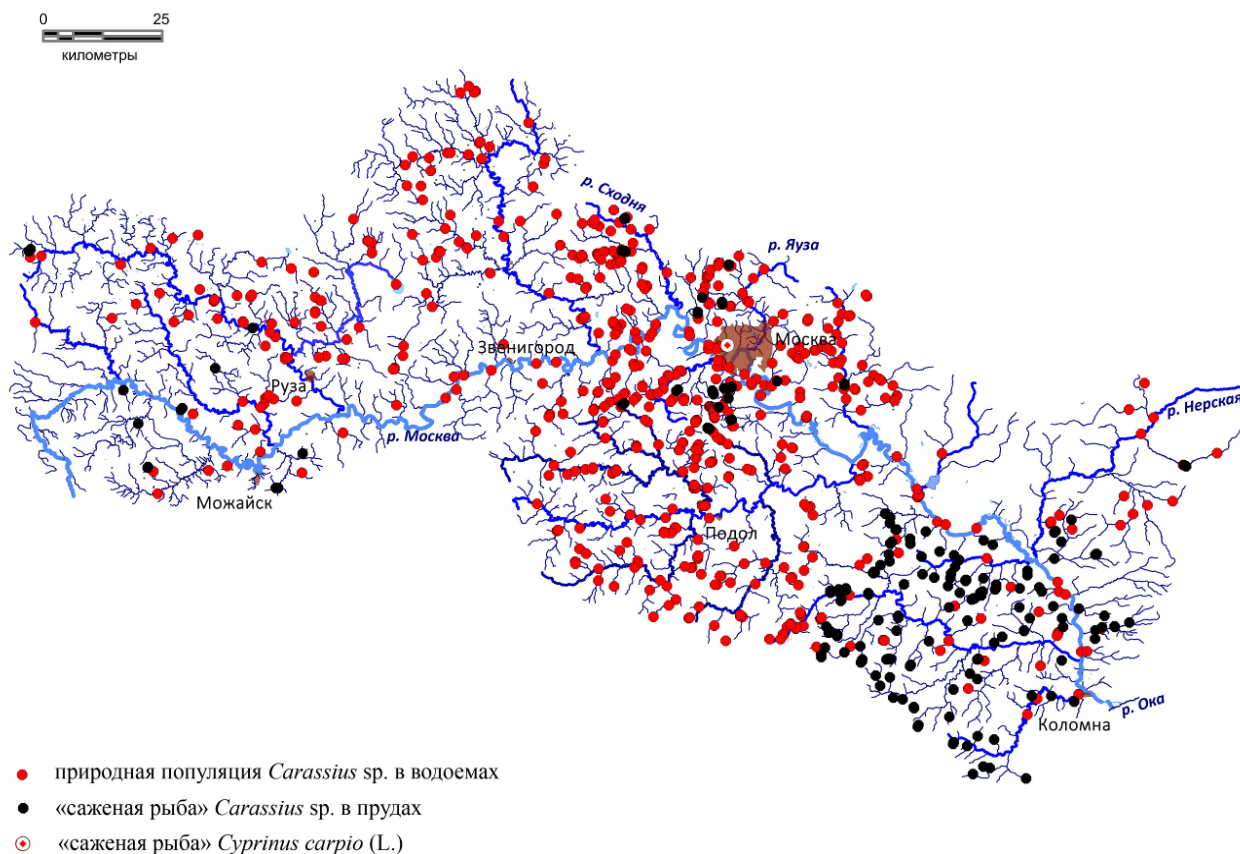
**Рис. 4.** Уклея *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758), белоперый пескарь, или “синец” *Romanogobio albipinnatus* (Lukasch, 1933), вьюн *Misgurnus fossilis* (Linnaeus, 1758) в водоемах бассейна р. Москвы во второй половине XVIII в.

**Fig. 4.** *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758), *Romanogobio albipinnatus* (Lukasch, 1933), *Misgurnus fossilis* (Linnaeus, 1758) in the reservoirs of the basin of the Moscow river in the second half of 18<sup>th</sup> century.



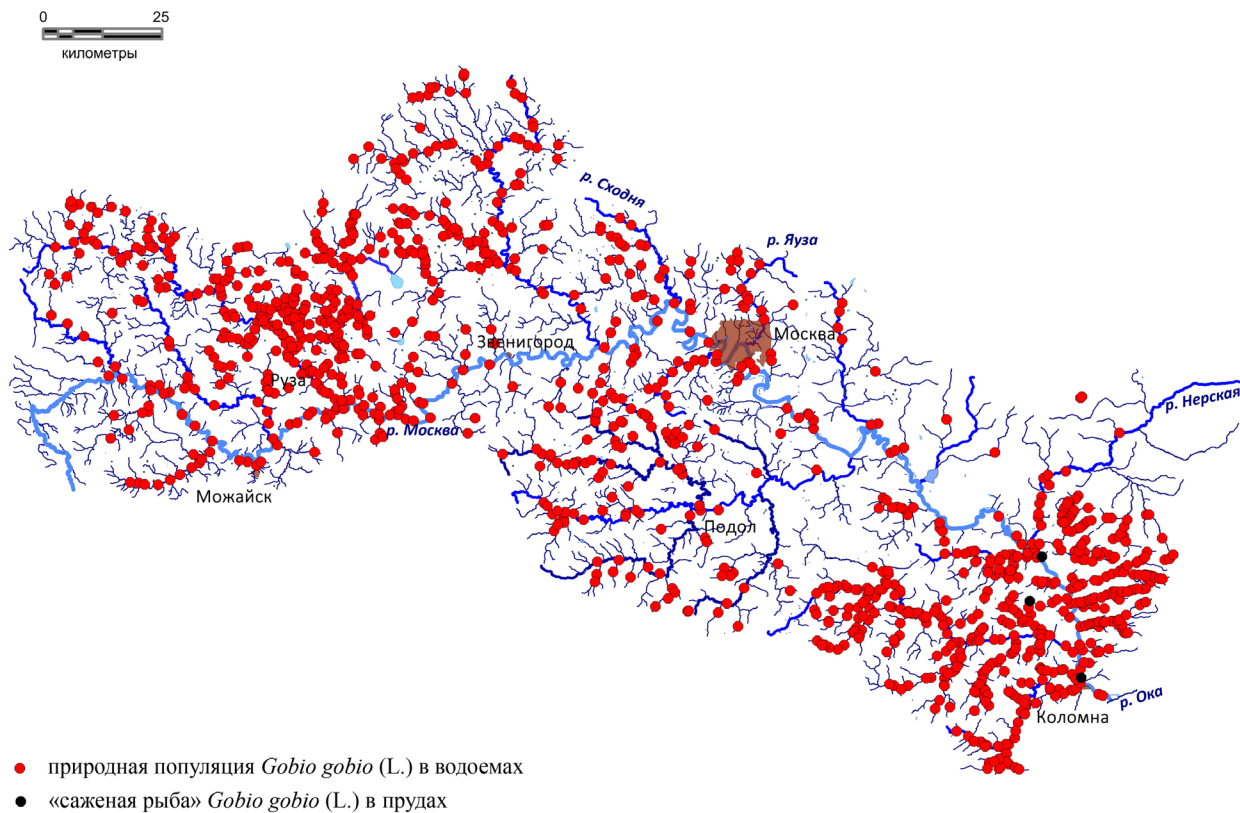
**Рис. 5.** Жерех, или “шерешпер” *Aspius aspius* (Linnaeus, 1758) в водоемах бассейна р. Москвы во второй половине XVIII в.

**Fig. 5.** *Aspius aspius* (Linnaeus, 1758) in the reservoirs of the basin of the Moscow river in the second half of 18<sup>th</sup> century.



**Рис. 6.** Карась (*Carassius* sp.) и карп, или “карпия” *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1759) в водоемах бассейна р. Москвы во второй половине XVIII в.

**Fig. 6.** *Carassius* sp. and *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1759) in the reservoirs of the basin of the Moscow river in the second half of 18<sup>th</sup> century (red – natural population; black – pond fish).



**Рис. 7.** Пескарь *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758) в водоемах бассейна р. Москвы во второй половине XVIII в.

**Fig. 7.** *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758) in the reservoirs of the basin of the Moscow river in the second half of 18<sup>th</sup> century (red – natural population; black – pond fish).



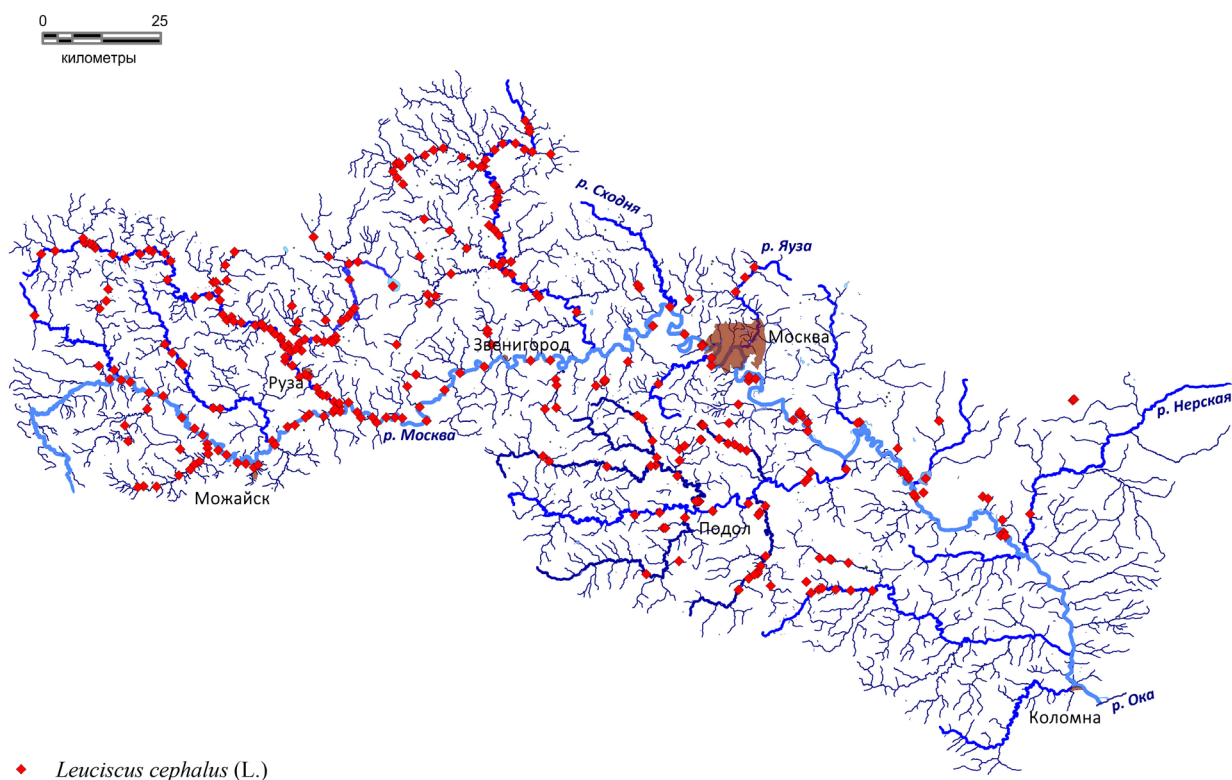


Рис. 8. Голавль *Leuciscus cephalus* (Linnaeus, 1758) в водоемах бассейна р. Москвы во второй половине XVIII в.

Fig. 8. *Leuciscus cephalus* (Linnaeus, 1758) in the reservoirs of the basin of the Moscow river in the second half of 18<sup>th</sup> century.

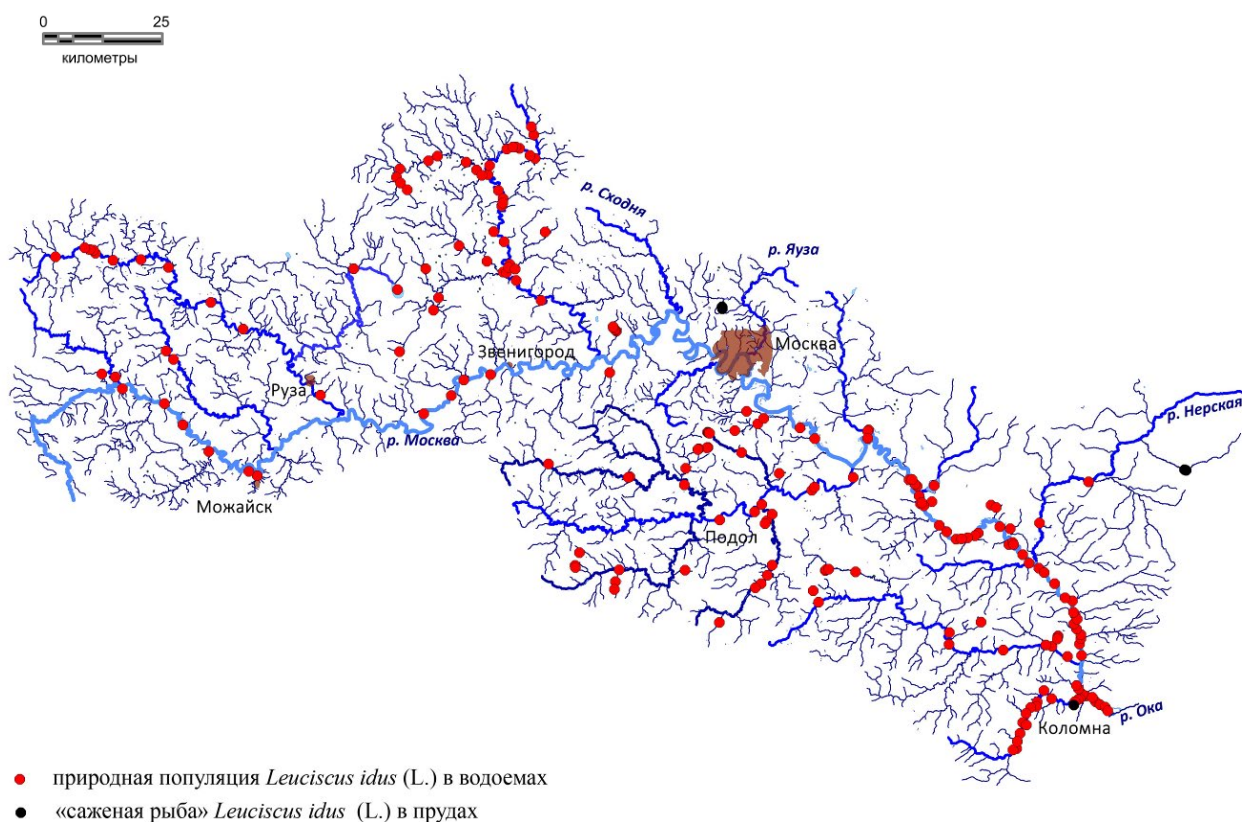
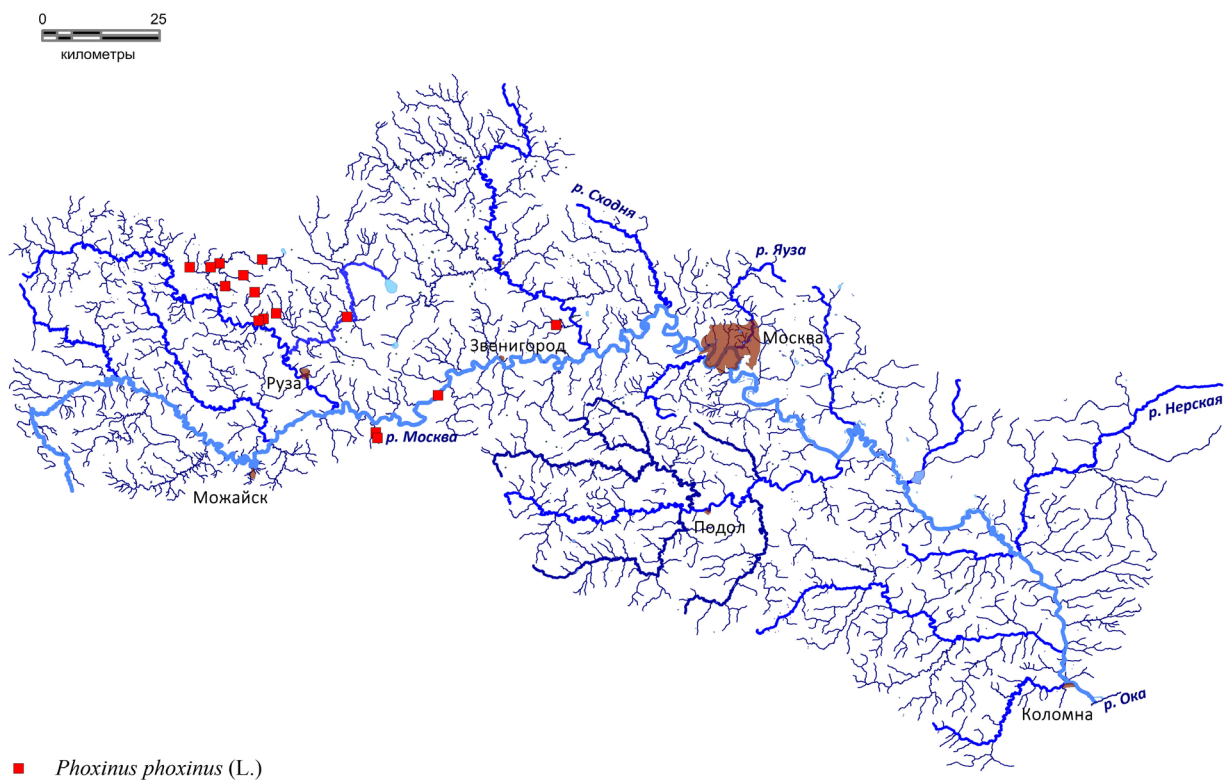


Рис. 9. Язь *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758) в водоемах бассейна р. Москвы во второй половине XVIII в.

