

**МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК**



**ИБВВ РАН**



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

**ВЫПУСК 95(98)**

**2021**

**ИЮЛЬ – СЕНТЯБРЬ**

Выходит 4 раза в год

п. Борок

2021

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

**THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES**



**IBIW RAS**



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

**ISSUE 95(98)**

**2021**

**JULY – SEPTEMBER**

The journal is published quarterly

Borok

2021

УДК 574(28)

ББК 28.081

T78

**Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН.** – Борок : ИБВВ РАН – 2021. – Вып. 95 (98) – 98 с.

**Редакционная коллегия:**

*С. А. Поддубный (гл. редактор), д.г.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия*

*А. В. Крылов (зам. гл. редактора), д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия*

*А. А. Бобров, к.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия*

*Б. К. Габриелян, д.б.н., проф., НАН РА НЦ ЗГЭ, Ереван, Армения*

*Ю. В. Герасимов, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия*

*А. Н. Дзюбан, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия*

*Хай Доан Нё, д.ф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам*

*В. Т. Комов, д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия*

*В. И. Лазарева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия*

*Н. М. Минеева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия*

*Лам Нгуен Нгок, д.ф., проф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам*

*А. А. Протасов, д.б.н., проф., ИГБ НАНУ, Киев, Украина*

*К. Робинсон, д.ф., EAWAG, Цюрих, Швейцария*

*В. П. Семенченко, д.б.н., чл.-кор. НПЦ НАН по биоресурсам, Минск, Беларусь*

*И. Л. Голованова, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия*

*Ю. С. Даценко, д.г.н., МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия*

*М. М. Трофимчук, к.б.н., Гидрохимический институт, Ростов-на-Дону, Россия*

Ответственный редактор: **А. В. Крылов**

Ответственный секретарь **А. А. Сажнева**

**ISSN 0320-3557 Print**

**ISSN 2712-8377 Online**

*Учредитель (адрес):* Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук (152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, д. 109, ИБВВ РАН; Телефон/факс: (48547)24042; e-mail: adm@ibiw.ru).

*Издатель (адрес):* Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук (152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, д. 109, ИБВВ РАН; Телефон/факс: (48547)24042; e-mail: adm@ibiw.ru).

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

© ИБВВ РАН, 2021 г.

**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: **A. V. Krylov**

Coordinating editor: **A. A. Sazhneva**

**ISSN 0320-3557 Print**  
**ISSN 2712-8377 Online**

*Founder (address):* Federal State Budgetary Scientific Institution, the Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences (152742, Yaroslavl oblast, Nekouz region, Borok, 109, IBIW RAS;  
*Phone/fax:* (48547)24042; *e-mail:* adm@ibiw.ru).

*Publisher (address):* Federal State Budgetary Scientific Institution, the Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences (152742, Yaroslavl oblast, Nekouz region, Borok, 109, IBIW RAS;  
*Phone/fax:* (48547)24042; *e-mail:* adm@ibiw.ru).

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

## СОДЕРЖАНИЕ

### Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

*А. А. Евсеева*

ЗООБЕНТОС ВОДОТОКОВ БАССЕЙНА РЕКИ БУХТАРМА (ВЕРХНИЙ ИРТЫШ, ЮГО-ЗАПАДНЫЙ АЛТАЙ) НА РЕФЕРЕНТНЫХ УЧАСТКАХ И В ИМПАКТНОЙ ЗОНЕ .....	7
---	---

*Н. Г. Шевелева*

ФОРМИРОВАНИЕ ЗООПЛАНКТОНА БОГУЧАНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В ПЕРИОД ЕГО ЗАПОЛНЕНИЯ .....	25
--	----

### Биология и экология водных и прибрежно-водных растений

*Д. С. Мосеев, А. В. Крашенинников, А. В. Брагин, А. В. Лохов*

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОСТИ КРУПНЫХ ОЗЕР ОНЕЖСКОГО ПОЛУОСТРОВА (НА ПРИМЕРЕ ОЗЕР МУРАКАНСКОЕ И БОЛЬШОЕ ВЫГОЗЕРО) .....	41
---	----

### Биология, морфология и систематика гидробионтов

*И. О. Толченникова, И. С. Антонова*

К ВОПРОСУ О МОРФОЛОГИИ ГЕНЕРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ <i>MYRICA GALE</i> L. ....	52
---	----

*Е. А. Андриянова, О. А. Мочалова*

ПОЛИПЛОИДИЯ У ВОДНЫХ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ .....	63
---	----

### Биоиндикация и биотестирование

*Т. Г. Шихова, А. Е. Скопин, Р. Г. Большаков*

ЗООИНДИКАЦИЯ ВОДОЕМОВ НА ТЕРРИТОРИИ НЕФТЯНЫХ МЕСТОРОЖДЕНИЙ БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ .....	83
--	----

### Памяти наших коллег

ПАМЯТИ ВЛАДИМИРА БОРИСОВИЧА ВЕРБИЦКОГО .....	95
--	----

# CONTENTS

## Zooplankton, zoobenthos, zooperiphyton

*A. A. Evseeva*

ZOOBENTHO OF BASIN WATERCOURSES OF THE RIVER BUKHTARMA (UPPER IRTYSH, SOUTH-WESTERN ALTAI) ON REFERENCE SITES AND IN THE IMPACT ZONE .....	7
--	---

*N. G. Sheveleva*

FORMATION OF ZOOPLANKTON IN THE BOGUCHANY RESERVOIR DURING ITS FILLING .....	25
--	----

## Biology and ecology of aquatic and coastal aquatic plants

SPATIAL STRUCTURE OF VEGETATION OF LARGE LAKES OF THE ONEGA PENINSULA (ON THE EXAMPLE OF MURAKANSKOE AND BOLSHOE VYGOZERO LAKE) .....	41
---	----

## Biology, morphology and taxonomy of aquatic organisms

*I. O. Tolchennikova, I. S. Antonova*

TO THE QUESTION OF MORPHOLOGY OF <i>MYRICA GALE</i> L. GENERATIVE PLANTS ....	52
---	----

*E. A. Andriyanova, O. A. Mochalova*

POLYPLOIDY OF NORTH EAST ASIA AQUATIC AND SEMIAQUATIC VASCULAR PLANTS .....	63
---	----

## Bioindication and biotesting

*T. G. Shikhova, A. E. Scopin, R. G. Bolshakov*

ZOOINDICATION OF WATER BODIES WITHIN PETROLEUM INDUSTRIAL TERRITORIES OF THE BOLSHEZEMELSKAYA TUNDRA .....	83
--	----

## In memory of our colleagues

IN MEMORY OF VLADIMIR BORISOVICH VERBITSKY .....	95
--	----

## Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

УДК 581.526.323.2

### ЗООБЕНТОС ВОДОТОКОВ БАСЕЙНА РЕКИ БУХТАРМА (ВЕРХНИЙ ИРТЫШ, ЮГО-ЗАПАДНЫЙ АЛТАЙ) НА РЕФЕРЕНТНЫХ УЧАСТКАХ И В ИМПАКТНОЙ ЗОНЕ

А. А. Евсеева

*Ханты-Мансийский отдел Тюменский филиал ФГБНУ "ВНИРО" ("Госрыбцентр")  
628002 г. Ханты-Мансийск, ул. Гагарина 190В, e-mail: annaeso@mail.ru*

Поступила в редакцию 15.08.2020

Описаны состав, структура и пространственное распределение зообентоса водотоков бассейна р. Бухтарма, приведены количественные показатели бентоса нижнего течения р. Бухтарма. Преобладание насекомых из отрядов поденок, ручейников и веснянок характерно для водотоков бассейна р. Бухтарма и связано с наличием в реках каменистых грунтов, быстрым течением, умеренно-холодноводным температурным режимом и высоким содержанием в воде кислорода – факторов, наиболее благоприятных для этих групп беспозвоночных. Дана оценка экологического состояния поверхностных вод исследованных водотоков с помощью методов биоиндикации, использованы биотические индексы TBI, BMWP, ASPT, EPT. Таксономический состав на каждом из исследованных водотоков и участков рек сформирован в соответствии с совокупностью особенностей экологических условий, связанных с природными и антропогенными факторами. Установлено, что водотоки на референтных участках возможно использовать в качестве эталонных согласно требований Европейской Рамочной водной директивы, также приведена характеристика инвариантных состояний биоценозов нижнего течения р. Бухтарма в импактной зоне с помощью критериев системы экологических модуляций В.А. Абакумова.

*Ключевые слова:* бентос, Верхний Иртыш, водоток, референтные участки, биоиндикация.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-66-83

#### ВВЕДЕНИЕ

Юго-западный Алтай (Рудный Алтай) относится к старейшим горнорудным районам, на его территории ведется активная добыча медных, свинцовых руд, золота и серебра. Деятельность горнодобывающих предприятий является одним из наиболее значимых факторов трансформации как наземных, так и водных экосистем горных территорий. В результате такого воздействия возникают техногенные формы рельефа, трансформируется водный сток рек региона, ухудшается качество поверхностных вод, в том числе, и в результате поступления в водные объекты высокотоксичных для живых организмов соединений тяжелых металлов.

Восточный Казахстан – центр цветной металлургии. Исторически и из-за технологической необходимости сложилось так, что все объекты горного, обогащательного и металлургического производства, а также предприятия теплоэнергетики сконцентрированы на берегах рек. Именно поэтому наиболее существенной проблемой бассейна р. Бухтарма является промышленное загрязнение сбросами сточных и шахтных вод. Загрязнение приводит к серьезным изменениям физико-химических свойств воды, отражающихся на состоянии гидробионтов водоема. Это в свою очередь ведет к деградации водных экосистем. Относительно не-

изменные водотоки сохраняются в основном в предгорьях и горах.

Как ранее отмечалось, при горнодобывающей деятельности медь и цинк являются наиболее распространенными факторами загрязнения водоемов тяжелыми металлами, вызывая структурные изменения водных экосистем, в том числе и трансформацию их донных сообществ. Наиболее значимыми эффектами тяжелых металлов для сообществ макробеспозвоночных являются: снижение видового богатства и разнообразия, уменьшение доли наиболее чувствительных групп макробеспозвоночных (веснянок, поденок, ручейников), замедление развития и продуктивности донных сообществ [Maret et al., 2003; Morgen, Trumble, 2010; Qu et al., 2010]. Показатели видового богатства имеют некоторые преимущества перед другими биоиндикационными показателями, связанные с его универсальностью, независимостью от наличия индикаторных таксонов. При этом снижение видового богатства макробеспозвоночных при загрязнении водоемов тяжелыми металлами не зависит от типа водного объекта и отмечается не только на территории Казахстана, но и в водных объектах всего мира: водотоках Китая [Qu et al., 2010], Чили [Alvial, 2012], США [Maret et al., 2003], Японии [Iwasaki et al., 2009], Боли-

вии [Smolders et al., 2003], Великобритании [Stockdale et al., 2009]. Различные металлы и их сочетания оказывают схожий негативный эффект на видовое богатство [Morgen, Trumble, 2010; Malaj et al., 2012], что делает этот показатель перспективным в оценке экологического состояния водотоков наряду с другими биотическими индексами. Однако существенные вариации видового богатства рек, различающихся по их положению в речной системе, размеру, гидрологическим и другим естественным факторам формирования зооценозов, затрудняют определение класса качества воды и требуют разработки региональных шкал качества по этому параметру, а также использования большого объема данных для определения фоновых значений видового богатства для рек разного типа [Яныгина, Евсеева, 2018 (Yanygina, Evseeva, 2018)].

Биологическое разнообразие – главное условие устойчивости всей жизни на Земле. Биологическое разнообразие – это главный природный показатель, поддерживающий основные функции биосферы и обеспечивающий ее регенерацию, устойчивость к негативным природным и антропогенным воздействиям. Горные экосистемы характеризуются более высокими, по сравнению с равнинными территориями, показателями биоразнообразия, что, вероятно, связано с большим разнообразием природных условий в горах, мозаичностью местообитаний [Биоразнообразие..., 2006 (Bioraznoobrazie ..., 2006)].

Алтае-Саянский регион занимает трансграничное положение на стыке границ четырех стран – России, Казахстана, Монголии и Китая. В целях сохранения биологического и ландшафтного разнообразия в Алтае-Саянской горной стране создано большое количество особо охраняемых природных территорий различного ранга, в Казахстане это Катон-Карагайский го-

сударственный национальный природный парк (ККГНПП), территория которого входит в состав трансграничного биосферного резервата “Большой Алтай”. Трансграничный биосферный резерват “Большой Алтай” занимает площадь 795200 га в пределах нескольких горных хребтов – Катунский, Листвяга, Южный Алтай, Тарбагатай и Сарым-Сакты.

В целом, Алтае-Саянская горная страна представляет особый интерес в изучении и сохранении биоразнообразия как один из наиболее богатых в таксономическом отношении регионов мира. Высокая значимость Алтае-Саянской горной страны подчеркивается его включением Всемирным фондом дикой природы в список 200 территорий мира, в которых сосредоточено более 90% биоразнообразия планеты. В число основных угроз биоразнообразию, в том числе и горных территорий, входят загрязнение окружающей среды, изменение и разрушение местообитаний. Алтае-Саянская горная страна в целом относится к территориям, наименее измененным в результате хозяйственной деятельности человека. Однако отдельные ее участки испытывают интенсивные антропогенные модификации, что несет угрозу сохранения биоразнообразия [Яныгина, Евсеева, 2018 (Yanygina, Evseeva, 2018)].

Для оценки возможных изменений, предотвращения негативных последствий и сохранения биоразнообразия региона необходимо проведение исследований по оценке и выявлению особенностей динамики разнообразия на референтных участках, а также и на участках, подверженных антропогенной нагрузке.

Цель данной работы – изучение видового богатства зообентоса водотоков бассейна р. Бухтарма (Юго-Западный Алтай) и оценка особенностей его трансформации в зоне деятельности горнодобывающих предприятий.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводили в 2007–2019 гг. Было обследовано 12 водотоков, на 16 станциях отобрано 213 качественных и 42 количественных проб зообентоса. Референтные участки бассейна р. Бухтарма (р. Бухтарма (с. Берель), р. Белая Берель, р. Большой Кокколь, р. Язовая, р. Сахатушка, р. Арасан, р. Сарымсакты, р. Черновая, р. Таутекели, р. Чиндагатуй, р. Тургусун, р. Щебнюшка) обследовали эпизодически (табл. 1). Результаты изучения зообентоса некоторых водотоков ККГНПП в период 2009–2011 гг. опубликованы в ряде статей [Евсеева, 2014, 2016 (Evseeva, 2014, 2016); Евсеева, Кушникова, 2016 (Evseeva, Kushnikova, 2016)].

На участке р. Бухтарма в районе с. Малеевск и с. Зубовка исследования проводили в 2007–2018 гг. ежегодно в период открытой воды с апреля по октябрь в рамках мониторинга качества поверхностных вод согласно Программе Комплексной лаборатории оценки качества окружающей среды “Казгидромет” по Восточно-Казахстанской области.

Отбор и обработку проб макрозообентоса проводили в соответствии с методикой, изложенной в “Руководстве по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем” [Руководство..., 1992 (Rukovodstvo..., 1992)].