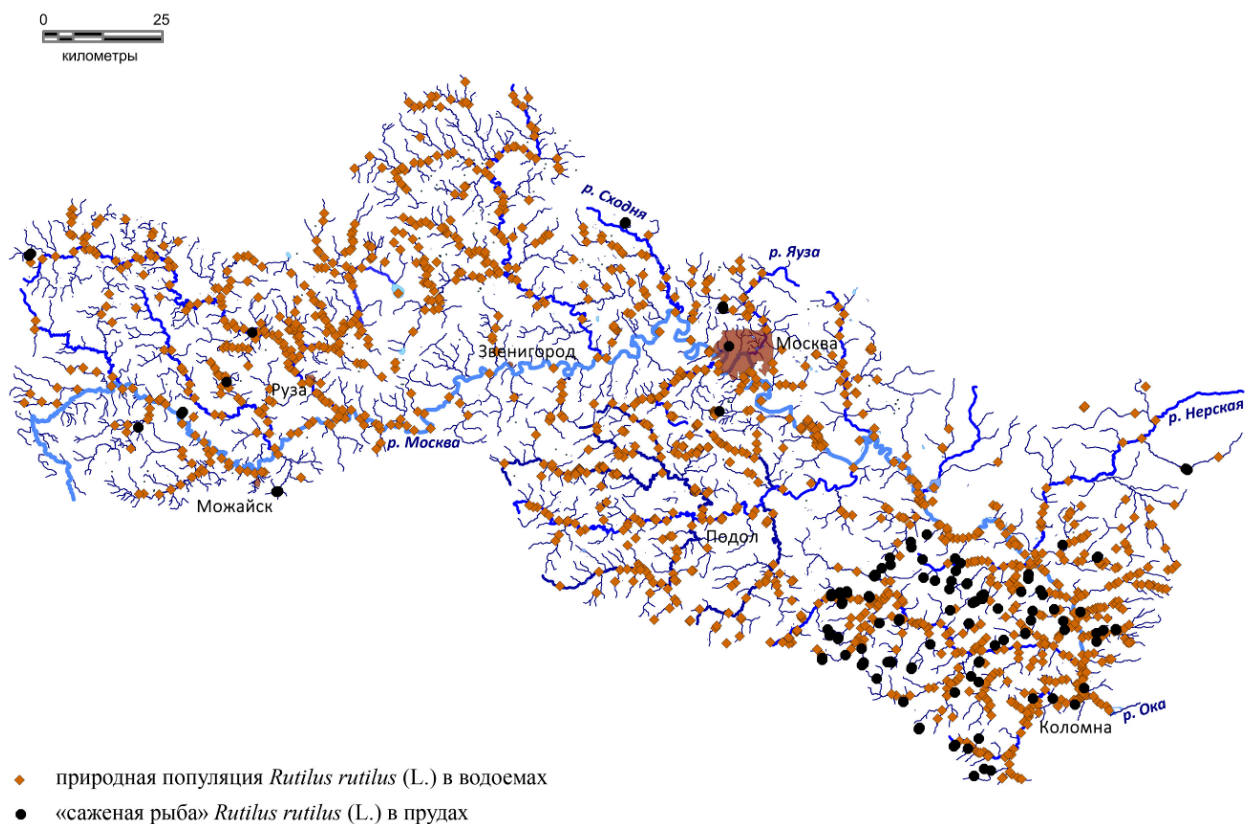
Fig. 9. *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758) in the reservoirs of the basin of the Moscow river in the second half of 18<sup>th</sup> century (red – natural population; black – pond fish).





**Рис. 10.** Обыкновенный голец *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758), или “голопуск”, в водоемах бассейна р. Москвы во второй половине XVIII в.

**Fig 10.** *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) in the reservoirs of the basin of the Moscow river in the second half of 18<sup>th</sup> century.



**Рис. 11.** Плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) в водоемах бассейна р. Москвы во второй половине XVIII в.

**Fig. 11.** *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) in the reservoirs of the basin of the Moscow river in the second half of 18<sup>th</sup> century (red – natural population; black – pond fish).

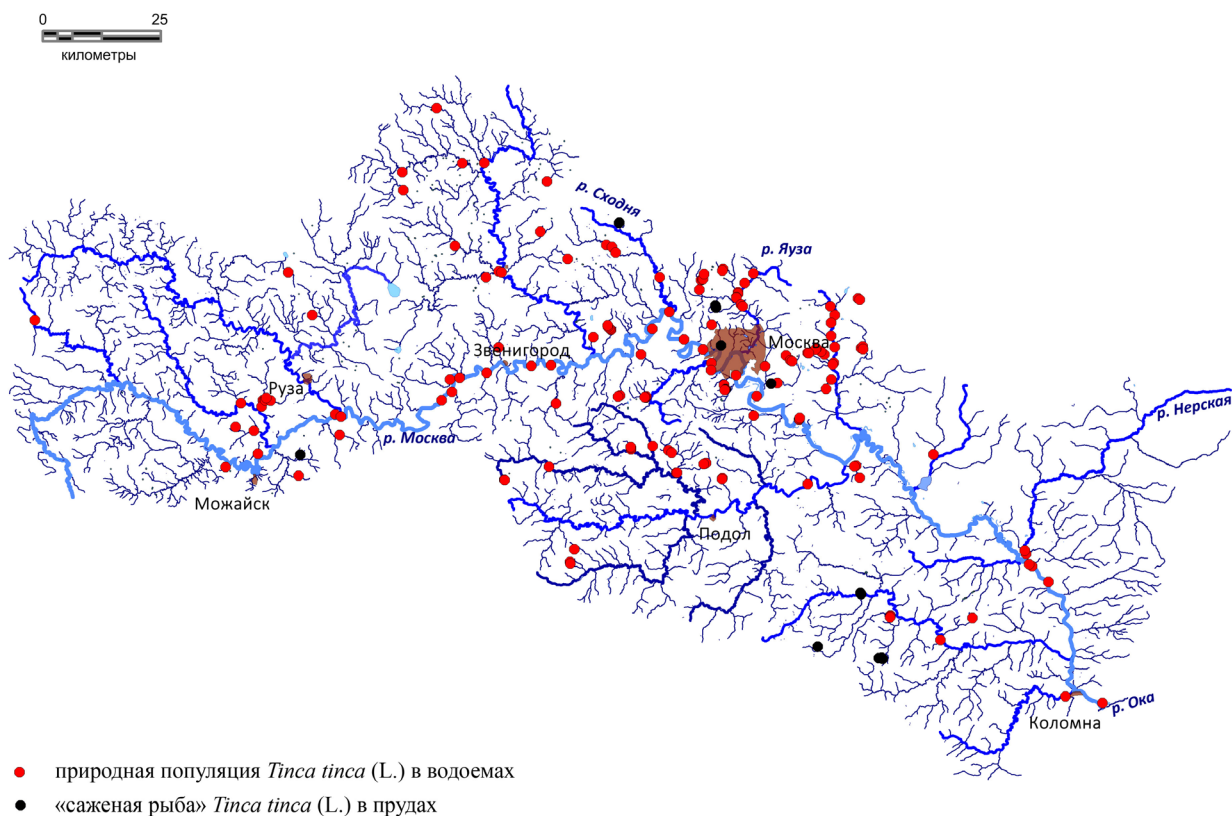


Рис. 12. Линь *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758) в водоемах бассейна р. Москвы во второй половине XVIII в.

Fig. 12. *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758) in the reservoirs of the basin of the Moscow river in the second half of 18<sup>th</sup> century (red – natural population; black – pond fish).

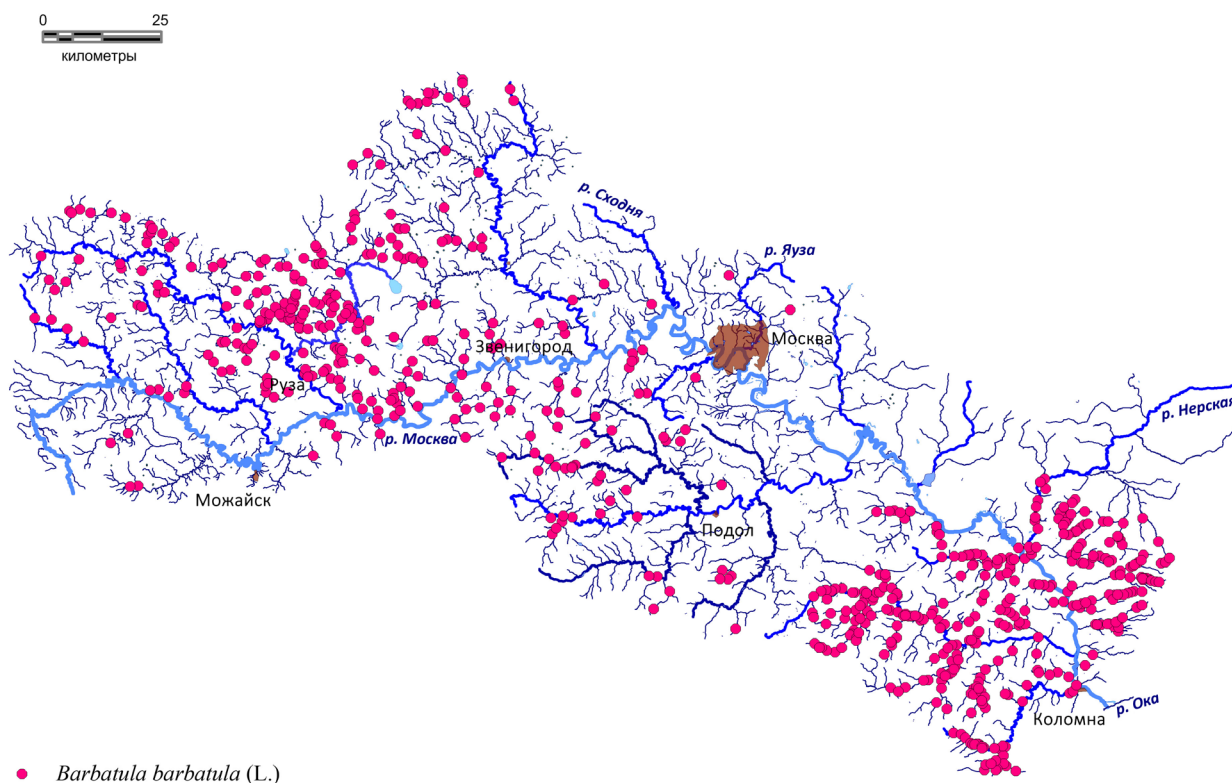


Рис. 13. Голец *Barbatula barbatula* (Linnaeus, 1758) в водоемах бассейна р. Москвы во второй половине XVIII в.

Fig. 13. *Barbatula barbatula* (Linnaeus, 1758) in the reservoirs of the basin of the Moscow river in the second half of 18<sup>th</sup> century.

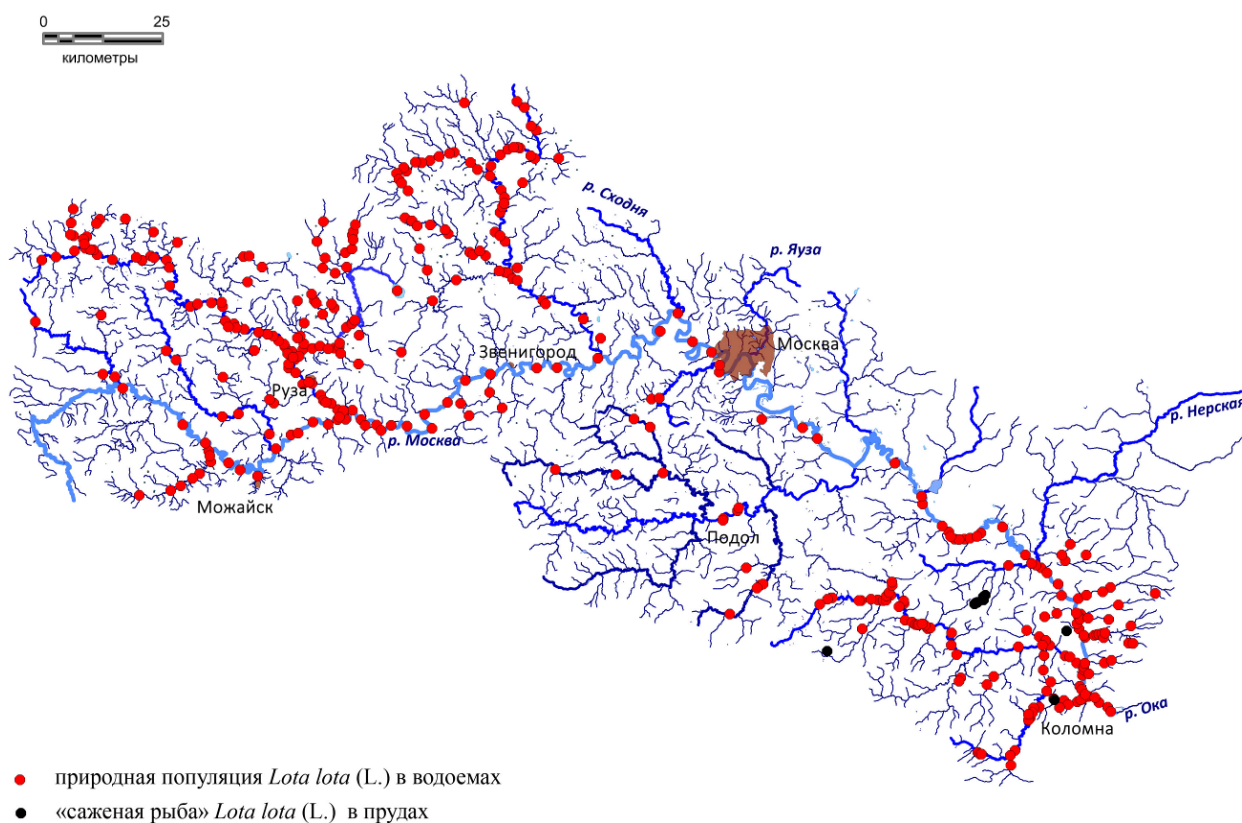


Рис. 14. Налим *Lota lota* (Linnaeus, 1758) в водоемах бассейна р. Москвы во второй половине XVIII в.

Fig. 14. *Lota lota* (Linnaeus, 1758) in the reservoirs of the basin of the Moscow river in the second half of 18<sup>th</sup> century (red – natural population; black – pond fish).

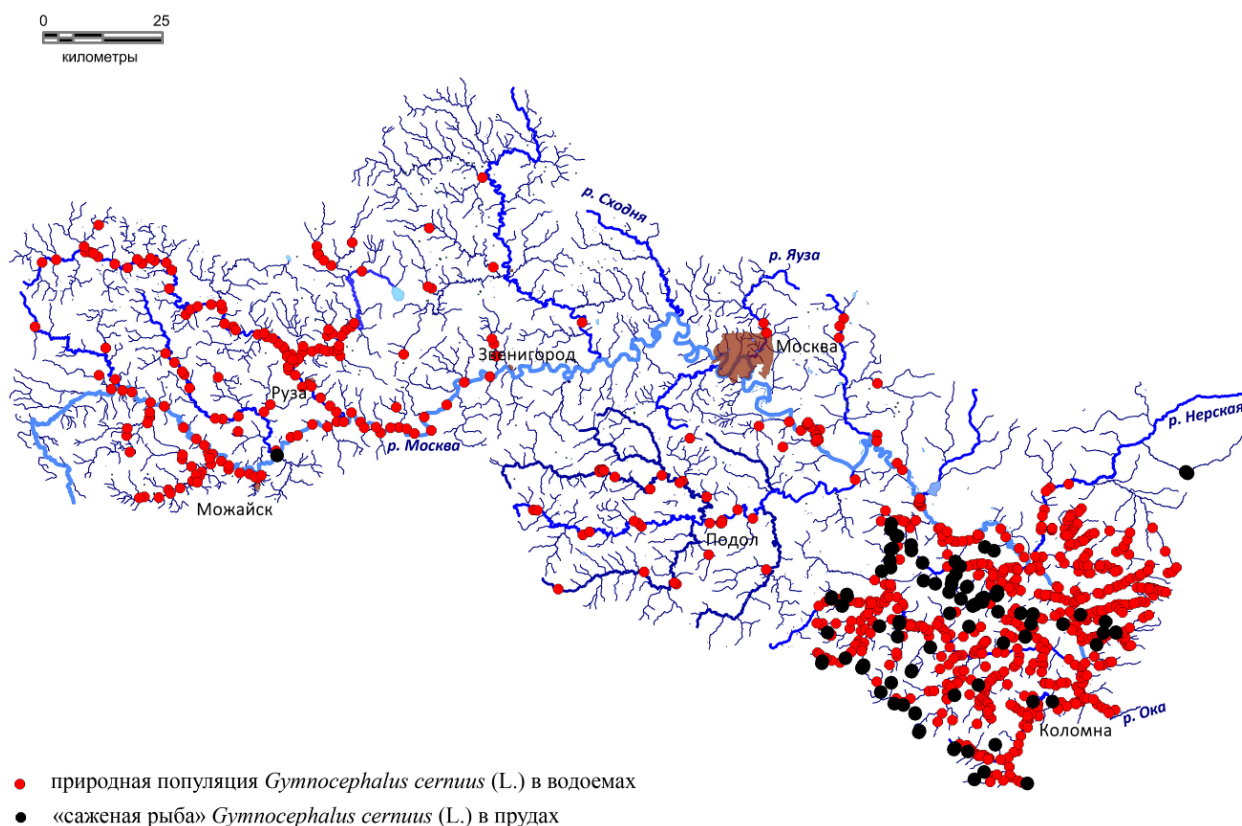


Рис. 15. Ерш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) в водоемах бассейна р. Москвы во второй половине XVIII в.

Fig. 15. *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) in the reservoirs of the basin of the Moscow river in the second half of 18<sup>th</sup> century (red – natural population; black – pond fish).



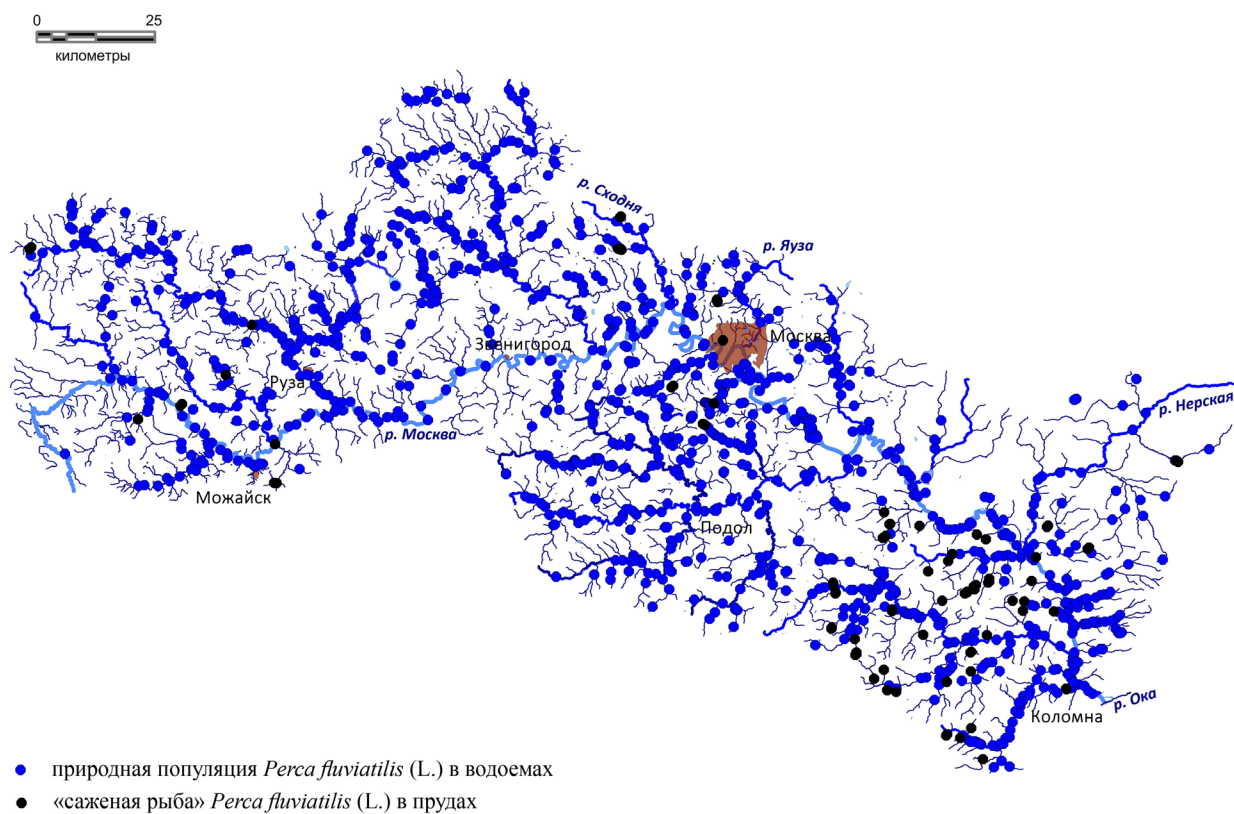


Рис. 16. Окунь *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758) в водоемах бассейна р. Москвы во второй половине XVIII в.

Fig. 16. *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758) in the reservoirs of the basin of the Moscow river in the second half of 18<sup>th</sup> century (blue – natural population; black – pond fish).

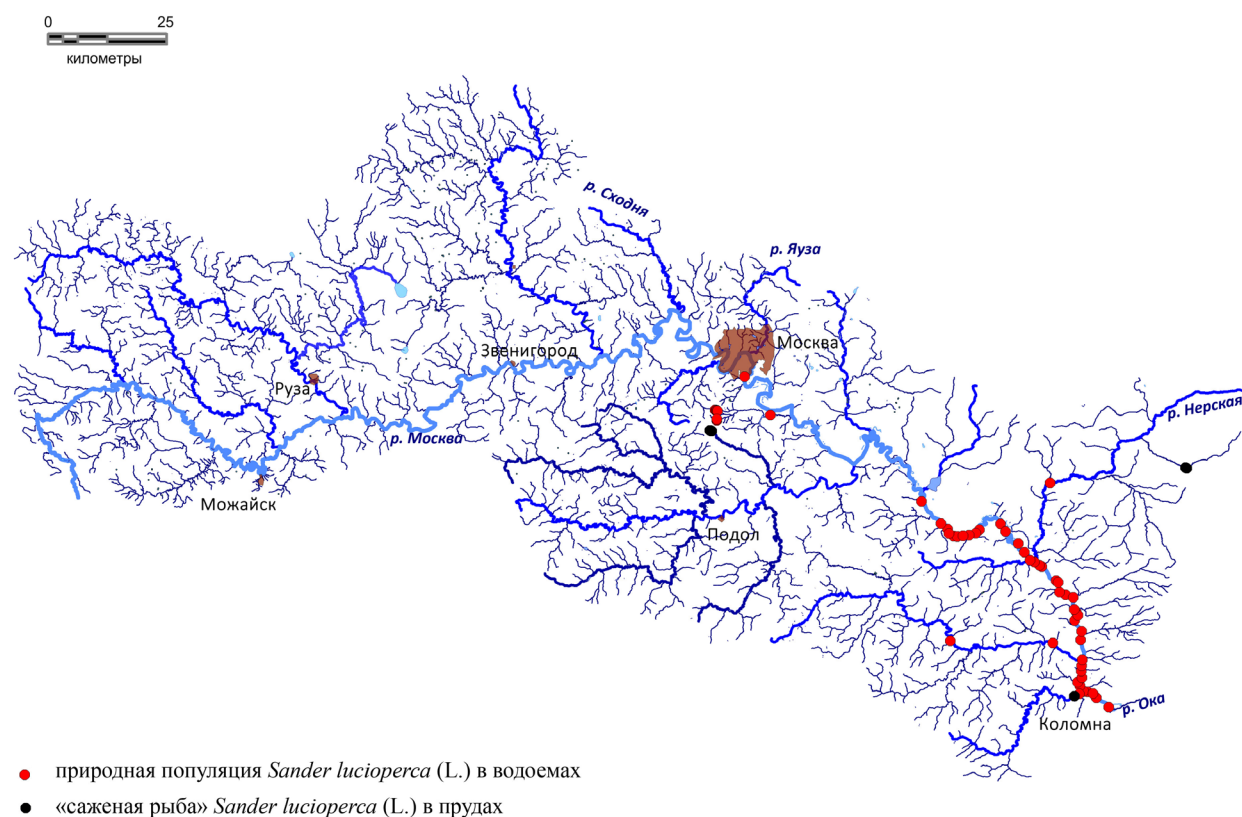
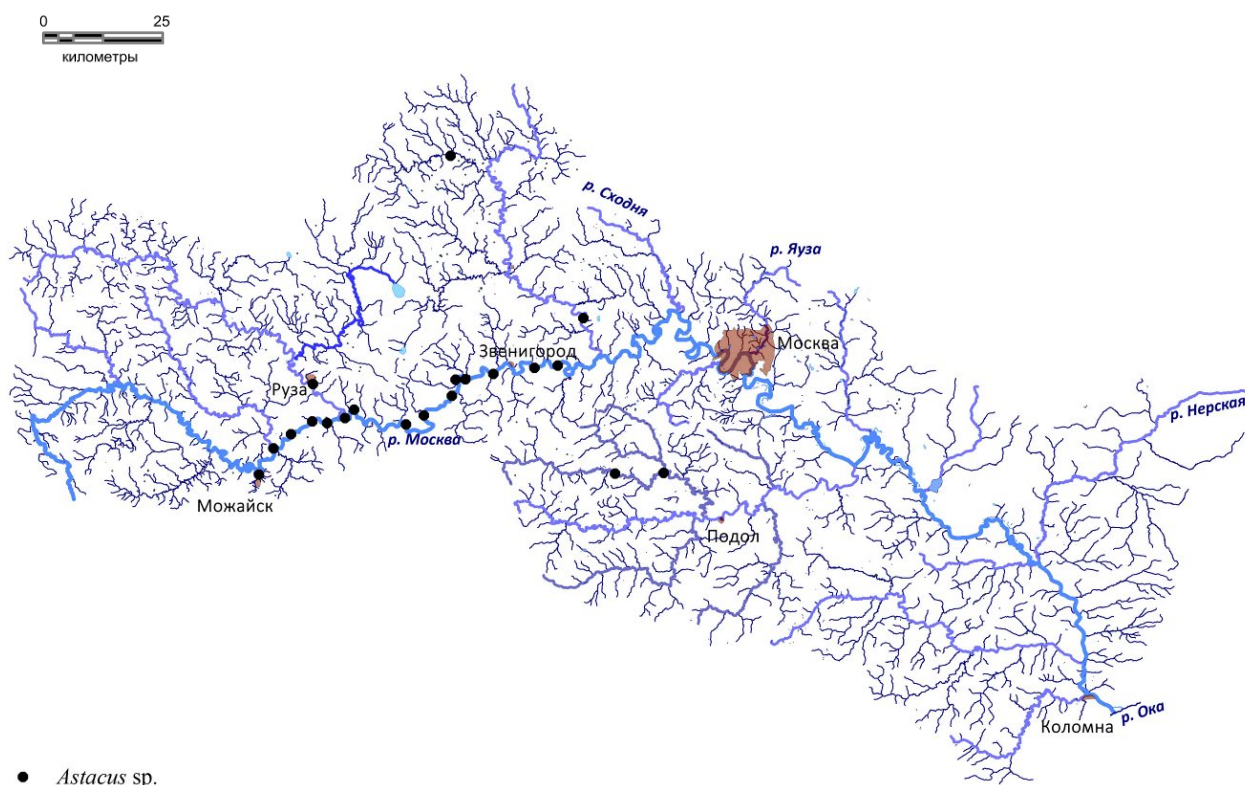


Рис. 17. Судак *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) в водоемах бассейна р. Москвы во второй половине XVIII в.

Fig. 17. *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) in the reservoirs of the basin of the Moscow river in the second half of 18<sup>th</sup> century (red – natural population; black – pond fish).



● *Astacus* sp.

**Рис. 18.** Речной рак (*Astacus* sp.) в водоемах бассейна р. Москвы во второй половине XVIII в.

**Fig. 18.** *Astacus* sp. in the reservoirs of the basin of the Moscow river in the second half of 18<sup>th</sup> century.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Фаунистические карты, составленные по материалам Генерального межевания, сохранили главную особенность, присущую исходным данным – экономическим примечаниям, а именно: количество точек на реках и ручьях получилось равным количеству землевладений, в которых был отмечен тот или иной вид, и поэтому не может объективно отражать частоту встречаемости видов. Это обусловлено размером дач и их количеством. Например, в бассейнах Коломенки, Северки и Отры землевладения были многочисленны и сравнительно невелики. Они включали участки рек протяженностью от сотен метров до 1–2 км. В то же время дача дворян Лопухиных в бассейне р. Нерской (центральная усадьба – в с. Богородском) охватывала более 10 километров течения р. Десны, т.е. около половины длины реки. Однако эта особенность карт не препятствует выявлению особенностей распространения промысловых видов в бассейне р. Москвы во второй половине XVIII в.

**Русский осетр** *Acipenser güldenstädti* (Brandt, 1833) отмечен в единственном месте – в Цареборисовском пруду на р. Городенка (усадьба Царицыно) (рис. 1). В экономических примечаниях [РГВИА, ф. 846, оп. 16, д. 18861, ч. 1, л. 37 к. 1 (RSMHA, f. 846, i. 16, f. 18861)] нет указания на то, что осетр в пруду был “саженным”, хотя известно, что Цареборисовский

пруд на протяжении XVII–XVIII вв. использовался для разведения рыбы [Широкова, 2009 (Shirokova, 2009)]. В более ранней версии экономических примечаний осетр в этом пруду отсутствует [РГВИА, ф. 846, оп. 16, д. 18859, ч. 6, л. 27–28 об. (RSMHA, f. 846, i. 16, f. 18859)], поэтому, скорее всего, он был выпущен сюда человеком.