**Таблица 1.** Характеристика станций отбора проб зообентоса водотоков бассейна р. Бухтарма**Table 1.** Characteristics of zoobenthos sampling stations in the Bukhtarma river basin

№	Водоток Watercourse	Годы исследований Years of research	Место отбора проб The location of the sampling
1	р. Большой Кокколь	2011 г.	1.0 км выше Коккольского водопада
2	р. Белая Берель	2010–2011 г.	2.0 км ниже впадения р. Большой Кокколь
3		2009–2011 гг., 2016 г., 2018 г.	1.0 км выше с. Урыль
4	р. Язовая	2009–2011 гг., 2016 г., 2018 г.	4.0 км ниже каскада водопадов
5	р. Сахатушка	2011 г.	1.0 ниже берельских курганов
6	р. Чиндагатуй	2019 г.	0.7 км выше устья
7	р. Черновая	2016 г., 2018 г.	0.2 км выше с. Черновое
8	р. Арасан	2016 г., 2018 г.	1.0 км ниже оз. Рахмановское
9	р. Сарымсақты	2016 г., 2018 г.	1.8 км выше с. Катон-Карагай
10	р. Таутекели	2019 г.	1.5 км выше устья
11	р. Тургусун	2012 г.	в створе гидропоста
12	р. Щебнюшка	2012 г.	1.0 км выше впадения в р. Тургусун
13	р. Бухтарма	2011 г.	0.5 км выше с. Жамбыл
14		2009–2011 гг., 2016 г., 2018 г.	с. Берель, в створе гидропоста
15		2007–2018 гг.	0.3 км выше с. Малеевск
16		2007–2018 гг.	0.3 км ниже сбросов сточных вод обогатительной фабрики Зырянского свинцового комбината, 5.9 км ниже впадения р. Березовка

Количественные показатели исследовали только для двух створов р. Бухтарма в нижнем течении в период 2007–2009 гг. Количественные пробы зообентоса отбирали гидробиологическим скребком с режущей кромкой шириной 18 см, мельничный газ №23. На каждом участке пробы собирали с поверхности грунта полосой в 1 м пятикратно, площадь облова при этом составляла 0.9 м<sup>2</sup>. Животных выбирали в чашке Петри под биноклем и помещали в емкости с 4%-ным раствором формалина. В лаборатории беспозвоночных определяли до вида (кроме хирономид, идентифицированных до семейства, и водных клещей, идентифицированных до надсемейства) и взвешивали на аналитических электронных весах ALJ 220-4 фирмы “Kern” (Германия) с дискретностью отсчета 0.1 мг.

Определение видов проводили по соответствующим определителям. Точность определения варьировала в зависимости от степени изученности данной таксономической группы. Большая часть групп определена до видов или родов; большинство представителей личинок двукрылых (Chironomidae, Simuliidae и др.), личинок жуков – только до семейства. Поэтому согласно А.И. Баканова использовано понятие “низший определяемый таксон” (НОТ, называемый далее по тексту таксоном или видом) [Баканов, 1997 (Bakanov, 1997)].

Доминантов определяли по частоте встречаемости согласно предложенного ран-

жирования: константные – встречаемость более 50%, второстепенные – 25–50%, случайные – менее 25% [Баканов, 2005 (Bakanov, 2005)].

Сообщества макрозообентоса характеризовали следующими метриками: числом таксонов в пробе (S), биотическим индексом Вудивисса TBI, индексами BMWP, ASPT, EPT [Семенченко, 2004 (Semenchenko, 2004); Вшивкова, 2019 (Vshivkova, 2019)], а также численностью (N, экз./м<sup>2</sup>) и биомассой (B, г/м<sup>2</sup>), индексом видового разнообразия Шеннона-Уивера (H, бит/экз.). Индекс видового разнообразия рассчитывали по численности беспозвоночных. При оценке экологического состояния среды по индексу Шеннона использовали неравномерную шкалу, принимая для 1 класса (очень чистые) значения индекса >3; 2 класса (чистые) – 2.01–3.00; 3 класса (умеренно загрязненные) – 1.51–2.00; 4 класса (загрязненные) – 1.01–1.50; 5 класса (грязные) – 0.50–1.00; 6 класса (очень грязные) – <0.50 [Яныгина, 2014 (Yanygina, 2014)].

Краткая характеристика гидрохимического режима импактной зоны р. Бухтарма представлена по результатам анализа поверхностных вод сотрудниками Лаборатории мониторинга окружающей среды “Казгидромет по Восточно-Казахстанской области”. Приведенные предельно допустимые концентрации (ПДК) загрязняющих веществ рыбохозяйственного значения.

Краткая характеристика гидрологического режима исследованных рек. Бухтарма – река в Восточном Казахстане, крупный правый приток Иртыша. Ее длина 405 км, площадь бассейна 15485 км<sup>2</sup>, падение 2290 м. Исток в ледниках хребта Южный Алтай. По водоразделу проходит граница с Республикой Алтай в составе России. В верховьях р. Бухтарма – это горная река, текущая в узкой долине, в низовьях характер течения более спокойный. Средняя густота речной сети составляет от 0.30 км/км<sup>2</sup> на левобережье р. Бухтарма, до 0.70 км/км<sup>2</sup> на правобережье. Питание смешанное. Половодье весной и летом. Замерзает со второй половины ноября до апреля. Толщина льда достигает 50–80 см. Среднегодовой расход воды составляет 238 м<sup>3</sup>/с. Река Бухтарма имеет около 250 притоков, общей длиной около 800 км, на водосборе имеется 295 озер общей площадью 35 км<sup>2</sup> [Калачев, Лаврентьева, 1965 (Kalachev, Lavrent'eva, 1965)].

Река Белая Берель – правый приток р. Бухтарма. Длина реки 68 км, площадь бассейна около 1060 км<sup>2</sup>, падение 1454 м. Питается водами, вытекающими из ледников Катунского хребта Алтая. Белая Берель вытекает из-под ледников Большой Берельский (непосредственно на южном склоне массива Белуха) и Малый Берельский, на южном склоне Катунского хребта на Алтае. Высота точки, где соединяются ледники, составляет 2102 м. Река течет сначала на юго-запад, затем на юг.

Река Большой Кокколь – левый приток р. Белая Берель, длина 13 км. На р. Большой Кокколь имеется Коккольский водопад высотой 60 м. Река Язовая – правый приток р. Белая Берель, длина реки 32 км, площадь водосбора 192 км<sup>2</sup>. Река Арасан – левый приток р. Белая Берель, длина реки 19 км, площадь водосбора 115 км<sup>2</sup>.

Река Черновая – правый приток р. Бухтарма, длина реки 56 км, площадь водосбора 651 км<sup>2</sup>. Река Сахатушка – правый приток р. Бухтарма, длина 11 км, площадь водосбора 69 км<sup>2</sup>. Чиндагатуй (Шиндагатуй) – правый приток р. Бухтарма, протекает в Кош-Агачском районе Республики Алтай (Россия) и Катон-Карагайском районе Восточно-Казахстанской области (Казахстан). Длина реки составляет 34 км (из них на территории Казахстана 4.3 км). Берет начало на территории России, у горы Молибдек к югу от Алахинского озера. В верхней половине река течет между гор на юго-восток, в нижней – на юго-запад. Устьевая часть находится в Казахстане, где река разделяется на рукава и впадает в р. Бух-

тарма по правому берегу в 309 км от ее устья (в 32 км к востоку от села Аршаты).

Река Тургусун впадает с правого берега в р. Бухтарма, длина реки 32 км, площадь водосбора 1250 км<sup>2</sup>. Река Щебнюшка – левобережный приток р. Тургусун, длина 13 км, площадь водосбора 42 км<sup>2</sup>.

Река Сарымсакты – левый приток р. Бухтарма, начинается с высокогорного озера на одноименном хребте у подножия горы Кызылтас, длина 43 км, площадь водосбора 634 км<sup>2</sup>. Река Таутекели – левобережный приток р. Бухтарма, длина 14 км, площадь водосбора 95 км<sup>2</sup> [Калачев, Лаврентьева, 1965 (Kalachev, Lavrent'eva, 1965)].

Согласно классификации Л.М. Корытного [Корытный, 2001 (Korytnyj, 2001)] по длине и площади водосбора р. Бухтарма относится к категории “большая”, реки Белая Берель и Черновая – “средняя”, реки Язовая, Тургусун, Сарымсакты, Чиндагатуй – “малая”, реки Большой Кокколь, Арасан, Сахатушка, Щебнюшка, Таутекели – “очень малая”.

Таким образом, все исследованные реки типично горные, характеризующиеся весенними бурными паводками, растянутым половодьем, связанным с таянием снежников в горах, каменистыми грунтами, низкими температурами воды, высокими скоростями течения. Основные элементы русла данных водотоков – плесы, перекаты.

Антропогенное влияние на водотоки бассейна р. Бухтарма. Гидрохимический режим. Качество воды р. Бухтарма в большей степени формируется под воздействием сточных вод Зыряновского горно-обогатительного комплекса (ЗГОК). Отвалы горных пород бывшего Зыряновского рудника расположены в долине р. Березовка и захватывают водоохранную зону этой реки, что не соответствует современным требованиям к строительству экологически опасных объектов [Положение..., 1995 (Polozheniya..., 1995)]. Река Березовка впадает в р. Бухтарма по левому берегу в черте с. Малеевк.

Рудник Малевский расположен на правобережье р. Бухтарма. Производственные сточные воды, образующиеся в результате технологических операций (бурение шпуров, скважин, орошение горной массы, горных выработок и др.) и грунтовая вода, выделяющаяся при обнажении горных пород, транспортируются по трубопроводам через ствол шахты “Малеевская” на очистные сооружения шахтных вод Малеевского рудника. Хозяйственно-бытовые сточные воды рудника поступают на очистные сооружения Малеевского рудника. Смесь шахт-

ных и хозяйственных сточных вод Малевского рудника, очищенных на очистных сооружениях, сбрасывается самотеком по подземному коллектору до точки выпуска вод в р. Бухтарма. Выпуск сточных вод производится рассредоточено с правого берега р. Бухтарма [Мониторинг..., 2001 (Monitoring..., 2001)].

Приоритетными загрязнителями поверхностных вод р. Бухтарма являются цветные металлы медь, цинк, а также нефтепродукты.

Так, по данным Комплексной Лаборатории мониторинга окружающей среды “Казгидромет по Восточно-казахстанской области” в фоновом створе “0.3 км выше с. Лесная Пристань” в 2007–2018 гг. среднегодовые концентрации составили: меди 1.8 ПДК, цинка 0.6 ПДК, нефтепродуктов 1.3 ПДК, ХПК 7.1 мг/л, азота нитритного 0.3 ПДК. Максимальные концентрации составили: меди 3.0 ПДК, цинка 1.7 ПДК, нефтепродуктов 1.8 ПДК, ХПК 22.3 мг/л, азота нитритного 0.7 ПДК. Кислородный режим и БПК<sub>5</sub> в норме. Минерализация изменялась в пределах 73.5–179 мг/л. Качество поверхностных вод в этом створе соответствовало 2-му классу, воды чистые, среднее значение индекса ИЗВ составило 0.92. Поверхностные воды р. Бухтарма в створе “1.5 км ниже устья р. Березовка” в 2007–2018 гг. относились к 3-му классу качества, умеренно-загрязненные воды. Среднее значение индекса ИЗВ составило 1.81. Среднегодовые концентрации составили: меди 4.8 ПДК, цинка 2.4 ПДК, нефтепродуктов 1.1 ПДК, ХПК 9.4 мг/л, азота нитритного 0.5 ПДК. Максимальные концентрации составили: меди 14.0 ПДК, цинка 8.6 ПДК, нефтепродукты 1.6 ПДК, ХПК 28.7 мг/л, азота нитритного 1.7 ПДК. Кислородный режим в норме. Минерализация изменялась в пределах 92.5–277 мг/л.

Таким образом, река Бухтарма характеризуется как чистая, но после впадения р. Березовка класс качества уменьшается до умеренно-загрязненной. Это связано со сбросом недостаточно очищенных шахтных вод Греховского рудника и обогатительной фабрики ЗГОКа.

Бентофауна фоновых водотоков и участков. В составе зообентоса фоновых водотоков и референтных участков бассейна р. Бухтарма в 2009–2018 гг. было обнаружено ~114 НОТ, в том числе: отряд Plecoptera – 9 семейств (24 видов), отряд Ephemeroptera – 7 семейств (37 видов), отряд Trichoptera – 11 семейств (26 видов), отряд Diptera – 8 семейств (16 видов), отряд Coleoptera – 3 семейства (3 вида), класс

Mollusca – 4 семейства (6 видов), класс Oligochaeta, класс Crustacea, класс Arachnida (табл. 2).

Основу донных сообществ беспозвоночных исследованных рек составляют амфибиотические насекомые, доля поденок, веснянок и ручейников составила 77% (88 таксонов). Наиболее массовыми группами литореофильных животных являются личинки поденок сем. Heptageniidae, сем. Ephemerellidae, сем. Baetidae, личинки веснянок сем. Perlodidae, личинки ручейников сем. Rhyacophilidae и Limnephilidae. В составе фауны амфибиотических насекомых наиболее часто встречались веснянки *I. altaica*, поденки *E. lepnevae*, *E. thriacantha*, *E. pellucidus*, *R. grandifolia*, *B. pseudothermicus*, ручейники *B. americanus*, *G. altaicum*, *D. palatus*, род *Rhyacophila*.

Из интересных находок в р. Щербюха обнаружен вид личинки веснянки *Y. altaica* (сем. Peltoperlidae) открытый в 2003 г. Девятковым В.И. [2003 (Devyatkov, 2003)]. Данный вид эндемик Западного Алтая, обитатель ручьев и небольших горных рек, ранее отмечался только в бассейнах рек Уба и Ульба [Девятков, 2005 (Devyatkov, 2005)].

Впервые были обследованы донные сообщества рек Чиндагатуй и Таутекели. Фауна беспозвоночных данных водотоков вполне разнообразна и представлена амфибиотическими насекомыми, все обнаруженные виды обычны для водотоков бассейна р. Бухтарма.

Так, в составе зообентоса р. Таутекели было обнаружено 22 таксона, из них личинки веснянок – 4 (*I. altaica*, *A. deminuta*, *S. teleckojensis*, *Arcynopteryx* sp.), личинок поденок – 9 (*B. pseudothermicus*, *Baetis* sp., *E. pellucidus*, *E. thriacantha*, *E. lepnevae*, *E. ignita*, *N. chocolata*, *R. grandifolia*, *A. altaicus*), личинок ручейников – 4 (*B. americanus*, *D. palatus*, *C. nevae*, *G. altaicum*), личинки двукрылых – 4 (Orthocladinae sp., Diamesinae sp., Simuliidae sp., Limoniidae sp.), личинки жуков Elmidae sp.

Так, в составе зообентоса р. Чиндагатуй было определено 20 таксонов, из них личинки веснянок – 3 (*I. altaica*, *A. deminuta*, *H. lepnevae*), личинок поденок – 5 (*B. bicaudatus*, *B. fuscatus*, *Baetis* sp., *E. pellucidus*, *R. grandifolia*), личинок ручейников – 6 (*G. tungusensis*, *L. hirtum*, Limnephilidae sp., *R. impar*, *R. sibirica*, *G. altaicum*), личинки двукрылых – 6 (Orthocladinae sp., Diamesinae sp., Tanypodinae sp., Simuliidae sp., Blephariceridae sp., *D. bimaculata*).