**Стерлядь** *Acipenser ruthenus* (Linnaeus, 1758) отмечена в р. Москве от окрестностей Николо-Угрешского монастыря (район современного г. Дзержинский) до устья. От с. Бронницы до устья р. Хмелевки и в г. Коломне этот вид ловился “отчасти”. От р. Хмелевки до р. Коломенки и в устье Москвы-реки стерлядь была обычна. В бассейнах притоков р. Москвы стерлядь встречалась исключительно в прудах, где, видимо, вся искусственно выращивалась человеком, хотя “саженная” стерлядь отмечена только в 11 водоемах (рис. 1).

**Щука** *Esox lucius* (Linnaeus, 1758) во второй половине XVIII в. – один из наиболее многочисленных промысловых видов в бассейне р. Москвы (рис. 2). Она встречалась повсеместно: в Москве-реке, ее крупных притоках и ручьях, озерах и проточных прудах. Щука отмечена в 1040 дачах. Еще в 114 землевладениях она была выпущена в пруды: в верховье Рузы, окрестностях г. Москвы и Можайска в Коломенском уезде (бассейны Отры, Се-

верки, Коломенки, Нерской, мелкие левобережные притоки р. Москвы).

**Лещ** *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) был объектом промысла в основном в р. Москве ниже устья Гжелки, в старичных озерах, в оз. Михалевском близ истока р. Москвы (рис. 3). В остальной части бассейна Москвы-реки эта рыба была приурочена к мельничным прудам. Леща выращивали в прудах в окрестностях Коломны и Москвы. В материалах экономических примечаний, составленных в 1800 г., упоминается “подлещ”. Под этим названием жители московского бассейна могли подразумевать как небольшого леща, так и густеру *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758) [Модестов, 1939 (Modestov, 1939); Васильева, 2018 (Vasil'yeva, 2018)]. “Подлещи” встречались исключительно в прудах (рис. 11).

**Уклея** *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) была редкой промысловой рыбой. Ее ловили в двух местах: в р. Москве у с. Горетово и в р. Мошнице у селца Сапуново (рис. 4).

**Жерех** *Aspius aspius* (Linnaeus, 1758), или “шерешпер”, как он назывался в материалах Генерального межевания, встречался в основном в р. Москве выше г. Звенигорода (рис. 5), где было много перекатов и мельничных плотин. На р. Исконе, в нижнем течении Иночи и Песощни жереха ловили в мельничных прудах. В бассейне Истры и ниже г. Москвы жерех отмечен только в малопроточных монастырских прудах, куда, возможно, был когда-то выпущен человеком.

**Карась** (*Carassius* sp.) во второй половине XVIII в. – наиболее распространенная прудовая рыба (рис. 6), населявшая почти каждый пруд, включая копаные непроточные водоемы. Карась встречался во многих озерах и иногда в реках ниже или выше мельничных плотин. Во второй половине XVIII в. он был популярным объектом разведения в прудах Коломенского, Московского, в меньшей степени – Можайского и Волоколамского уездов: эта рыба была выпущена в 202 пруда. В межевых описаниях не отмечены какие-либо разновидности карасей, но, по данным Д.А. Вехова [Вехов, 2007 (Vekhov, 2007)], в XVIII в. в бассейне Верхней Волги могло встречаться два вида: золотой *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) и серебряный карась *C. gibelio* (Bloch, 1782), причем золотой был обычным, а серебряный – редким видом.

**Карп** *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1759), или “карпия”, однократно упоминается в экономических примечаниях, составленных в 1800 г. [26, ч. 1]. Эту рыбу разводили в Пресненских прудах г. Москвы (рис. 6). Возможно, карп был

привезен в Пресненские пруды из бассейна р. Оки, где он часто встречался столетие спустя [Сабанеев, 1892 (Sabaneev, 1892)].

**Пескарь** *Gobio gobio* (Linnaeus, 1758) – третий по популярности вид в бассейне р. Москвы, служивший объектом промысла в 1170 дачах, главным образом в бассейне р. Рузы и притоках нижнего течения р. Москвы. Пескарь отмечен в реках повсеместно: в основном он служил объектом лова в небольших ручьях, но также встречался в р. Москве и ее крупных притоках. Примечательно, что на некоторых ручьях предпринимались попытки выращивания пескаря в проточных прудах (рис. 7).

**Голавль** *Leuciscus cephalus* (Linnaeus, 1758) – вид, приуроченный к крупным притокам р. Москвы: Рузе, Озерне, Истре, бассейну Пахры, верхнему течению Северки. В р. Москве голавль попадался выше столицы, особенно на участке от устья р. Иночь до с. Григорово. Ниже столицы его ловили преимущественно в озерах-старичах, находившихся в пойме р. Москвы. Голавль обитал в Тростенском и Глубоком озерах, в проточных прудах, включая огромный Малаховский пруд на Гжелке (спущен в XIX в.) (рис. 8).

**Язь** *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758) был объектом промысла в р. Москве ниже устья Гжелки, в р. Коломенке, в верхнем и среднем течении Истры и ее притоке Нудоли. Ловили этот вид в бассейне Пахры, в Рузе и р. Москве от Можайска до устья р. Иночь. Водился он в копаных и проточных прудах. Язя выращивали в прудах в трех землевладениях (рис. 9).

**Обыкновенный голянь** *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758), или “голопуск” – так именуется этот вид в экономических примечаниях – был объектом ограниченного промысла в тех местах, где гидрографическая сеть была представлена небольшими ручьями. Его добывали в некоторых левобережных притоках Рузы, в притоке Истры р. Беляне и правом притоке Москвы р. Селявке. В р. Озерне голяня ловили на пустоши Малые Городищи, и только жители с. Троицкого промыслили голяня в р. Москве (рис. 10).

**Белоперый пескарь** *Romanogobio albinus* (Lukasch, 1933) относился к числу редких промысловых рыб в бассейне р. Москвы (рис. 4). В экономических примечаниях эта рыба именовалась “синец” (из-за проходящей по бокам тела синей полосы [Золотницкий, 1887 (Zolotnitsky, 1887)]). Ихтиологи конца XIX – первой половины XX в. ошибочно полагали, что это дунайский длинноусый пескарь *Romanogobio uranoscopus* (Agassiz, 1828) [Золотницкий, 1887 (Zolotnitsky, 1887); Мочар-

ский, 1887 (Mocharsky, 1887); Модестов, 1939 (Modestov, 1939)]. В XX в. было установлено, что дунайского пескаря в бассейне р. Москвы нет, зато здесь издавна обитал белоперый пескарь, который тоже имеет длинные усики [Берг, 1949 (Berg, 1949); Соколов и др., 1994 (Sokolov et al., 1994)]. Во второй половине XVIII в. “синца” ловили в ручьях: притоках Пахры, в притоке Истры р. Беяне и правом притоке р. Москвы Сетуньке.

**Плотва** *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) – самый популярный промысловый вид в бассейне р. Москвы (рис. 11). Как и щуку, плотву ловили во всех водоемах, включая ручьи. Она была объектом промысла в 1325 землевладениях и еще в 133 дачах ей зарыбляли преимущественно проточные пруды (в Коломенском, Можайском, Волоколамском, Московском уездах).

**Линь** *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758) в бассейне р. Москвы во второй половине XVIII в. – сравнительно мало распространенная прудовая рыба, которая изредка попадалась в р. Москве (рис. 12). Наиболее часто эту рыбу ловили в прудах на Яузе и Пехорке, реже – в бассейнах Истры, Исконы, Пахры и Северки. Линем иногда зарыбляли пруды в бассейне р. Северки, окрестностях г. Москвы и Можайска.

**Голец** *Barbatula barbatula* (Linnaeus, 1758) населял исключительно ручьи. В некоторых случаях голец поднимался выше по течению, чем пескарь, хотя довольно часто оба вида добывали вместе в одних и тех же местах. Наибольший промысел был развит в бассейне Рузы и на притоках нижнего течения р. Москвы (рис. 13).

**Вьюн** *Misgurnus fossilis* (Linnaeus, 1758) отмечен лишь в р. Катыш (рис. 4).

**Налим** *Lota lota* (Linnaeus, 1758) во второй половине XVIII в. был широко распространен в бассейне р. Москвы. Он встречался почти на всем протяжении р. Москвы, в озерах Глубоком, Тростенском, Ижеве, его ловили в крупных притоках с быстрым течением: Колоче, Рузе, Истре, Северке, Коломенке. Изредка налим попадался в небольших ручьях. В бассейнах Отры, Северки и Коломенки налим иногда зарыбляли пруды (рис. 14).

**Ерш** *Gymnocephalus cernua* (Linnaeus, 1758) ловился в водоемах Коломенского уезда, где отмечен в р. Москве и всех ее притоках ниже устья Гжелки, за исключением верхнего течения р. Нерской. Здесь же ершом активно зарыбляли пруды. Ерш был популярным объектом промысла в р. Москве от устья Иночи до г. Можайска и близ Николо-Угрешского монастыря, в Колоче, Исконе, Рузе и Озерне.

Значительно меньше его ловили в бассейнах Яузы, Пехорки и Пахры, где он обычно попадался вблизи мельничных прудов (рис. 15).

**Окунь** *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758) занимал второе место по популярности среди промысловых видов в бассейне р. Москвы. Его ловили в 1151 даче. Еще в 98 прудах окунь был выпущен человеком (в Коломенском, Московском, Можайском и Волоколамском уездах). Эта рыба встречалась по всему течению р. Москвы и почти во всех ее притоках, в том числе заходила в небольшие реки и ручьи, поднимаясь почти так же высоко, как пескарь (рис. 16).

**Судак** *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) был объектом промысла главным образом в р. Москве ниже устья Гжелки, хотя эту рыбу ловили также у с. Даниловского под Москвой. Заходил судак в р. Нерскую и Северку. Под г. Москвой эта рыба встречалась в прудах усадеб (Коньково, Узкое, Царицыно), куда, очевидно, была выпущена ранее. Сохранились сведения о “саженной рыбе” в прудах с. Голубино на р. Битце, с. Богородского на р. Десне (бассейн Нерской) и в копанных прудах с. Городищи (бассейн Коломенки) (рис. 17).

**Речной рак** в бассейне р. Москвы во второй половине XVIII в. мог быть представлен двумя видами: наиболее ценным широкопалым раком *Astacus astacus* (Linnaeus, 1758) и менее ценным узкопалым раком *Astacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823), предположительно появившимся в бассейне р. Москвы во второй половине XVIII в. [Виноградов, 1929 (Vinogradov, 1929); Раколовство..., 2006 (Rakolovstvo..., 2006)]. Основной промысел речного рака был сосредоточен в р. Москве от г. Можайска до с. Иславское под Звенигородом. В притоках р. Москвы рака добывали только в некоторых местах: на р. Рузе под г. Рузой, в бассейне Истры и на притоке Пахры р. Десне (рис. 18).

В работах конца XIX в. – первой половины XX в. можно встретить упоминания других видов, кроме тех, которые отмечены в экономических примечаниях. Так, в р. Москве было много подуста *Chondrostoma nasus* (Linnaeus, 1758), попадался елец *Leuciscus leuciscus* (Linnaeus, 1758), обычна была верховка *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843) и красноперка *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758), встречался подкаменщик *Cottus gobio* (Linnaeus, 1758) и иногда – сом *Silurus glanis* (Linnaeus, 1758). В верховьях р. Москвы отмечены щиповка *Cobitis taenia* (Linnaeus, 1758) и густера [Мочарский, 1887 (Mocharsky, 1887); Сабанеев, 1892 (Sabaneev, 1892); Модестов, 1939 (Modestov, 1939)]. Что



касается подуста, то в конце XIX в. он редко попадался в неводы, поэтому как промысловый вид значения почти не имел. Многочисленные стаи подуста часто сопровождали барки, поднимавшиеся из Оки с хлебом, сором с которых эта рыба охотно питалась [Сабанеев, 1892 (Sabaneev, 1892)]. Поскольку во второй половине XVIII в. и ранее р. Москва была единственным способом доставки хлеба и других грузов из южных губерний в г. Москву [Иностранцы..., 1991 (Inostrantsy..., 1991); Озерова, 2019 (Ozerova, 2019)], можно предположить, что подуст мог заходить в р. Москву и в XVIII в., но он отсутствует в экономических примечаниях, т.к. были трудности с его ловом. Вероятно, и другие виды (подкаменщик, елец, верховка и др.) тоже встречались в бассейне р. Москвы, но не упомянуты в экономических примечаниях, т.к. не были востребованы в качестве промысловых видов.

В наши дни значительная часть бассейна р. Москвы — это высоко урбанизированная территория. Гидрографическая сеть за последние 100 лет подверглась серьезным антропогенным изменениям: в верхнем течении р. Москвы и на ее притоках сооружен каскад водохранилищ, осуществляется переброска стока из бассейна Волги по Вазузской гидротехнической системе и каналу им. Москвы. В центральной части бассейна, занятой столицей, остались только крупные водные объекты; ручьи заключены в коллекторы, многие пруды спущены, озера засыпаны. В результате хозяйственной деятельности человека к началу XXI в. общее количество видов рыб увеличилось, в основном, вследствие интродукции. Так, в 2014 г. из 41 видов рыб, обитавших в р. Москве и водохранилищах ее бассейна, 11 были интродуцированы человеком, либо проникли сюда путем саморасселения [Мартынов, 1986 (Martynov, 1986); Павлов, 2011 (Pavlov, 2011); Быков, Бражник, 2014 (Bykov, Brazhnik, 2014); Красная книга..., 2018 (Krasnaya kniga..., 2018)]. Среди них — опасные инвазионные виды, такие как ротан *Perccottus glenii* (Dybowski, 1877) и серебряный карась [Самые опасные..., 2018 (Samye opasnye..., 2018)]. В столичных водоемах видовое разнообразие сравнительно невелико. Наиболее распространенными видами стали плотва (от 50 до 90% населения рыб), лещ, окунь, серебряный карась и ротан [Большой атлас..., 2013 (Bol'shoj atlas..., 2013)]. Виды, отмеченные в экономических примечаниях, по-прежнему встречаются в бассейне р. Москвы, за исключением осетра.

К началу XXI в. речной рак перестал быть объектом промысла, хотя еще 100 лет тому назад в бассейнах Истры и Пахры раков добывали в значительных количествах [Виноградов, 1929 (Vinogradov, 1929)]. В настоящее время в бассейне р. Москвы раки стали редкостью [Ракोलовство..., 2006 (Rakolovstvo..., 2006); Красная книга..., 2018 (Krasnaya kniga..., 2018)].

Данные Генерального межевания о промысловой фауне рыб в бассейне р. Москвы, которые отражают фактическую добычу видов рыб местным населением во второй половине — конце XVIII в., могут уточнить и дополнить представления о более раннем составе ихтиофауны, реконструируемой палеоихтиологами по материалам археологических находок [Шатуновский и др., 1988 (Shatunovskiy et al., 1988); Кренке, Цепкин, 1991 (Krenke, Tsepkin, 1991); Соколов, 2001 (Sokolov, 2001)]. Проблема заключается в том, что даже в древности, благодаря развитым торговым связям, в том числе по историческим водным путям, многие товары, включая рыбу, могли привозить издалека. Известно, что в XV в. практика доставки рыбы (в соленом, вяленом, копченом и т.п. виде, а также живой) из других регионов в г. Москву обрела форму нормированного оброка; кроме того, в г. Москве с XV в. находился один из крупнейших рыбных рынков [Куза, 2016 (Kuza, 2016)]. В этой связи факт обнаружения костных остатков того или иного вида рыбы вовсе не гарантирует, что этот вид обитал в протекающей рядом реке или в озере. Так, на территории Дьякова городища (V–VII вв. н.э.), располагающегося на территории современного музея-заповедника “Коломенское”, в культурных слоях г. Коломны, датированных XV в. и XVII–XVIII вв. н.э., на территории Покровской церкви Собора Василия Блаженного в Московском Кремле (XIV–XVII вв. н.э.), были обнаружены костные остатки тайменя *Hucho taimen* (Pallas, 1773). Л.И. Соколов пришел к выводу, что наши предки ловили тайменя в р. Москве вместе с щукой, карасем и другими видами [Соколов, 2001 (Sokolov, 2001)], однако позже было высказано предположение, что находки данного вида связаны с завозом тайменя из других регионов Поволжья или Урала [Аськеев и др., 2013 (Askeyev et al., 2013)]. Из материалов Генерального межевания следует, что таймень в бассейне р. Москвы во второй половине XVIII в. среди промысловых рыб отсутствовал, т.е. вывод о завозе этого вида, по-видимому, является верным.

Вместе с тем, сравнение данных Генерального межевания с материалами археологических исследований, из которых следует,



что жители древней Москвы, Коломны и других поселений употребляли в пищу стерлядь, плотву, язя, голавля, леща, жерева, карася, судака, окуня и особенно много щуки [Соколов,

2001 (Sokolov, 2001)], позволяет прийти к выводу о том, что, видимо, эти виды заселяли бассейн р. Москвы на протяжении всей истории его освоения человеком.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, сопоставление списка промысловых видов рыб, обитавших в бассейне р. Москвы во второй половине XVIII в., с данными ихтиологических исследований начала XXI в. и материалами археологических изысканий показывает, что практически все эти виды обитали в бассейне р. Москвы с глубокой древности и сохранились до настоящего времени. Исключение составляет осетр, т.к. присутствие этого вида в XVIII в. пруде, использовавшемся для рыбозаведения, заставляет сомневаться в том, что он попал сюда из бассейна р. Москвы.

Сведения, содержащиеся в экономических примечаниях, – наиболее ранние фактические данные, дающие исчерпывающее представление о географическом распространении промысловых видов рыб в бассейне р. Москвы. Эти данные отражают ареалы обитания как минимум 22 видов промысловых животных. В действительности число промысловых видов могло достигать 25, если допустить, что под названием “подлец” могла подразумеваться густера, карась мог быть представлен двумя видами (золотым и серебряным), и речной рак также мог быть представлен двумя видами (широкопалым и узкопалым раком). Все виды имели высокую численность, поэтому были объектом промысла.

Данные экономических примечаний позволяют судить о деятельности человека, направленной во второй половине XVIII в.

на расселение и разведение 13 (15 с учетом “подлеца” и серебряного карася) видов рыб. Все они были местными и встречались в бассейне р. Москвы или Оки. Во второй половине XVIII в. сформировалось три района рыбозаведения: в верховьях р. Москвы (окрестности г. Можайска и Рузы), в центральной части бассейна в зоне тогдашних пригородов г. Москвы и в прудах на правобережных притоках нижнего течения р. Москвы (бассейны Отры, Северки и Коломенки). Бассейн нижнего течения р. Москвы занимал лидирующие позиции в области рыбозаведения, т.к. там отмечено наибольшее количество прудов с саженой рыбой.

Данные экономических примечаний могут стать подспорьем для реконструкции ихтиофауны в далеком прошлом. Они дают представления о видовом составе и географическом распространении массовых представителей аборигенной фауны водоемов. В наши дни для такой высокоурбанизированной территории, как бассейн р. Москвы, эти данные могут быть актуальны в связи с региональными программами по восстановлению биологического разнообразия и экологической реабилитации водоемов г. Москвы и Подмосковья [Бочин, 2004 (Bochin, 2004); Гринев и др., 2007 (Grinev et al., 2007); Дмитриева и др., 2015 (Dmitrieva et al., 2015); Губернаторская программа... 2012–2020 гг. (Gubernatorskaya programma... 2012–2020)].

#### БЛАГОДАРНОСТИ.

Автор выражает искреннюю признательность д.б.н. Е.Д. Васильевой (Зоологический музей МГУ) за консультации.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аськеев О.В., Аськеев И.В., Монахов С.П., Марич С., Сной А., Яныбаев Н.М., Аськеев А.О., Галимова Д.Н. Историческое и современное распространение четырех видов и форм Salmoniformes на территории Волжского и Уральского бассейнов // Динамика современных экосистем в голоцене: Материалы Третьей Всероссийской научной конференции (с международным участием). Казань: Издательство “Отечество”, 2013. С. 15–23.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч.2. М.; Л.: АН СССР, 1949. 925 с.
- Большой атлас Москвы. М.: Феория, 2013. 1000 с.
- Бочин Л.А. Восстановить страницы Красной книги... // Региональная экономика: теория и практика. 2004. № 2. С. 60–66.
- Быков А.Д., Бражник С.Ю. Ихтиологические исследования водных объектов Центральной России // Вопросы рыболовства. 2014. Т. 15. № 3. С. 238–261.
- Васильева Е.Д. Рыбы рек и озер средней полосы Европейской части России: Популярный атлас. М.: Фитон XXI, 2018. 104 с.
- Вехов Д.Н. Вероятные пути появления первых популяций серебряного карася в бассейнах Волги и Дона // Биология внутренних вод. Материалы докладов XIII Международ. школы-конф. мол. учен. (Борок, 23–26 октября 2007 г.). Рыбинск: ОАО “Рыбинский Дом печати”. 2007. С. 40–50.

- Виноградов Л.Г. Раки и рачья чума в Московской губернии // Московский краевед. 1929. № 2 (10). С. 41–45.
- Гринев В.П., Громов К.А., Иванченко В.Н., Крючков С.В., Лашас А.В., Маслов В.В., Матвеев В.В., Юрашевич А.С. Пруды Москвы (прошлое и настоящее). М.: Галерея, 2007. 176 с.
- Губернаторская программа “Реабилитация малых рек Подмосковья” (2012–2020 гг.) Режим доступа: <https://mosreg.ru/seychas-v-rabote/gosudarstvennye-programmy/reabilitaciya-malyh-rek-podmoskovya> (дата обращения: 19.01.2020)
- Дмитриева И.Л., Гуревич Т.Б. Малые реки Москвы: диагностика состояния и рекомендации по природоприближенному восстановлению // Гидротехническое строительство. 2015. № 5. С. 10–16.
- Золотницкий Н.Ф. Опыт словаря местных названий рыб, населяющих воды Российской империи / Приложение второе // Труды отдела ихтиологии Императорского русского общества акклиматизации животных и растений. 1887. Т. 1. С. 1–25.
- Иностранцы о древней Москве. Москва XV–XVII веков. М.: Столица, 1991. 427 с.
- Красная книга Московской области. Изд. 3-е. М.: Верховье, 2018. 809 с.
- Кренке И.А., Цепкин Е. А. Рыболовство на Москве-реке с V в. до н. э. по VIII в. н. э. // Советская археология. 1991. № 1. С. 104–111.
- Куза А.В. Рыбный промысел в Древней Руси. М.; СПб.: “Нестор-история”, 2016. 230 с.
- Кусов В.С. Земли Московской губернии в XVIII веке. М.: Московия. 2004. Т. 1. 315 с.; Т. 2. 297 с.; Карты уездов [15 карт].
- Мартынов А.А. (сост.) Справочник рыболова-спортсмена Подмосковья. М.: Московская правда, 1986. 79 с.
- Милов Л.В. Исследования об “экономических примечаниях” к Генеральному межеванию. М.: МГУ, 1965. 312 с.
- Модестов В.М. Рыбы Москвы-реки и перспективы их промыслового использования // Сб. науч. студ. работ. Биология. Вып. 6. М.: Изд-во МГУ, 1939. С. 85–101.
- Мочарский Н.И. Подмосковные рыбы // Труды отдела ихтиологии Императорского русского общества акклиматизации животных и растений. 1887. Т. 1. С. 105–115.
- Озерова Н.А. Материалы Генерального межевания как источник для исследования хозяйственного использования гидрографической сети во второй половине XVIII в. (на примере бассейна Москвы-реки) // История и современное состояние географических исследований нижнего Поволжья. Волгоград: ООО РА “Фортесс”, 2019. С. 234–243.
- Павлов С.Д. Особенности ихтиофауны бассейна Москвы-реки в районе ЗБС МГУ и изменения в ихтиофаунистических сообществах Верхнемоскворецкого бассейна за последние годы // Труды Звенигородской биологической станции. 2011. Т. 5. С. 195–202.
- Постников А.В. Географические описания и карты Москвы и Московского края 17 – начала 19 вв. (до 1822 г.) // История изучения, использования и охраны природных ресурсов Москвы и Московского региона. М.: Янус-К, 1997. С. 7–25.
- Раководство и раководство на водоемах европейской части России (справочник). СПб., 2006. 207 с.
- Рахилин В.К. Ихтиофауна Московского региона XVIII в. и ее изменение во времени // История изучения, использования и охраны природных ресурсов Москвы и Московского региона. М.: Янус-К, 1997. С. 108–111.
- РГВИА. Ф. 846. Оп. 16. Д. 18859. Ч. 1–10.
- РГВИА. Ф. 846. Оп. 16. Д. 18861. Ч. 1–7.
- РГВИА. Ф. 846. Оп. 16. Д. 18862. Ч. 4, 6.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Соколов Л.И., Цепкий Е.А., Сиделева В.Г., Дорофеева Е.А., Черешнев И.А., Москалькова К.И., Дгебуадзе Ю.Ю., Рубан Г.И., Королев В.В. Атлас пресноводных рыб России. М.: Наука, 2002. Т. 1. 379 с.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Соколов Л.И., Цепкий Е.А., Сиделева В.Г., Дорофеева Е.А., Черешнев И.А., Москалькова К.И., Дгебуадзе Ю.Ю., Рубан Г.И., Королев В.В. Атлас пресноводных рыб России. М.: Наука, 2002. Т. 2. 253 с.
- Сабанеев Л.И. Рыбы России. Жизнь и ловля (уженье) наших пресноводных рыб. М.: Изд. А.А. Карцева, 1892. Т. 1. 575 с.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100). М.: Тов. науч. изд. КМК, 2018. 688 с.
- Соколов Л.И. Антропогенные изменения ихтиофауны рек Центральной России // Соросовский образовательный журнал. 2001. Т. 7. № 11. С. 19–25.
- Соколов Л.И. Рыбы в условиях мегаполиса (г. Москва) // Соросовский образовательный журнал. 1998. № 5. С. 30–35.
- Соколов Л.И., Соколова Е.Л., Пегасов В.А., Шатуновский М.И., Кистенев А.Н. Ихтиофауна реки Москвы в черте г. Москвы и некоторые данные о ее состоянии // Вопросы ихтиологии. 1994. Т. 34. № 5. С. 634–641.
- Шатуновский М.И., Огнев Е.Н., Соколов Л.И., Цепкин Е.А. Рыбы Подмосковья. М.: Наука, 1988. 143 с.
- Широкова В.А. Гидролого-гидротехническая система усадьбы Царицыно // Полимерные трубы. 2009. № 1 (23). С. 70–73.

## REFERENCES

- Askeyev O.V., Askeyev I.V., Monahov S.P., Mari S., Snoj A., Yanybaev N.M., Askeyev A.O., Galimova D.N. Historical and current distribution of the four species and forms salmoniformes on the territory of Volga and Ural basin. *Dinamika sovremennykh ekosistem v golocene: Materialy Tret'ej Vseros-sijskoj nauchnoj konferencii (s mezhduna-*

- rodnym uchastiem*) [The Dynamics of Modern Ecosystems in The Holocene: Proceeding Third Russian Scientific Conference with International Participation]. Kazan: "Otechestvo" Publishing House, 2013, pp. 15–23. (in Russian).
- Berg L.S. *Ryby presnovodnykh vod SSSR i sopredelnykh stran* [Fishes of freshwater of the USSR and neighboring countries]. Part 2. Moscow, Leningrad, AN SSSR, 1949, 925 p. (in Russian).
- Bochin L.A. Vosstanovit' stranitsy Krasnoj knigi... [Restore the pages of the Red Book]. *Regional'naya ekonomika: teoriya i praktika*. 2004, no 2, pp. 60–66. (in Russian).
- Bol'shoj atlas Moskvy* [The big atlas of Moscow]. Moscow, Feoria, 2013, 1000 p. (in Russian).
- Bykov A.D., Brazhnik S.Yu. The results of surveys on fishery water bodies of central Russia. *Problems of fisheries*, 2014, vol. 15, no 3, pp. 238–261. (in Russian).
- Dmitrieva I.L., Gurevich T.B. Malye reki Moskvy: diagnostika sostoyaniya i rekomendatsii po prirodopriblizhennomu vosstanovleniyu [Small rivers of Moscow: diagnostics of the condition and recommendations for nature-based restoration]. *Gidrotehnicheskoe stroitel'stvo*, 2015, no 5, pp. 10–16. (in Russian).
- Grinev V.P., Gromov K.A., Ivanchenko V.N., Kryuchkov S.V., Lashas A.V., Maslov V.V., Matveev V.V., Yurashevich A.S. *Prudy Moskvy (proshloye i nastoyashee)* [Moscow Ponds (past and present)]. Moscow, Galeriya, 2007, 176 p. (in Russian).
- Gubernatorskaya programma "Reabilitatsiya malykh rek Podmoskov'ya" (2012–2020 gg.)* [Governor's program "Rehabilitation of small rivers in the Moscow region" (2012–2020)]. Available at: <https://mosreg.ru/seychas-v-rabote/gosudarstvennye-programmy/reabilitatsiya-malykh-rek-podmoskovyya> (In Russian).
- Inostrantsy o drevney Moskve. Moskva XV–XVII vekov* [Foreigners about ancient Moscow. Moscow XV–XVII centuries]. Moscow, Stolitsa, 1991, 427 p. (in Russian).
- Krasnaya kniga Moskovskoy oblasti* [Red Data Book of the Moscow Region]. Izd. 3-e. M.: Verhov'e, 2018, 809 s. (in Russian).
- Krenke N.A., Tsepkin E.A. Rybolovstvo na Moskve-reke s V v. do n. e. po VIII v. n. e. [Fishery in the Moskva-river during the 5th century b. c. – the 7th century a. d.]. *Soviet archeology*. 1991, no 1, p. 104–111. (in Russian).
- Kusov V.S. *Zemli Moskovskoy gubernii v XVIII veke* [Lands of the Moscow province in the 18th century]. Moscow, Moskoviya, 2004, vol. 1, 315 p.; vol. 2, 297 p.; maps of counties (15 maps). (in Russian).
- Kuza A.V. Rybniy promysel v Drevney Rusi [Fishing in Ancient Rus]. Moscow, St.-Petersburg: "Nestor-istoriya", 2016. 230 p. (in Russian).
- Martynov A.A. (compiler) *Spravochnik rybolova-sportsmena Podmoskov'ya* [Guide to the fisherman-athlete of the Moscow region]. Moscow, Moskovskaya pravda, 1986, 79 p. (in Russian).
- Milov L.V. *Issledovaniya ob "ekonomicheskikh primekaniyakh" k Generalnomu mezhevaniyu* [Studies on "economic notes" to the General Survey]. Moscow, MSU, 1965, 312 p. (in Russian).
- Mocharsky N.I. Podmoskovnye ryby [Moscow region fish]. *Trudy otдела ihtologii Imperatorskogo russkogo obschestva akklimatizatsii zhivotnykh i rasteniy*. 1887, vol. 1, pp. 105–111. (in Russian).
- Modestov V.M. Ryby Moskvy-reki i perspektivy ih promyslovogo ispol'zovaniya [Fish of the Moskva River and Prospects for Their Commercial Use]. *Sbornik nauchnykh studencheskikh rabot. Biologiya*. Issue 6. Moscow, MSU, 1939, pp. 85–101. (in Russian).
- Ozerova N.A. Materialy General'nogo mezhevaniya kak istochnik dlya issledovaniya hozyajstvennogo ispol'zovaniya gidrograficheskoy seti vo vtoroy polovine XVIII v. (na primere bassejna Moskvy-reki) [Materials of general land survey as a source for research of the economic use of a drainage network in the second half of XVIII century (on the the example of the Moscow river basin)]. *Istoriya i sovremennoye sostoyanie geograficheskikh issledovaniy Nizhnego Povolzh'ya*. Volgograd, OOO RA "Fortes", 2019, pp. 234–243. (in Russian).
- Pavlov S.D. Osobennosti ihtiofauny basseyna Moskvy-reki v rayone ZBS MGU i izmeneniya v ihtilogicheskikh soobshchestvakh Verhnemосkovretskogo basseyna za poslednie gody [Features of the ichthyofauna of the Moskva River basin in the area of the BSG MSU and changes in their-thiofaunal communities of the Upper Moskvoretsk basin in recent years]. *Trudy Zvenigorodskoy biologicheskoy stantsii*, 2011, vol. 5, pp. 195–202. (in Russian).
- Postnikov A.V. Geograficheskie opisaniya i karty Moskvy i Moskovskogo kraya 17 — nachala 19 vv. (do 1822 g.) [Geographical descriptions and maps of Moscow and the Moscow region of the 17th - early 19th centuries (until 1822)]. *Istoriya izucheniya, ispol'zovaniya i ohrany prirodnkh resursov Moskvy i Moskovskogo reiona*. Moscow, Yanus-K, 1997, pp. 7–25. (in Russian).
- Rakhilin V.K. Ihtiofauna Moskovskogo regiona XVIII v. i ee izmeneniya vo vremeni [Ichthyofauna of the Moscow region of the 18th century and its change in time]. *Istoriya izucheniya, ispol'zovaniya i ohrany prirodnkh resursov Moskvy i Moskovskogo reiona*. Moscow, Yanus-K, 1997, pp. 108–111. (in Russian).
- Rakolovstvo i rakovodstvo na vodoyomah evropeyskoy chasti Rossii (Directory)* [Crayfish and crayfish breeding in the water bodies of the European part of Russia]. St.-Petersburg, 2006, 207 p. (in Russian).
- Reshetnikov Yu.S., Sideleva V.G., Dorofeeva E.A., Chereshev I.A., Mosalkova K.I., Dgebuadze Yu.Yu., Ruban G.I., Korolev V.V. *Atlas presnovodnykh ryb Rossii* [Atlas of Russian freshwater fishes]. Moscow, Nauka, 2002, vol. 1, 379 p. (in Russian).
- Reshetnikov Yu.S., Sideleva V.G., Dorofeeva E.A., Chereshev I.A., Mosalkova K.I., Dgebuadze Yu.Yu., Ruban G.I., Korolev V.V. *Atlas presnovodnykh ryb Rossii* [Atlas of Russian freshwater fishes]. Moscow, Nauka, 2002, vol. 2, 253 p. (in Russian).
- Russian State Military Historical Archive, fond 846, inventory 16, file 18859, parts 1–10. (in Russian).
- Russian State Military Historical Archive, fond 846, inventory 16, file 18861, parts 1–7. (in Russian).