**Таблица 2.** Таксономический состав макрозообентоса водотоков бассейна р. Бухтарма на референтных участках (ref) и в импактной зоне (Б1 и Б2)**Table 2.** Taxonomic composition of macrozoobenthos of the Bukhtarma river basin watercourses in the reference areas (ref) and in the impact zone (B1 and B2)

Таксон / Taxon	ref	Б1	Б2	Таксон / Taxon	ref	Б1	Б2
<b>Класс Oligochaeta</b>	–	+	+	<i>Diura majuscula</i> (Klapalek, 1912)	+	+	–
<b>Тип Моллюски (Mollusca)</b>				<i>D. nanseni</i> (Kempny, 1900)	+	–	–
<b>Класс Gastropoda</b>				<i>D. bicaudata</i> (Linnaeus, 1758)	–	+	+
<b>сем. Planorbidae</b>				<i>D. sp.</i>	+	–	–
<i>Anisus</i> sp.	+	–	–	<i>Pictetiella asiatica</i> Zwick & Levanidova, 1971	+	–	–
<b>Сем. Lymnaeidae</b>				<i>Levanidovia mirabilis</i> Teslenko et Zhiltzova, 1989.	–	+	–
<i>Radix auricularia</i> (Linnaeus, 1758)	–	+	+	<b>сем. Pteronarcyidae</b>			
<i>Galba truncatula</i> (O.F. Müller, 1774)	+	–	–	<i>Pteronarcys reticulata</i> (Burmeister, 1839)	+	+	–
<i>Lymnaeidae</i> sp.	+	–	–	<b>сем. Taeniopterygidae</b>			
<b>Класс Bivalvia</b>				<i>Taenionema japonicum</i> (Okamoto, 1922)	+	–	–
<b>Сем. Euglesidae</b>				<b>Отр. Heteroptera</b>			
<i>Euglesa</i> sp.	+	–	–	<b>сем. Aphelocheiridae</b>			
<b>сем. Sphaeriidae</b>				<i>Aphelocheirus nawae</i> Nawa, 1905	–	+	–
<i>Sphaerium</i> sp.	+	–	–	<b>сем. Corixidae</b>			
<b>Кл. Crustacea</b>				<i>Sigara limitata</i> (Fieber, 1848)	–	–	+
<b>Amphipoda</b>				<i>Micronecta</i> sp.	–	+	+
<b>сем. Gammaridae</b>				<b>сем. Nepidae</b>			
<i>Gammarus korbuensis</i> Martynov, 1930	+	+	+	<i>Nepa cinerea</i> (Linnaeus, 1758)	–	+	–
<i>G. lacustris</i> Sars, 1863	–	–	+	<b>Отр. Жесткокрылые, или жуки (Coleoptera)</b>			
<b>кл. Паукообразные (Arachnida)</b>				<b>сем. Dytiscidae</b>			
<b>отр. Acariformes</b>				<i>Oreodytes sanmarkii</i> (Sahlberg, 1926)	+	+	+
<i>Hydrachnidia</i> sp.	+	+	+	<i>Agabus</i> sp.	–	+	+
<b>Кл. Насекомые (Insecta)</b>				<b>сем. Hydraenidae</b>			
<b>Отр. Odonata</b>				<i>Hydraena</i> sp.	+	–	–
<b>сем. Calopterygidae</b>				<b>сем. Elmidae</b>			
<i>Calopteryx splendens</i> (Harris, 1782)	–	+	+	<i>Elmidae</i> sp.	+	+	–
<b>сем. Gomphidae</b>				<b>Отр. Ручейники (Trichoptera)</b>			
<i>Ophiogomphus cecilia</i> (Geoffroy in Fourcroy, 1785)	–	+	–	<b>сем. Ecnomidae</b>			
<b>Отр. Поденки (Ephemeroptera)</b>				<i>Ecnomus tenellus</i> (Rambur, 1842)	+		+
<b>Сем. Ameletidae</b>				<b>сем. Rhyacophilidae</b>			
<i>Ameletus altaicus</i> Kluge, 2007	+	+	–	<i>R. sibirica</i> McLachlan, 1879	+	+	+
<i>A. cedrensis</i> Sinitshenkova, 1977	+	–	–	<i>R. angulata</i> Martynov, 1910	+	–	–
<i>A. sp.</i>	+	+	+	<i>R. fasciata</i> Hagen, 1859	+	–	–
<b>сем. Siphonuridae</b>				<i>R. rectata</i> Martynov, 1914	+	–	–
<i>Siphonurus lacustris</i> Eaton, 1870	+	+	+	<i>R. impar</i> Martynov, 1914	+	+	–
<b>сем. Baetidae</b>				<i>R. sp.</i>	+	–	–
<i>Centroptilum luteolum</i> Müller, 1776		+	+	<b>сем. Arctopsychidae</b>			
<i>Baetis tuberculata</i> Kazlauskas, 1963	+			<i>Arctopsyche ladogensis</i> Kolenati, 1859	+	+	+
<i>B. feles</i> Kluge, 1980	–	+	+	<b>сем. Hydropsychidae</b>			
<i>B. fuscatus</i> (Linnaeus, 1761)	+	+	+	<i>Ceratopsyche nevae</i> Kolenati, 1858	+	+	+
<i>B. pseudothermicus</i> Kluge, 1983	+	+	–	<i>Hydropsyche angustipennis</i> (Pictet, 1834)	–		+
<i>B. vernus</i> Curtis, 1834	–	–	+	<i>H. pellucidula</i> (Curtis, 1834)	–	+	+
<i>B. rhodani</i> (Pictet, 1843)	+	–	–	<b>Сем. Stenopsychidae</b>			