- Russian State Military Historical Archive, fond 846, inventory 16, file 18862, parts 4, 6. (in Russian).
- Sabaneev L.I. Ryby Rossii. Zhizn' i lovlya (uzhen'ye) nashih presnovodnyh ryb [Fish of Russia. Life and fishing (snaking) of our freshwater fish]. Moscow, Izd. A.A. Kartseva, 1892, vol. 1, 575 p. (in Russian).
- Samye opasnye invazionnye vidy Rossii (TOP-100) [The most dangerous invasive species in Russia (TOP-100)]. M.: Tov. nauch. izd. KMK, 2018. 688 p.
- Shatunovskiy M.I., Ogn'yov E.N., Sokolov L.I., Tsepkin E.A. Ryby Podmoskov'ya [Fishes of Moscow region]. Moscow, Nauka, 1988, 143 p. (in Russian).
- Shirokova V.A. Gidrologo-godrohimicheskaya sistema usad'by Tsaritsyno [Hydrological and hydraulic engineering system of Tsaritsyno estate]. *Polimernye truby*, 2009, no 1, pp. 70–73. (in Russian).
- Sokolov L.I. Antropogennyye izmeneniya ihtiofauny rek Central'noj Rossii [Anthropogenic changes in ichthyofauna of rivers of central Russia]. *Sorosovskiy obrazovatel'nyy zhurnal*, 2001, vol. 7, no 11, pp. 19–25. (in Russian).
- Sokolov L.I. Ryby v usloviyah megapolisa (g. Moskva) [Fishes in Moscow megapolis]. *Sorosovskiy obrazovatel'nyy zhurnal*, 1998, no 5, pp. 30–35. (in Russian).
- Sokolov L.I., Sokolova E.L., Pegasov V.A., Shatunovskiy M.I., Kistenev A.N. Ihtiofauna reki Moskvy v cherte g. Moskvy i nekotorye dannyye o ee sostoyanii [Ichthyofauna of the Moscow River within the city of Moscow and some data on its state]. *Voprosy ihtologii*, 1994, vol. 34, no 5, pp. 634–641. (in Russian).
- Vasil'yeva E.D. Ryby rek i ozer sredney polosy Evropeyskoy chasti Rossii: popularniy atlas [Fish of rivers and lakes in the middle zone of the European part of Russia: Popular atlas]. Moscow, Fiton XXI, 2018. 104 p. (in Russian).
- Vekhov D.A. Veroyatnye puti poyavleniya pervykh populyatsiy serebryanogo karasya v bassejnakh Volgi i Dona [Possible ways for the first populations of silver Crucian carp appearance in the basins of the Volga and Don Rivers]. *Biologiya vnutrennih vod. Materialy dokladov XIII Mezhdunarodnoy shkoly-konferentsii molodykh uchenykh (Borok, 23-26 oktyabrya 2007)*. Rybinsk: "Rybinskiy dom pečhati", 2007, pp. 40–50. (in Russian).
- Vinogradov L.G. Raki i rach'ya chuma v Moskovskoy gubernii [Crayfishes and the crayfish plague in the Moscow province]. *Moskovskiy kraeved*, 1929, no 2 (10), pp. 41–45. (in Russian).
- Zolotnitskiy N.F. Opyt slovarya mestnykh nazvaniy ryb, naselyayuschih vody Rossiyskoy imperii [Experience of the dictionary of local names of fish inhabiting the waters of the Russian Empire]. Appendix Two. *Trudy otdela ihtologii Imperatorskogo russkogo obschestva akklimatizatsii zhivotnykh i rasteniy*. 1887, vol. 1, pp. 1–25. (in Russian).

## COMMERCIAL FAUNA OF WATERBODIES IN THE MOSCOW RIVER BASIN IN THE SECOND HALF OF THE 18<sup>th</sup> CENTURY

N. A. Ozerova

*S.I. Vavilov Institute for the history of science and technology RAS  
125315, Moscow, Baltiyskaya street, 14, e-mail: ozerova-nad@yandex.ru*

Based on the data from economic notes to the General Land Survey, the ranges of commercial fish and crayfish species that inhabited waterbodies of the Moscow River basin in the second half of the 18<sup>th</sup> century are reconstructed. Eighteen maps showing the distribution of 22 fish species, including *Acipenser ruthenus* L., *Abramis brama* L., *Barbatula barbatula* L., *Lota lota* L., *Sander lucioperca* L. and others are compiled. Comparison of commercial fish species that lived in the Moscow River basin in the second half of the 18<sup>th</sup> century with data from ichthyological studies in the beginning of the XXI century and materials of archaeological surveys shows that almost all of these species have lived in the Moscow River basin since ancient times and have survived to the present day.

**Keywords:** Moscow river basin, commercial fauna, second half of the 18<sup>th</sup> century, fish, crayfish, distribution, maps

## Экологическая физиология и биохимия гидробионтов

УДК 597.554.3-111.11

### БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ СЫВОРОТКИ КРОВИ КРАСНУХОУСТОЙЧИВОЙ ПОРОДЫ КАРПА В КОНЦЕ НАГУЛЬНОГО ПЕРИОДА

Д. В. Микряков<sup>1</sup>, А. О. Ревякин<sup>2</sup>, Г. И. Пронина<sup>3</sup>, А. С. Соколова<sup>1</sup>, А. Б. Петрушин<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,  
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: daniil@ibiw.ru

<sup>2</sup>Научный центр биомедицинских технологий,  
143442 пос. Светлые горы, Московская обл., Красногорский р-н.

<sup>3</sup>Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К. А. Тимирязева  
127550 Москва, ул. Тимирязевская, д. 49

<sup>4</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт ирригационного рыбоводства  
142460 пос. Воровского, Московская обл., Ногинский р-н.

Поступила в редакцию 13.09.2020

Изучены биохимические показатели сыворотки крови устойчивых и восприимчивых к возбудителям краснухи групп карпов в конце нагульного периода. Материал отбирали у 6 особей ангелинской чешуйчатой краснухоустойчивой породы, содержащихся на экспериментальной прудовой базе “Сунога” ИБВВ им. И.Д. Папанина РАН Ярославской обл. Для сравнения использовали одновозрастных карпов из рыбоводного хозяйства “Кири” Чувашской республики, восприимчивых к возбудителям краснухи: 8 экз. чешуйчатых и 8 зеркальных. У исследуемых рыб проводили отбор крови из хвостовой вены. Пробирку с кровью оставляли при комнатной температуре. После свертывания сыворотку забирали шприцем с тонкой иглой и переносили в пробирку Эппендорфа. Пробы сыворотки замораживали до проведения исследований. Исследованные особи ангелинской краснухоустойчивой породы отличались от чешуйчатых и зеркальных карпов высоким уровнем общего белка, альбуминов, глюкозы, мочевины, щелочной фосфатазы, триглицеридов, холестерина и низким уровнем общего липидов и аланинаминотрансферазы. Сравнительный анализ с ранее полученными данными после зимовки показал отличия между осенними и весенними данными. У особей ангелинской породы уровень большинства показателей значительно увеличился во время нагула. В несколько раз повысилось содержание общего белка, в основном за счет глобулинов, глюкозы, мочевины, щелочной фосфатазы, триглицеридов. Таким образом, в организме краснухоустойчивых карпов возрастала интенсивность метаболических процессов, направленных на накопление белков, запасных липидов и углеводов. Вероятно, это обусловлено особенностями ангелинской породы, которые позволяют организму рыб успешно противостоять заражению возбудителями краснухи в весенний период. Полученные результаты можно использовать в селекции на иммунную устойчивость и для оценки состояния здоровья рыб в условиях аквакультуры.

**Ключевые слова:** ангелинская краснухоустойчивая порода карпа, сыворотка крови, биохимические показатели, иммунная устойчивость.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-113-119

### ВВЕДЕНИЕ

Одним из наиболее распространенных заболеваний, наносящих большой экономический ущерб, в РФ считается краснуха. Это полиэтиологическое заболевание рыб в основном семейства карповые, возбудители: вирус весенней виiremии, аэромонады, псевдомонады [Головина и др., 2003 (Golovina et al., 2003); Пищенко, 2006 (Pishchenko, 2006); Kirpichnikov et al., 1993]. Для решения задачи по снижению значительного ущерба рыбоводству в России, с помощью селекции на иммунную устойчивость, выведена ангелинская порода карпа, обладающая устойчивостью к возбудителям краснухи [Илясов, 2002 (Ilyasov, 2002)]. Исследование этой породы позволит понять механизмы, обеспечивающие невосприимчивость рыб к инфекционным заболеваниям и получить данные, которые могут быть исполь-

зованы в селекционных программах по созданию резистентных пород в аквакультуре. Ранее авторами были показаны отличия некоторых иммунобиохимических показателей между краснухоустойчивыми и восприимчивыми к заболеванию породами карпа [Пронина и др., 2014, 2017 (Pronina et al., 2014, 2017); Микряков и др., 2019 а, б (Mikryakov et al., 2019 a, b); Суворова и др., 2019 (Suvorova et al., 2019)]. Установлено, что особи краснухоустойчивой породы отличаются долей содержания различных форм лейкоцитов, интенсивностью лейкопоза, уровнем белка, глюкозы, общих липидов, окислительных процессов и антиоксидантной защиты от карпов других селекционных групп.

Ранее, исследования после зимовки биохимических показателей сыворотки крови ан-

гелинской породы показали отличия от различных селекционных групп карпов [Микряков и др., 2019 б; (Mikryakov et al., 2019 b)]. Особи краснухостойчивой породы характеризовались высоким уровнем в крови глюкозы, креатинкиназы, мочевины и низким общего белка, триглицеридов, мочевой кислоты, щелочной фосфатазы. После зимовки в организме рыб начинают происходить значительные изменения в процессе подготовки к нересту, что сказывается на уровне обменных процессов и биохимических показателях крови. В нерестовый период в организме рыб происходят значительные изменения, требующие огромных энергетических затрат за счет активации катаболических и снижения анаболических процессов. В этот период процессы диссимиляции преобладают над ассимиляцией. Одновременно в нерестовый и посленерестовый периоды нарастает доля особей с низким уровнем иммунореактивности [Лысанов, Микряков, 1990 (Lysanov, Mikryakov, 1990)]. Снижение неспецифического иммунитета способствует созданию условий для вспышки эпизоотий инфекционных болезней. Весенний период считается наиболее опасным. Рыбы испытывают стресс в результате отлова, транспортировки и изменения условий содержания в процессе их пере-

садки из зимовалов в нагульные пруды. Воздействие стресс-факторов приводит к снижению выживаемости, иммунореактивности и неспецифической защиты к возбудителям различных инфекционных и инвазионных заболеваний [Wendelaar Bonga, 1997; Van Muiswinkel, Vervoorn-Van Der Wal, 2006, Uren Webster et al., 2018]. Зафиксированные нами отличия биохимических показателей сыворотки крови ангелинских карпов, вероятно, связаны с особенностями этой породы, обеспечивающими невосприимчивость к краснухе. Для получения более детальной информации нами проведено аналогичное исследование рыб в конце нагульного периода рыбоводного сезона. Во время нагула в организме рыб происходят противоположные процессы, связанные с восстановлением израсходованных во время зимовки и нереста ресурсов пластических и энергетических веществ и повышением функциональной активности иммунной системы [Шатуновский, 1980 (Shatunovsky, 1980); Микряков, 1984 (Mikryakov, 1984); Lloret et al., 2014)].

Цель работы – исследование биохимических показателей сыворотки крови краснухостойчивых карпов в конце нагульного периода и сравнительный анализ с ранее полученными данными после зимовки.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в конце сентября – начале октября 2018 г. на трехлетках карпов. Материал отбирали у 6 особей ангелинской чешуйчатой краснухостойчивой породы, содержащихся на экспериментальной прудовой базе “Сунога” ИБВВ им. И.Д. Папанина РАН Ярославской обл. Для сравнения использовали одновозрастных карпов из рыбоводного хозяйства “Киря” Чувашской республики, восприимчивых к возбудителям краснухи: 8 экз. чешуйчатых и 8 зеркальных.

У исследуемых рыб проводили отбор крови из хвостовой вены. Для получения сыворотки кровь рыб набирали в сухую стерильную пробирку. Пробирку с кровью оставляли в штативе на 1 ч при комнатной температуре. За это время процесс свертывания крови завершается и происходит ретракция сгустка. После этого сыворотку забирали шприцем с тонкой иглой, переносили в пробирку Эппендорфа. Пробы сыворотки замораживали в морозильной камере при температуре -24°C и транспортировали в специальных термоконтейнерах. В лаборатории непосредственно перед анализом пробы размораживали при комнатной температуре. Анализ содержания общего белка, глюкозы, альбумина, аланинаминотрансферазы (АЛТ), аспаратаминотрансфе-

разы (АСТ), лактатдегидрогеназы (ЛДГ), креатинкиназа (КК), лактата, мочевой кислоты, мочевины, триглицеридов, холестерина, щелочной фосфатазы, проводили на анализаторе Chem Well Awareness Technology, с использованием реактивов VITAL.

Параллельно изучали уровень общих липидов (ОЛ) и антиокислительной защиты (АЗ), а также интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ).

Уровень ОЛ определяли стандартным методом по Фолчу [Folch et al., 1957]. Принцип метода заключается в разрушении липидно-белковых связей полярными растворителями (этанолом), что способствует последующему экстрагированию неполярным растворителем (хлороформом). Хлороформ и этанол комбинировались в смеси в соотношении 2:1. Количество липидов устанавливали весовым методом по разнице между весом с жиром и без него.

Об интенсивности ПОЛ судили по накоплению малонового диальдегида (МДА) – одного из конечных продуктов перекисного окисления. Концентрацию МДА определяли по количеству продуктов ПОЛ, реагирующих с тиобарбитуровой кислотой и дающих с ней окрашенный комплекс. Интенсивность окра-

шивания оценивали спектрофотометрически по изменению максимума поглощения при 535 нм [Андреева и др., 1988 (Andreeva et al., 1988)]. Содержание МДА вычисляли с учетом коэффициента молярной экстинкции ( $1.56 \times 10^5 \text{ M}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ ) и выражали в наномолях на 1 г ткани.