Таксон / Taxon	ref	Б1	Б2	Таксон / Taxon	ref	Б1	Б2
<i>B. bicaudatus</i> Dodds, 1923	+	+	–	<i>Stenopsyche marmorata</i> Navas, 1920	+	+	+
<i>B. silvaticus</i> Kluge, 1983	+	–	–	<b>сем. Glossosomatidae</b>			
<i>B. oreophilus</i> Kluge, 1982	+	–	–	<i>Agapetus ochripes</i> Curtis, 1834	+	–	–
<i>B. sp.</i>	+	+	+	<i>Glossosoma altaicum</i> Martynov, 1914	+	+	+
<i>Cloeon dipterum</i> (Linnaeus, 1761)	+	–	+	<b>сем. Apatanidae</b>			
<b>сем. Heptageniidae</b>	–	–	–	<i>Apatania zonella</i> (Zetterstedt, 1840)	+	+	+
<i>Cinygma lyriforme</i> McDunnough, 1924	+	–	–	<b>сем. Limnephilidae</b>			
<i>C. sp.</i>	+	–	–	<i>Anabolia furcata</i> Brauer, 1857	+	–	–
<i>Rhithrogena sibirica</i> Brodsky, 1930	+	+	+	<i>A. laevis</i> (Zetterstedt, 1840)	+	–	–
<i>R. hirasana</i> Imanishi, 1935	+	+	–	<i>Asynarchus amurensis</i> (Ulmer, 1905)	+	–	–
<i>R. lepnevae</i> Brodsky, 1930	+	–	–	<i>A. lapponicus</i> (Zetterstedt, 1840)	+	–	–
<i>R. cava</i> Ulmer, 1927	+	–	+	<i>Chaetopteryx sahlbergi</i> McLachlan, 1876	+	–	–
<i>R. grandifolia</i> Tshernova, 1952	+	+	–	<i>Dicosmoecus palatus</i> (McLachlan, 1872)	+	–	–
<i>R. sp.</i>	+	–	–	<i>Hydatophylax nigrovittatus</i> (McLachlan, 1872)	+	–	–
<i>Heptagenia sulfurea</i> (Muller, 1776)	+	+	+	<i>Halesus tessellatus</i> (Rambur, 1842)	+		
<i>H. flava</i> Rostock, 1878	–	–	+	<i>Limnephilus stigma</i> Curtis, 1834	+		
<i>H. sp.</i>	+	–	–	<i>L. centralis</i> Curtis, 1834		+	+
<i>Epeorus pellucidus</i> Brodsky, 1930	+	+	+	<i>L. sp. (juv)</i>	+	+	–
<i>E. maculatus</i> (Tshernova, 1949)		+		<b>сем. Goeridae</b>			
<i>E. alexandri</i> Kluge et Tiunova, 1989	+	+	–	<i>Goera tungusensis</i> Martynov, 1909	+	+	–
<i>Ecdyonurus aspersus</i> (Kluge, 1980)	+	–	+	<b>сем. Lepidostomatidae</b>			
<i>E. inversus</i> Kluge, 1980	–	+	–	<i>Lepidostoma hirtum</i> (Fabr., 1775)	+	+	+
<b>сем. Leptophlebiidae</b>				<b>сем. Leptoceridae</b>			
<i>Choroterpes altiocolus</i> Kluge, 1984	+	+	–	<i>Athripsodes cinereus</i> (Curtis, 1834)	–	–	+
<i>Neoleptophlebia chocolata</i> Imanishi, 1937	+	–	+	<i>A. sp.</i>	–	+	+
<i>Leptophlebia strandii</i> Eaton, 1901	–	+	–	<i>Mystacides dentatus</i> Martynov, 1924	–	–	+
<b>сем. Potamanthidae</b>				<i>M. sp.</i>	–	+	+
<i>Potamanthus luteus</i> (Linnaeus, 1767)	–	+	+	<i>Oecetis testacea</i> Curtis, 1834	–	–	+
<b>сем. Ephemerellidae</b>				<i>O. sp.</i>	–	+	+
<i>Ephemerella lepnevae</i> Tshernova, 1949	+	+	+	Leptoceridae sp.	–	–	+
<i>E. triacantha</i> Tshernova, 1967	+	+	+	<b>сем. Molannidae</b>			
<i>E. kozhovi</i> Bajkova, 1967	+	–	–	<i>Molanna angustata</i> (Curtis, 1834)	–	–	+
<i>E. ignita</i> Poda, 1761	+	+	+	<b>сем. Brachycentridae</b>			
<i>E. lenoki</i> (Tshernova, 1952)	–	+	+	<i>Brachycentrus americanus</i> (Banks, 1899)	+	+	+
<i>E. nuda</i> Tshernova, 1949	+	+	+	<b>Отр. Двукрылые (Diptera)</b>			
<i>E. setigera</i> Bajkova, 1967	+	+	+	<b>сем. Tipulidae</b>			
<i>E. aurivillii</i> Bengtsson, 1908	+	+	+	<i>Tipula sp.</i>	+	+	+
<i>E. sp.</i>	+	–	–	<b>сем. Pediciidae</b>			
<b>сем. Ephemeridae</b>				<i>Dicranota bimaculata</i> Schummel, 1829	+	–	–
<i>Ephemera sachalinensis</i> Matsumura, 1911	+	+	+	<b>сем. Limoniidae</b>			
<b>сем. Caenidae</b>				<i>Hexatoma sp.</i>	–	+	+
<i>Caenis rivulorum</i> Eaton, 1884	+	–	–	<i>Scleroprocta sp.</i>	+	–	–
<b>Отр. Веснянки (Plecoptera)</b>				<i>Antocha vitripennis</i> Meigen, 1830	–	+	+
<b>сем. Nemouridae</b>				<i>Eriocera sp.</i>	–	+	+
<i>Amphinemura borealis</i> (Morton, 1894)	+	–	–	<b>сем. Dixidae</b>			
<i>Nemoura sp.</i>	+	+	+	<i>Paradixa sp.</i>	–	+	+

Таксон / Taxon	ref	Б1	Б2	Таксон / Taxon	ref	Б1	Б2
<b>сем. Capniidae</b>				<b>сем. Athericidae</b>			
<i>Capnia nigra</i> (Pictet, 1833)	–	+	–	<i>Atherix ibis</i> (Fabricius, 1798)	–	+	+
<i>C. sp.</i>	–	–	+	<b>сем. Deuterophlebiidae</b>			
<b>сем. Leuctridae</b>				<i>Deuterophlebia sajanica</i> Jedlicka & Halgos, 1981	+	+	–
<i>Leuctra fusca</i> Linne, 1758	+	–	+	<b>сем. Blephariceridae</b>			
<b>сем. Chloroperlidae</b>				<i>Blepharicera sp.</i>	+	+	–
<i>Alloperla deminuta</i> Zapekina-Dulkeit, 1970	+	+	–	<i>Blepharicera asiatica</i> (Brodskij, 1930)	+	–	–
<i>Haploperla lepnevae</i> Zapekina-Dulkeit, 1971	+	–	+	<b>сем. Simuliidae</b>			
<i>Suwalia teleckoejensis</i> (Šamal, 1939)	+	+	–	<i>Simuliidae sp.</i>	+	–	–
<i>Triznaka longidentata</i> (Rausser, 1986)	+	–	–	<b>сем. Ceratopogonidae</b>			
<b>сем. Perlidae</b>				<i>Ceratopogonidae sp.</i>	+	+	–
<i>Kamimuria exilis</i> (McLachlan, 1872)	+	+	–	<b>сем. Tabanidae</b>			
<i>Paragnetina flavotincta</i> (McLachlan, 1872)	+	+	–	<i>Tabanus sp.</i>	–	+	+
<i>Agneta extrema</i> Navas, 1912	+	+	–	<b>сем. Chironomidae</b>			
<i>A. brevipennis</i> Navás, 1912	–	+	–	<i>Arctopelopia sp.</i>	+	–	–
<b>сем. Pteronarcyidae</b>				<b>п/сем. Orthoclaadiinae</b>			
<i>Pteronarcys reticulata</i> (Burmeister, 1839)	+	+	+	<i>Orthoclaadiinae sp.</i>	+	+	+
<b>сем. Peltoperlidae</b>				<b>п/сем. Diamesinae</b>			
<i>Yoraperla altaica</i> Devyatkov, 2003	+	–	–	<i>Pagastia sp.</i>	+	–	–
<b>сем. Perlodidae</b>				<i>Diamesinae sp.</i>	+	–	–
<i>Megarcys ochracea</i> Klapalek, 1912	+	–	–	<b>п/сем. Prodiamesinae</b>			
<i>Skwala pusilla</i> Klapalek, 1912	+	+	+	<i>Prodiamesa olivacea</i> (Meigen, 1818)	+	–	–
<i>Arcynopteryx polaris</i> Klapalek, 1912	+	+	–	<i>Prodiamesinae sp.</i>	+	–	–
<i>Isoperla altaica</i> Samal, 1939	+	–	–	<b>п/сем. Tanypodinae sp.</b>	–	+	+
<i>I. asiatica</i> Rausser, 1968.	–	+	–	<b>п/сем. Chironominae</b>	+	+	+
<i>I. lunigera</i> (Klapalek, 1923)	–	+	+	<i>Polypedilum sp.</i>	+	–	–

Наибольшее таксономическое богатство присуще донным биоценозам р. Язовая. Здесь было отмечено 42 таксона макробеспозвоночных, доля оксиреофильных видов (ЕРТ) составила 71%.