Уровень АЗ определяли по кинетике окисления субстрата восстановленной формы 2,6-дихлорфенолиндифенола кислородом воздуха по общепринятой методике [Семенов, Ярош, 1985 (Semenov, Yarosh, 1985)]. Сущность метода заключается в том, что, чем выше скорость окисления субстрата в присутствии биологического материала, тем ниже со-

держание антиоксидантов в тканях. Константу ингибирования окисления субстрата (КОС), являющуюся показателем антиокислительной активности ткани, определяли относительно контроля по формуле:  $K_i = K_{\text{кон}} - K_{\text{оп}}/C$ , где  $K_{\text{кон}}$  и  $K_{\text{оп}}$  – константы скорости окисления субстрата соответственно в контроле и в опыте;  $C$  – концентрация биологического материала в кювете.

Статистическую обработку результатов исследования проводили по стандартным алгоритмам, реализованным в пакете программ Statistica v6.0, с использованием t-теста. Различия считали значимыми при  $p \leq 0.05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование полученных данных показало, что большинство исследуемых показателей особой ангелинской породы имели более высокие величины, за исключением уровня АЛТ, ЛДГ, креатина, КК и ОЛ по сравнению с чешуйчатыми и зеркальными карпами (см. таблицу). При сравнительном анализе зафик-

сированы значительные отличия между осенними и весенними данными [Микряков и др., 2019 б; (Mikryakov et al., 2019 b)]. У особой ангелинской породы уровень большинства показателей значительно увеличился во время нагула.

Биохимические показатели сыворотки крови карпов

Biochemical indicators of serum of carps

Показатели Indicators	Карпы краснухостойчивой породы Carps of rubella-resistant breed	Чешуйчатые карпы Scale carps	Зеркальные карпы Mirror carps
Масса, г / Weight, g	2.16±0.18	2.02±0.07	2.03±0.07
Длина, см / Length, cm	46.9±0.5	42.7±0.5	40.4±0.4
Общ белок, г/л / Total protein, g/l	39.20±1.57	26.63±3.50*	20.91±2.13*
Глюкоза, ммоль/л / Glucose, mM/l	15.75±1.20	8.20±0.44*	6.42±0.65*
Альбумин г/л / Albumin, g/l	15.45±0.29	12.07±1.05*	10.37±0.86*
АЛТ, ед/л / ALT, units/l	15.83±0.69	22.73±2.30*	21.18±1.72*
АСТ, ед/л / AST, units/l	294.78±32.67	236.41±30.37	197.36±36.73
ЛДГ, ед/л / LDH, units/l	2351.01±238.08	2515.95±315.84	1795.40±301.38
Креатинин, мкмоль/л / Creatinine, mcM/l	20.83±2.15	20.93±3.00	14.77±2.94
КК, ед/л / CK, units/l	5778.63±595.46	6054.85±304.72	6036.46±151.06
Лактат, мг/дл / Lactate, mg/dl	111.30±17.05	102.31±8.57	88.20±11.60
Мочевая кислота, мг/дл / Uric acid mg/dl	7.96±1.30	5.91±1.16	5.73±1.18
Мочевина, мг/дл / Urea, mg/dl	28.05±5.27	9.15±2.26*	7.13±0.47*
ТГ, мг/дл / TG, mg/dl	231.78±13.67	198.70±27.92	159.68±15.98*
Холестерин, мг/дл / Cholesterol, mg/dl	273.11±16.26	124.18±12.28*	109.27±13.41*
Щелочная фосфатаза, ед/л /Alkaline phosphatase, units/l	171.81±51.90	32.51±3.38*	40.75±7.21*
ОЛ, % / TL, %	11816.67±44.32	11977.50±183.40	12230.00±117.03*
МДА нмоль/г /MDA, nM/g	13.89±4.40	12.38±7.14	10.08±3.08
КОС л/(мл мин) / ICSO, l/(ml min)	7.14±0.70	5.56±0.62	5.23±0.58

**Примечание.** “\*” – достоверные отличия от карпов краснухостойчивой породы.

**Note.** “\*” – significant differences from carps rubella-resistant breed.

Общая концентрация всех белков крови показала достоверно высокие величины у особей ангелинской породы по сравнению с другими группами. В весенний период были зафиксированы противоположные данные. За время нагула концентрация общего белка у краснухоустойчивых карпов увеличилась больше чем в 2.5 раза, а у чешуйчатых и зеркальных карпов – понизилась в 1.4–1.6 раза соответственно. Полученные данные показали более интенсивный белковый обмен у карпов ангелинской породы.

Белки плазмы крови разделяют на альбумин, альфа-, бета-, гамма-глобулины и фибриноген. Как и содержание белков, уровень альбумина был значимо выше у краснухоустойчивой породы. При этом по сравнению с весенними данными этот показатель изменился незначительно у всех групп карпов. Повышение концентрации белков в крови ангелинской породы в время нагула, происходило за счет увеличения уровня как альбуминов, так и в большей степени глобулинов (23.75 против 14.56 и 10.54 соответственно). Общеизвестно, что функциональная активность иммунной системы рыб в конце нагульного периода повышается, а в преднерестовый и нерестовый период – снижается [Микряков, 1984 (Mikryakov, 1984); Schaperclaus, 1979]. Можно сделать предположение, что накопление белков, в частности глобулинов, в организме карпов ангелинской породы в нагульный период обеспечивает устойчивость рыб к возбудителям аэромоноза весной. Однако для подтверждения требуется проведение дополнительных исследований.

На усиленный метаболизм белков в организме особей ангелинской породы указывают повышенные по сравнению с весенними показателями уровни мочевины, мочевой кислоты и креатинина – конечные продукты обмена белков. Однако осенью у краснухоустойчивой породы только уровень мочевины значимо превышал данные чешуйчатых и зеркальных карпов. Этот показатель во время нагульного периода увеличился в 2 раза и более чем в 3 раза выше, чем у других групп карпов.

Также по сравнению с весной в 2 раза повысился уровень глюкозы у ангелинских и чешуйчатых карпов, тогда как у зеркальных – незначительно. У ангелинских карпов осенние показатели уровня глюкозы значимо превышают данные чешуйчатых и зеркальных карпов. Вероятно, это связано с повышенным углеводным обменом и процессами накопления энергии. На это указывают значительное повышение по сравнению с весенними данными

уровня фермента ЛДГ. Этот фермент принимает участие в реакциях гликолиза и сопровождается запасанием энергии аденозинтрифосфата (АТФ). Вероятно, с этим связано повышение уровня креатина и снижение уровня КК.

Липиды в организме рыб участвуют в энергетическом, пластическом, генеративном обмене, реализации процессов роста, развития и адаптации, осуществляют гидростатическую, теплоизолирующую, механическую и иммунологическую функции. Известно, что липиды благодаря гетерогенности и многообразию выполняемых в организме функций одни из наиболее информативных показателей в адаптивных процессах, отражающих их роль при воздействии на рыб как благоприятных, так и негативных факторов. Они служат источниками метаболической энергии в организме, биологических эффикторов и медиаторов. Липиды участвуют в регуляции жизненно важных функций систем, обеспечивающих оптимальный рост, развитие, состояние здоровья на всех этапах онтогенеза и адаптацию к неблагоприятным факторам среды [Шульман, 1972 (Shulman, 1972); Лапин, Шатуновский, 1981 (Lapin, Shatunovsky, 1981); Гершанович и др., 1991 (Gershanovich et al., 1991); Смирнов, Богдан, 2007 (Smirnov, Bogdan, 2007); Lloret et al., 2014]. По концентрации ОЛ можно судить об условиях нагула, содержания, интенсивности питания и иммунореактивности рыб [Микряков и др., 1979 (Mikryakov et al., 1979); Силкина, Силкин, 1986 (Silkina, Silkin, 1986); Силкина, 1988 (Silkina, 1988)]. При анализе данных липидного обмена можно отметить более низкий уровень ОЛ у особей ангелинской породы, но при этом более высокие показатели ТГ и холестерина, особенно по сравнению зеркальными карпами. Результаты, полученные после зимовки, носили противоположный характер. К концу нагульного периода у краснухоустойчивых карпов незначительно снизилось содержание ОЛ, а уровень ТГ и холестерина существенно вырос. Стоит отметить, что у особей ангелинской породы, по сравнению с другими группами исследуемых рыб, повышается содержание не только белков и углеводов, но и ТГ – самого главного источника энергии для клеток.

Анализ содержания МДА и уровня КОС не показал достоверных отличий, однако у рыб краснухоустойчивой породы эти показатели были незначительно выше, что указывает на более активные перекисеобразовательные процессы в организме. По сравнению с весенними показателями у особей ангелинской породы уровень МДА вырос, а у чешуйчатых и



зеркальных карпов снизился. Вероятно, это связано с возрастным изменением интенсивности окислительно-восстановительных процессов в организме краснухостойчивых карпов. Проведенное ранее исследование двухгодо-

ков и двухлеток этой породы показало более низкие значения содержания МДА и уровня КОС в сыворотке крови [Пронина и др., 2014, 2017 (Pronina et al., 2014, 2017)].

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, определены отличия рыб ангелинской породы от других селекционных групп карпов по биохимическим показателям крови в конце нагульного периода. Более высокие уровни общего белка, глюкозы, альбумина, мочевины, щелочной фосфатазы, ТГ, холестерина и низкие АЛТ в сыворотке крови указывают на более интенсивные метаболиче-

ские процессы в организме краснухостойчивых карпов, направленные на накопление белков, запасных липидов и углеводов. Вероятно, это обусловлено особенностями породы, которые позволяют организму рыб успешно противостоять заражению возбудителями краснухи в весенний период.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 18-016-0019618) и частично в рамках государственного задания (тема № АААА-А18-118012690123-4).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева Л.И., Кожемякин Н.А., Кишкун А.А. Модификация методов определения перекисей липидов в тесте с тиобарбитуровой кислотой // Лаб. дело. 1988. № 11. С. 41–43.
- Гершанович А.Д., Лапин В.И., Шатуновский М.И. Особенности обмена липидов у рыб // Успехи соврем. биол. 1991. Т. 3, вып. 2. С. 207–219.
- Головина Н.А., Стрелков Ю.А., Воронин В.Н., Головин П.П., Евдокимова Е.Б., Юхименко Л.Н. Ихтиопатология. М.: Мир, 2003. 448 с.
- Илясов Ю.И. Селекция рыб на повышение устойчивости к заболеваниям // Сб. науч.тр.: Актуальные вопросы пресноводной аквакультуры. Вып.78. М.: Изд-во ВНИРО, 2002. С. 125–134.
- Лапин В.И., Шатуновский М.И. Особенности состава, физиологическое и экологическое значение липидов рыб // Успехи соврем. биол. 1981. Т. 1. С. 380–394.
- Лысанов А.В., Микряков В.Р. Особенности сезонной динамики общего белка и бактериоагглютининов у карпа (*Cyprinus carpio* L.) в условиях тепловодного хозяйства // Биология внутренних вод: Информационный бюллетень. 1990. № 86. С. 49–51.
- Микряков В.Р., Силкина Н.И., Силкин Н.Ф. Антимикробные свойства сыворотки крови рыб // Физиология и паразитология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1979. С. 125–132.
- Микряков В.Р. Закономерности функционирования иммунной системы пресноводных рыб: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИЭМиЭЖ АН СССР, 1984. 37 с.
- Микряков Д.В., Пронина Г.И., Суворова Т.А., Соколова А.С., Петрушин А.Б., Кузьмичева С.В. Содержание иммунных комплексов, общих липидов и окислительные процессы в иммунокомпетентных органах краснухостойчивой породы карпа в конце нагульного периода // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2019а. № 8. С. 49–55.
- Микряков Д.В., Ревакин А.О., Пронина Г.И., Соколова А.С., Микряков В.Р., Петрушин А.Б. Биохимические показатели сыворотки крови краснухостойчивой породы карпа после зимовки // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 2019б. Вып. 87 (90). С. 56–61. DOI: 10.24411/0320-3557-2019-10019
- Пищенко Е.В. Аэромоноз (краснуха) карпов // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2006. № 10. С. 32–34.
- Пронина Г.И., Ревакин А.О., Микряков Д.В., Силкина Н.И. Сравнительный анализ биохимических и иммунологических показателей разных селекционных групп карпа // Рыбоводство и рыбное хозяйство. 2014. № 8. С. 43–46.
- Пронина Г.И., Микряков Д.В., Силкина Н.И., Петрушин А.Б. Содержание иммунных комплексов и уровень окислительных процессов в сыворотке крови различных селекционных групп карпа // Труды ВНИРО. 2017. Т. 167. С. 24–29.
- Семенов В.Л., Ярош А.М. Метод определения антиокислительной активности биологического материала // Укр. биохим. журнал. 1985. Т. 57, № 3. С. 50–52.
- Силкин Н.Ф., Силкина Н.И. Сезонная динамика белков и липидов в сыворотке крови синца // Биол. внутр. вод: Информационный бюллетень. 1986. № 71. С. 39–41.
- Силкина Н.И. Сезонная динамика липидов сыворотки крови и ее связь с иммунологической реактивностью: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 1988, 25 с.
- Смирнов Л.П., Богдан В.В. Липиды в физиолого-биохимических адаптациях эктотермных организмов к абиотическим и биотическим факторам среды. М.: Наука, 2007. 182 с.
- Суворова Т.А., Пронина Г.И., Микряков Д.В., Петрушин А.Б. Состав лейкоцитов периферической крови и иммунокомпетентных органов краснухостойчивой породы карпа в конце нагульного периода // Актуальные вопросы ветеринарной биологии. 2019. № 3 (43). С. 25–29. DOI: 10.24411/2074-5036-2019-10034.

- Шатуновский М.И. Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М.: Наука, 1980. 238 с.
- Шульман Г.Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищевая промышленность, 1972. 368 с.
- Folch J., Lees M., Stanley G.N. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animals tissues // *J. Biol. Chem.* 1957. Vol. 226. № 3. P. 497–509.
- Kirpichnikov V.S., Ilyasov Ju.I., Shart L.A., Vikhman A.A., Ganchenko M.V., Ostashevsky A.L., Simonov V.M., Tikhonov G.F. and Tjurin V.V. Selection of Krasnodar common carp (*Cyprinus carpio* L.) for resistance to dropsy: principal results and prospects // *Aquaculture*. 1993. Vol. 111. P. 7–20. DOI:10.1016/0044-8486(93)90020-Y
- Lloret J., Shulman G., Love R.M. Condition and health indicators of exploited marine fishes. Wiley Blackwell, 2014. P. 247.
- Schaperclaus W. Fischkrankheiten. Berlin: Academic-Verlag, 1979. Vol. 1. 510 p.
- Uren Webster T.M., Rodriguez-Barreto D., Martin S.A.M., van Oosterhout C., Orozco-terWengel P., Cable J, Hamilton A., Garcia de Leaniz C., Consuegra S. Contrasting effects of acute and chronic stress on the transcriptome, epigenome, and immune response of Atlantic salmon // *Epigenetics*. 2018 Vol. 13. №. 12. P. 1191–1207. DOI: 10.1080/15592294.2018.1554520
- Van Muiswinkel W., Vervoor-Van Der Wal B. The immune system of fish // *Fish Diseases and Disorders*. 2006. Vol. 1. P. 678–701.
- Wendelaar Bonga S.E. The stress response in fish // *Physiol. Rev.* 1997. Vol. 77. № 3. P. 591–625.