При оценке качества вод по биотическому индексу Вудивисса было установлено, что вода референтных водотоков бассейна р. Бухтарма относится к I–II классу – очень чистая – чистая (табл. 3).

Значения индекса BMWP варьировали в пределах 68–168, в среднем составив 120, что соответствует категории “очень хорошее качество воды” [Семенченко, 2004 (Semenchenko, 2004)]. Значение индекса ASPT во всех случаях было выше 5.0, что указывает на “прекрасное качество вод”. Показатель ЕРТ не имеет бальной градации качества воды, однако является весьма чувствительным к различного рода загрязнениям, его значение для очень чистых вод колеблется в пределах от 12 до 14 видов. Индекс ЕРТ (% ЕРТ) представляет собой долю таксонов ЕРТ по отношению к общему числу таксонов. Большая доля ЕРТ свидетельствует о высоком качестве воды. Значение индекса ЕРТ варьировало в пределах от 5 до 18, в среднем составив 13.

Доля оксиреофильных ЕРТ-таксонов варьировала в пределах 50–100%, в среднем, по

водотокам составив 74%, очень хорошее качество воды [Вшивкова, 2019 (Vshivkova, 2019)].

**Зообентос р. Бухтарма в импактной зоне.** Отбор проб в импактной зоне проводили на 2 станциях, сбор и обработку гидробиологических проб осуществляли в рамках госпрограммы мониторинга качества поверхностных вод, проводимого филиалом “Казгидромет” по Восточно-Казахстанской области: “0.3 км выше с. Малеевск” (Б1) и “0.3 км ниже сбросов сточных вод обогатительной фабрики Зыряновского свинцового комбината” (Б2). Створ на р. Бухтарма, расположенный 0.3 км выше с. Малеевск является эталонным для мониторинга качества поверхностных вод на р. Бухтарма [Евсеева, Кушникова, 2017 (Evseeva, Kushnikova, 2017)].

Бентофауна р. Бухтарма в импактной зоне вполне разнообразна и представлена типичными реофильными видами. В составе зообентоса на импактных участках в 2007–2018 гг. было зарегистрировано 104 НОТ донных беспозвоночных, из них личинок веснянок – 22, личинок поденок – 33, личинок ручейников – 23, личинок двукрылых – 13, жуки – 3, а также личинки стрекоз, моллюски, клопы, гаммарусы, гидракарины и олигохеты (табл. 2).

**Таблица 3.** Структурные характеристики развития донных сообществ зообентоса фоновых водотоков бассейна р. Бухтарма в 2009–2019 гг.**Table 3.** Structural characteristics of the development of bottom communities of zoobenthos in the background water-courses of the Bukhtarma river basin in 2009–2019

Водоток / створ Watercourse / target	Годы Years	S <sub>в пробе</sub> S <sub>in sample</sub>	EPT	% EPT	TBI	BMWP	ASPT
р. Большой Кокколь	2011 г.	16	11	69	10.0	135	8.4
р. Белая Берель (2.0 км ниже впадения р. Большой Кокколь)	2010 г.	10	5	50	8.0	68	6.8
	2011 г.	13	10	77	8.5	99	8.0
	<b>среднее</b>	<b>13</b>	<b>9</b>	<b>65</b>	<b>8.8</b>	<b>100</b>	<b>7.7</b>
р. Белая Берель (с. Урыль)	2009 г.	17	13	76	10.0	127	7.5
	2010 г.	12	7	58	9.0	75	6.3
	2011 г.	18	13	72	10.0	124	6.9
	2016 г.	16	11	69	10.0	102	6.4
	2018 г.	17	13	76	10.0	112	6.6
	<b>среднее</b>	<b>16</b>	<b>11</b>	<b>70</b>	<b>9.8</b>	<b>108</b>	<b>6.7</b>
р. Язовая	2009 г.	21	15	71	10.0	133	6.3
	2010 г.	17	14	82	10.0	129	7.6
	2011 г.	19	14	74	10.0	124	6.5
	2018 г.	16	11	69	10.0	108	6.7
	<b>Среднее</b>	<b>18</b>	<b>14</b>	<b>74</b>	<b>10.0</b>	<b>123</b>	<b>6.8</b>
р. Сарымсақты	2016 г.	13	11	85	9.0	96	7.4
	2017 г.	26	18	69	10.0	168	6.5
	2018 г.	25	16	64	10.0	163	6.6
	<b>Среднее</b>	<b>21</b>	<b>15</b>	<b>73</b>	<b>9.7</b>	<b>142</b>	<b>6.8</b>
р. Арасан	2016 г.	21	16	76	10.0	156	7.4
	2018 г.	19	15	79	10.0	152	8.0
	<b>Среднее</b>	<b>20</b>	<b>16</b>	<b>78</b>	<b>10.0</b>	<b>154</b>	<b>7.7</b>
р. Черновая	2016 г.	20	14	70	10.0	131	6.5
	2018 г.	26	18	69	10.0	169	6.5
	<b>Среднее</b>	<b>23</b>	<b>16</b>	<b>70</b>	<b>10.0</b>	<b>150</b>	<b>6.5</b>
р. Чиндагатуй	2019 г.	20	14	70	10.0	128	6.4
р. Таутекели	2019 г.	22	17	77	10.0	168	7.6
р. Сахатушка	2011 г.	19	13	68	10.0	132	6.9
р. Тургусун	2012 г.	11	11	100	9.0	97	8.8
р. Щебнюшка	2012 г.	10	7	70	8.0	76	7.6
р. Бухтарма (с. Жамбыл)	2011 г.	13	10	77	9.0	86	6.6
р. Бухтарма (с. Берель)	2009 г.	18	12	67	10.0	116	6.4
	2010 г.	13	10	77	10.0	82	6.3
	2011 г.	14	10	71	9.0	105	7.5
	2016 г.	11	9	82	9.0	96	8.7
	2018 г.	15	11	73	9.0	109	7.3
	<b>Среднее</b>	<b>14</b>	<b>10</b>	<b>74</b>	<b>9.4</b>	<b>102</b>	<b>7.2</b>
<b>Среднее по референтным</b>	<b>–</b>	<b>17</b>	<b>13</b>	<b>74</b>	<b>9.5</b>	<b>120</b>	<b>7.2</b>

За период 2007–2018 гг. на створе, расположенном выше сбросов сточных вод ЗГОК в составе донных сообществ зообентоса зафиксировано 86 НОТ беспозвоночных: из них личинок веснянок – 19, личинок поденок – 27, личинок ручейников – 16, личинок двукрылых – 13, жуки – 3, клопы – 2, личинки стрекоз – 2, моллюски, гаммарусы, гидракарини и олигохеты – по 1 таксону.

Основу биоценозов составляли оксиреофильные беспозвоночные – индикаторы чистых вод, доля EPT – 72% (62 таксона). По частоте встречаемости преобладали личинки веснянок *P. reticulata*, *S. pusilla*, *H. lepnevae*, личинки поденок *E. vulgata*, *H. sulfurea*, *E. pellucidus*,

*E. thriacantha*, *E. ignita*, сем. Baetidae, личинки ручейников *H. angustipennis*, сем. Limnephilidae, двукрылые сем. Chironomidae, сем. Limoniidae. Из 104 НОТ макробеспозвоночных зафиксированных в р. Бухтарма в импактной зоне 30 встречаются только на данном створе Б1.

На втором створе Б2 ниже впадения р. Березовка значительного снижения таксономического разнообразия зообентоса не наблюдалось, однако изменяется его состав. Здесь за весь период исследования в 2007–2018 гг. было зарегистрировано 72 НОТ: из них личинок веснянок – 9, личинок поденок – 24, личинок ручейников – 20, личинок двукрылых – 10, жуки, клопы, гаммарусы –

по 2 таксона, личинки стрекоз, моллюски, гидракарины и олигохеты – по 1 таксону. Доля оксифильных видов (ЕРТ) составила 74% (53 таксона). Однако по частоте встречаемости доминировали таксоны, переносящие загрязнение – это личинки двукрылых п/сем. Chironominae, сем. Tabanidae, сем. Limoniidae, некоторые виды личинок поденок сем. Baetidae, ручейники *C. nevae*, клопы сем. Corixidae. На втором створе Б2 определено 13 таксонов, не встречающихся на первом.