## REFERENCES

- Andreeva L.I., Kozhemyakin N.A., Kishkun A.A. Modifikatsiya metodov opredeleniya perekisej lipidov v teste s tiobarbiturovoj kislotoj [Modification of methods for determining lipid peroxides in the test with thiobarbituric acid]. *Laboratornoe delo*, 1988, no. 11, pp. 41–43. (In Russian)
- Folch J., Lees M., Stanley G.N. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animals tissues. *J. Biol. Chem.*, 1957, vol. 226, no. 3, pp. 497–509.
- Gershanovich A.D., Lapin V.I., Shatunovskij M.I. Osobennosti obmena lipidov u ryb [Features of lipid metabolism in fish]. *Uspekhi sovrem. biol.* [Biology Bulletin Reviews], 1991, Bd. 3, vol. 2, pp. 207–219. (In Russian)
- Golovina N.A., Strelkov Yu.A., Voronin V.N., Golovin P.P., Evdokimova E.B., Yuhimenko L.N. *Ihtopatologiya*. Moscow: Mir, 2003. 448 p. (In Russian)
- Ilyasov Yu.I. Selekcija ryb na povyshenie ustojchivosti k zabolevaniyam [Fish breeding to increase disease resistance]. *Sb. nauch. tr.: Aktual'nye voprosy presnovodnoj akvakul'tury*. Moscow, VNIRO, 2002, vol. 78, pp. 125–134. (In Russian)
- Kirpichnikov V.S., Ilyasov Ju.I., Shart L.A., Vikhman A.A., Ganchenko M.V., Ostashevsky A.L., Simonov V.M., Tikhonov G.F. and Tjurin V.V. Selection of Krasnodar common carp (*Cyprinus carpio* L.) for resistance to dropsy: principal results and prospects. *Aquaculture*, 1993, vol. 111, pp. 7–20. doi:10.1016/0044-8486(93)90020-Y
- Lapin V.I., SHatunovskij M.I. Osobennosti sostava, fiziologicheskoe i ekologicheskoe znachenie lipidov ryb [Features of the composition, physiological and environmental significance of fish lipids]. *Uspekhi sovrem. biol.* [Biology Bulletin Reviews], 1981, bd. 1, pp. 380–394. (In Russian)
- Lloret J., Shulman G., Love R.M. *Condition and health indicators of exploited marine fishes*. Wiley Blackwell, 2014. P. 247.
- Lysanov A.V., Mikryakov V.R. Osobennosti sezonnoj dinamiki obshchego belka i bakterioagglutininov u karpa (*Cyprinus carpio* L.) v usloviyah teplovodnogo hozyajstva [Peculiarities of seasonal dynamics of total protein and bacterioagglutinins in carp (*Cyprinus carpio* L.) under conditions of warm water economy]. *Biologiya vnutrennih vod: Informacionnyj byulleten'*, 1990, no. 86, pp. 49–51. (In Russian)
- Mikryakov V.R., Silkina N.I., Silkin N.F. *Antimikrobnnye svoystva syvorotki krovi ryb. Fiziologiya i parazitologiya presnovodnyh organizmov* [Antimicrobial properties of fish serum. Physiology and Parasitology of Freshwater Organisms]. Leningrad: Nauka, 1979, pp. 125–132. (In Russian)
- Mikryakov V. R. *Regularities of functioning of the immune system of freshwater fish*. Extended Abstract of Doct. Biol. Sci. Diss. Moscow, 1984. 37 p. (In Russian)
- Mikryakov D. V., Pronina G. I., Suvorova T. A., Sokolova A. S., Petrushin A. B., Kuzmicheva S. V. Soderzhanie immunnykh kompleksov, obshchih lipidov i oksiditel'nye protsessy v immunokompetentnyh organah krasnuhoustojchivoj porody karpa v kontse nagul'nogo perioda [Content of immune complexes, total lipids and oxidative processes in immunocompetent organs of rubella-resistant carp breed at the end of the feeding period]. *Rybovodstvo i rybnoe hozyajstvo*, 2019 a, no. 8, pp. 49–55. (In Russian)
- Mikryakov D.V., Revyakin A.O., Pronina G.I., Sokolova A.S., Mikryakov V.R., Petrushin A.B. Biohimicheskie pokazateli syvorotki krovi krasnuhoustojchivoj porody karpa posle zimovki [Biochemical parameters of blood serum of rubella-resistant carp breed after wintering]. *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*, 2019 b, iss. 87 (90), pp. 56–61. doi: 10.24411/0320-3557-2019-10019 (In Russian)
- Pishchenko E.V. Aeromonoz (krasnuha) karpov [Aeromonosis (rubella) carp]. *Rybovodstvo i rybnoe hozyajstvo*, 2006, no. 10, pp. 32–34. (In Russian)
- Pronina G.I., Revyakin A.O., Mikryakov D.V., Silkina N.I. Sravnitel'nyj analiz biohimicheskikh i immunologicheskikh pokazatelej raznykh selekcionnykh grupp karpa [Comparative analysis of biochemical and immunological parameters of different breeding groups of carp]. *Rybovodstvo i rybnoe hozyajstvo*, 2014, no. 8, pp. 43–46. (In Russian)

- Pronina G.I., Mikryakov D.V., Silkina N.I., Petrushin A.B. Soderzhanie immunnykh kompleksov i uroven' okislitel'nykh processov v syvorotke krovi razlichnykh selekcionnykh grupp karpa [The content of immune complexes and the level of oxidative processes in the blood serum of various breeding groups of carp]. *Trudy VNIRO*, 2017, bd. 167, pp. 24–29. (In Russian)
- Schaperclaus W. *Fischkrankheiten*. Berlin, Academic-Verlag, 1979, vol. 1. 510 p.
- Semenov V.L., Jarosh A.M. Metod opredeleniya antiokislitel'noj aktivnosti biologicheskogo materiala [Method for determining the antioxidant activity of biological material]. *Ukrainskij biokhimicheskij zhurnal*, 1985, vol. 57, no. 3, pp. 50–52. (In Russian)
- Shatunovsky M. I. *Ekologicheskie zakonomernosti obmena veschestv morskikh ryb* [Ecological regularities of metabolism of marine fish]. Moscow: Nauka, 1980, 238 p. (In Russian)
- Shul'man G.E. *Fiziologo-biokhimicheskie osobennosti godovykh ciklov ryb* [Physiological and biochemical characteristics of annual fish cycles]. Moscow: Pishchevaya promyshlennost', 1972, 368 p. (In Russian)
- Silkin N.F., Silkina N.I. Sezonnaya dinamika belkov i lipidov v syvorotke krovi sinca [Seasonal dynamics of protein and lipids in the blood serum of Sintz]. *Biologiya vnutrennih vod: Informacionnyy byulleten'*, 1986, no. 71, pp. 39–41. (In Russian)
- Silkina N.I. *Seasonal dynamics of serum lipids and its relationship with immunological reactivity*. Extended Abstract of Cand. Biol. Sci. Diss. Moscow, 1988. 25 p. (In Russian)
- Smirnov L.P., Bogdan V.V. *Lipidy v fiziologo-biokhimicheskikh adaptatsiyah ektotermnykh organizmov k abioticheskim i bioticheskim faktoram sredy* [Lipids in physiological and biochemical adaptations of ectothermic organisms to abiotic and biotic environmental factors]. Moscow: Nauka, 2007, 182 p. (In Russian)
- Suvorova T.A., Pronina G.I., Mikryakov D.V., Petrushin A.B. Sostav lejkocitov perifericheskoy krovi i immunokompetentnykh organov krasnuhoustojchivoj porody karpa v konce nagul'nogo perioda [The composition of peripheral blood leukocytes and immunocompetent organs of the rubella-resistant carp breed in end of the feeding period]. *Aktual'nye voprosy veterinarnoy biologii*, 2019, no. 3 (43), pp. 25–29. doi: 10.24411/2074-5036-2019-10034. (In Russian)
- Uren Webster T.M., Rodriguez-Barreto D., Martin S.A.M., van Oosterhout C., Orozco-terWengel P., Cable J, Hamilton A., Garcia de Leaniz C., Consuegra S. Contrasting effects of acute and chronic stress on the transcriptome, epigenome, and immune response of Atlantic salmon. *Epigenetics*, 2018, vol. 13, no. 12, pp. 1191–1207. doi: 10.1080/15592294.2018.1554520
- Van Muiswinkel W., Vervoorn-Van Der Wal B. The immune system of fish. *Fish Diseases and Disorders*, 2006, vol. 1, ch. 18, pp. 678–701.
- Wendelaar Bonga S. E. The stress response in fish. *Physiol. Rev.*, 1997, vol. 77, no. 3, pp. 591–625.

## BIOCHEMICAL INDICES OF BLOOD SERUM OF RUBELLA-RESISTANT CARP BREED AT THE END OF THE FEEDING PERIOD

D. V. Mikryakov<sup>1</sup>, A. O. Revyakin<sup>2</sup>, G. I. Pronina<sup>3</sup>, A. S. Sokolova<sup>1</sup>, A. B. Petrushin<sup>4</sup>

<sup>1</sup>*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences  
152742 Borok, Russia, e-mail: daniil@ibiw.ru*

<sup>2</sup>*Scientific Center of Biomedical Technologies; 143442 Svetlye Gory, Russia,*

<sup>3</sup>*Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Moscow Agricultural Academy  
127550 Moscow, st. Timiryazevskaya, 49*

<sup>4</sup>*All-Russian Research Institute of Irrigation Fish Culture; 142460 Vorovskogo, Russia*

Biochemical parameters of blood serum in resistant and susceptible to rubella pathogens groups of carp at the end of the feeding period are studied. The material was taken from 6 individuals of the Angelina scaly rubella-resistant breed kept at the experimental pond base “Sunoga” of the Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, Yaroslavl oblast. For comparison, we used same-age carps from the fish farm “Kirya”, Chuvash Republic, susceptible to rubella pathogens: 8 specimens of scaly and 8 mirror carps. Blood samples were taken from the caudal vein of the fish under study. The tube with blood was left at room temperature. After coagulation, the serum was taken with a fine needle syringe and transferred to an Eppendorf tube. Serum samples were frozen prior to testing. The analyzed individuals of the Angelina rubella-resistant breed differ from the scaly and mirror carp in high levels of total protein, albumins, glucose, urea, alkaline phosphatase, triglycerides, cholesterol and low levels of lipids and alanine aminotransferase. A comparative analysis with previously obtained data after wintering shows differences between the autumn and spring data. In the Angelina breed, the levels of most indicators significantly increase during the fattening period. The content of total protein increases several times, mainly due to globulins, glucose, urea, alkaline phosphatase, triglycerides. Thus, the metabolic processes aimed at the accumulation of proteins, stored lipids and carbohydrates increase in the organism of rubella-resistant carps. This is probably due to some specific characteristics of the Angelina breed, which allows the fish organism to successfully resist an infection with rubella pathogens in spring. The results of this study can be used in breeding for immunity resistance and for assessing the health status of fish in aquaculture.

**Keywords:** angelina rubella-resistant carp breed, blood serum, biochemical parameters, immune resistance

---

# ПАМЯТИ НАШИХ КОЛЛЕГ

---



### **ПАМЯТИ ВЕНИАМИНА РОМАНОВИЧА МИКРЯКОВА (1936–2020)**

17 ноября 2020 г. на 85-м году жизни ушел из жизни доктор биологических наук, профессор Вениамин Романович Микряков – один из основоположников исследований в области иммунологии рыб, многочисленные публикации которого получили мировое признание.

Вениамин Романович родился 12 марта 1936 г. в д. Парастаево Еласовского района Марийской АССР в крестьянской семье. В 1957 г. окончил Козьмодемьянский сельскохозяйственный техникум по специальности ветеринарный фельдшер и работал в колхозе им. Тельмана Медведского района Марийской АССР, откуда был призван в ряды Советской Армии. После окончания срока службы, в 1960 г. поступил в Ленинградский ветеринарный институт, а в 1965 г. был зачислен на должность исследователя-стажера в Институт биологии внутренних вод АН СССР. Активная исследовательская работа и полученные уникальные результаты уже в 1969 г. позволили защитить кандидатскую диссертацию на тему “Изучение факторов иммунитета у рыб на примере карпа”, а в 1984 г. прошла успешная защита докторской диссертации на тему “Закономерности функционирования иммунной системы пресноводных рыб”. В 1995 г. Вениамину Романовичу присвоено звание профессора. В 1997 г. на базе ИБВВ РАН им создана первая и в России, и в мире лаборатория иммунологии гидробиологического профиля, которой он успешно руководил до 2007 г.

За время работы В.Р. Микряков со своими учениками провел целый ряд основополагающих исследований, касающихся различных аспектов структурно-функциональной организации иммунной системы рыб, иммунологических адаптаций гидробионтов к биотическим и абиотическим факторам, оценки иммунного статуса рыб в естественных условиях и рыбоводстве, закономерностей реагирования иммунной системы на загрязнение воды токсикантами, нейро-эндокринной регуляции иммунного ответа.

Вениамин Романович Микряков автор более 450 печатных работ, им опубликовано несколько монографий, среди которых наиболее востребованы “Закономерности формирования приобретенного иммунитета у рыб” и “Реакция иммунной системы рыб на загрязнение воды токсикантами и закисление среды”. Вениамин Романович организатор двух Всесоюзных школ-семинаров по экологической и эволюционной иммунологии и гематологии и четырех Международных конференций “Проблемы патологии, иммунологии и охраны здоровья рыб и других гидробионтов”. Он всегда с открытым серд-

цем оказывал консультативную помощь сотрудникам ИБВВ РАН, ученым из других институтов и высших учебных заведений России, зарубежным коллегам, а также проводил научно-практическую работу по охране здоровья рыб в различных рыбоводных хозяйствах. Принимал активное участие в работе научно-консультативного Совета по болезням рыб Межведомственной ихтиологической комиссии. Вместе с другими специалистами занимался написанием “Сборника инструкций по борьбе с болезнями рыб 1998–1999 гг.”, им подготовлены “Методические указания по определению уровня естественной резистентности и оценке иммунного статуса рыб” (утв. Департаментом ветеринарии Минсельхозпрода РФ от 25 ноября 1999 г. № 13-4-2/1795).

Большое внимание Вениамин Романович уделял подготовке кадров, под его руководством защищено семь кандидатских диссертаций, он был научным консультантом при подготовке ряда успешно защищенных докторских диссертаций.

Вениамин Романович Микряков был членом Всероссийского общества гидробиологов, Научного совета РАН по гидробиологии и ихтиологии, Российской ассоциации аллергологов и клинических иммунологов (РААКИ), Всемирной аллергологической организации (WAO-IAACI), Европейской ассоциации ихтиопатологов (EAFP), секции по физиолого-биохимическим основам аквакультуры научного совета “Межведомственная ихтиологическая комиссия” при Федеральном агентстве по рыболовству, паразитологического общества РАН, Ярославского регионального отделения Общероссийской общественной организации “Российское профессорское собрание”. Мудрый взгляд и богатый опыт Вениамина Романовича помогали в работе Ученого совета ИБВВ РАН, его мнение всегда имело большой вес в ходе заседаний Диссертационного совета при Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина.

Большой труд Вениамина Романовича получил высокую оценку, он был лауреатом премии им. И.Д. Папанина, его работы отмечены правительственными наградами и медалями – “За доблестный труд”, “Ветеран труда”, “В честь 250-летия Академии наук” и бронзовой медалью ВДНХ.

Вениамин Романович Микряков был блестящим ученым, доброжелательным и интеллигентным человеком, интересным собеседником и хорошим семьянином. Ему были свойственны отзывчивость, порядочность, добросовестность, сердечность, увлеченность работой, любовь к науке, уважительное отношение к своим учителям и ученикам, великолепное чувство юмора.

Уход Вениамина Романовича – тяжелая утрата для родственников, друзей, коллег и учеников. Память о В.Р. Микрякове навсегда сохранится в сердцах тех, кто общался и работал с этим прекрасным человеком, а его труды на долгие годы останутся проводниками в мир иммунологии гидробионтов.

*Коллектив сотрудников Института биологии  
внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН*



Научное издание

**Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,  
вып. 92(95), 2020 г.**

*Рекомендуемый вариант цитирования статей:*

... // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 2020, Вып. 92(95). С. ...

*Recommended option for citing articles:*

... // Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, 2020. Is. 92(95). P. ...

Подписано в печать 20.12.2020. Формат 60×90 1/8.

Усл. печ. л. 15,5. Заказ № 21032. Тираж 150 экз.

Отпечатано с готового оригинал-макета в типографии ООО «Филигрань»  
150049, г. Ярославль, ул. Свободы, 91, [pechataet@bk.ru](mailto:pechataet@bk.ru)