**Таблица 4.** Характеристики развития донных сообществ зообентоса на станциях мониторинга р. Бухтарма в 2007–2018 гг.

**Table 4.** Characteristics of the development of bottom communities of zoobenthos at the monitoring stations of the Bukhtarma river in 2007–2018

Створ Target	Годы	S <sub>общее</sub> S <sub>general</sub>	S <sub>в пробе</sub> (среднее) S <sub>in the sample</sub> (average)	ЕРТ	% ЕРТ	H, бит/экз bits/ind	N, экз./м <sup>2</sup> ind./m <sup>2</sup>	B, г/м <sup>2</sup> g/m <sup>2</sup>	TBI	BMWP	ASPT
“0.3 км выше с. Малеевск” Б1	2007	27	10	9	75	2.10	33.1	0.310	6.8	46	7.4
	2008	42	13	10	85	3.10	65.7	0.621	8.5	97	7.8
	2009	54	17	13	76	3.15	149.2	1.386	9.6	115	6.9
	2010	55	15	11	73	–	–	–	9.3	110	7.4
	2011	46	15	12	80	–	–	–	9.4	115	7.7
	2012	33	10	8	80	–	–	–	8.1	72	7.9
	2013	29	8	7	85	–	–	–	7.1	62	8.1
	2014	46	10	8	79	–	–	–	8.3	77	8.3
	2015	65	9	7	76	–	–	–	7.8	69	7.6
	2016	34	10	7	74	–	–	–	8.3	74	7.6
	2017	56	12	9	75	–	–	–	8.6	99	7.8
	2018	33	8	6	79	–	–	–	7.7	62	8.2
	<b>среднее</b>	<b>43</b>	<b>11</b>	<b>9</b>	<b>78</b>	<b>2.78</b>	<b>82.7</b>	<b>0.772</b>	<b>8.3</b>	<b>83</b>	<b>7.7</b>
“0.3 км ниже сбросов вод обогатительной фабрики Зыряновского свинцового комбината” Б2	2007	10	4	2	90	1.14	16.2	0.220	5.0	25	7.9
	2008	21	6	4	81	1.26	70.4	0.106	6.7	42	7.1
	2009	45	12	9	75	2.04	152.0	0.426	8.8	83	6.8
	2010	49	11	6	56	–	–	–	8.4	66	5.7
	2011	31	11	7	64	–	–	–	8.7	78	7.2
	2012	25	5	4	72	–	–	–	7.3	38	7.2
	2013	15	4	2	33	–	–	–	4.6	29	6.8
	2014	28	5	3	57	–	–	–	6.5	33	6.7
	2015	62	10	8	85	–	–	–	7.9	77	8.5
	2016	31	7	5	77	–	–	–	7.3	48	8.2
	2017	48	9	6	67	–	–	–	7.3	70	7.3
	2018	37	8	6	72	–	–	–	7.8	62	7.7
	<b>среднее</b>	<b>34</b>	<b>8</b>	<b>5</b>	<b>69</b>	<b>1.48</b>	<b>79.5</b>	<b>0.251</b>	<b>7.2</b>	<b>54</b>	<b>7.3</b>

Так, значения численности на створе Б1 “0.3 км выше с. Малеевск” варьировали в широких пределах, средние значения составили 33.1–149.2 экз./м<sup>2</sup>; значения биомассы изменялись в пределах 0.310–1.386 г/м<sup>2</sup>. По биомассе доминировали личинки веснянок, ручейников, гаммарусы. Значения численности на створе Б2 “0.3 км ниже сбросов вод обогатительной фабрики Зыряновского свинцового комбината” изменялись в пределах 16.21–152.0 экз./м<sup>2</sup>; значения биомассы изменялись в пределах 0.106–1.426 г/м<sup>2</sup>. По биомассе

Подобное изменение структуры донных сообществ макробеспозвоночных свидетельствует об изменении абиотических факторов, самым важным из которых при сходной гидрологии является гидрохимический режим. Кроме того, значительная разница фиксируется в показателях численности и биомассы макробеспозвоночных. На створе Б1, расположенном выше сбросов количественные характеристики зообентоса были выше в несколько раз, чем на створе Б2 ниже сбросов сточных вод (табл. 4).

доминировали личинки ручейников и двукрылых, высокие значения численности преимущественно были за счет хирономид и клопов сем. Corixidae.

В целом, в водотоках и их участках, имеющих характер типичной ритралы (каким является створ Б1 и в целом исследованные водотоки бассейна р. Бухтарма), среди амфибиотических насекомых количественно преобладают три отряда: Plecoptera, Ephemeroptera и Trichoptera [Леванидова, 1982 (Levanidova, 1982)].



Так, показатель ЕРТ на фоновом створе Б1 варьировал в диапазоне 6–13, среднее значение составило 9; индекс ЕРТ изменялся в пределах 73–85, в среднем 78, очень хорошее качество воды. Показатель ЕРТ на створе Б2 варьировал в диапазоне 2–9, среднее значение составило 5; индекс ЕРТ изменялся в широких пределах 33–90, среднее значение составило 69 [Вшивкова, 2019 (Vshivkova, 2019)].

По шкале трофности С.П. Китаева уровень развития макрозообентоса на створе Б1 в 2007–2009 гг. соответствовал “очень низкому – низкому” классу (ультраолиготрофный – олиготрофный тип водоема), на створе Б2 – “очень низкому” классу (ультраолиготрофный тип водоема) [Китаев, 2007 (Kitaev, 2007)].

По мнению ряда исследователей [Абакумов, 1991, 1992 (Abakumov, 1991, 1992); Шуйский, 2002, 2004 (Shujskij, 2002, 2004)] подобные изменения структуры биоценоза, то есть значительное снижение численности и биомассы свидетельствуют о наличии антропогенной нагрузки и ее отрицательном влиянии на биоту горных водотоков.

Значения индекса видового разнообразия на условно фоновом створе Б1 “0.3 км выше с. Малеевск” были почти в два раза выше, чем на створе Б2, ниже сбросов ЗГОК (табл. 4). На фоновом створе Б1 высокие значения индекса связаны со значительным видовым богатством макробеспозвоночных и с высокой выравненностью обилия отдельных видов, 2–3 класс качества, воды “чистые – очень чистые”. Меньшие значения индекса Шеннона на створе Б2 ниже сбросов связаны с преобладанием на этом участке неблагоприятных для развития бентосных беспозвоночных условий (грунт, сбросы сточных вод ЗГОК); в 2007–2008 гг. – 4 класс качества, воды загрязненные.

При анализе структурных характеристик сообществ зообентоса, а также значений биотических индексов в межгодовом аспекте (рис. 1–4) согласно теории экологических модификаций Абакумова [Абакумов, 1991 (Abakumov, 1991); Абакумов и др., 1981 (Abakumov and oth., 1981)] четко прослеживаются пять периодов:

2007–2008 гг. – период экологического прогресса (увеличение видового разнообразие, рост количественных показателей зообентоса, наблюдается пространственная гетерогенность, повышение биотических индексов);

2009–2011 гг. – период экологической стабилизации (качество воды в течение трех лет на обоих створах стабильно и соответствовало I–II классу, чистая, очень чистая, хотя в конце данного периода в 2011 г. начинаются

незначительные перестройки – уменьшение таксономического обилия);

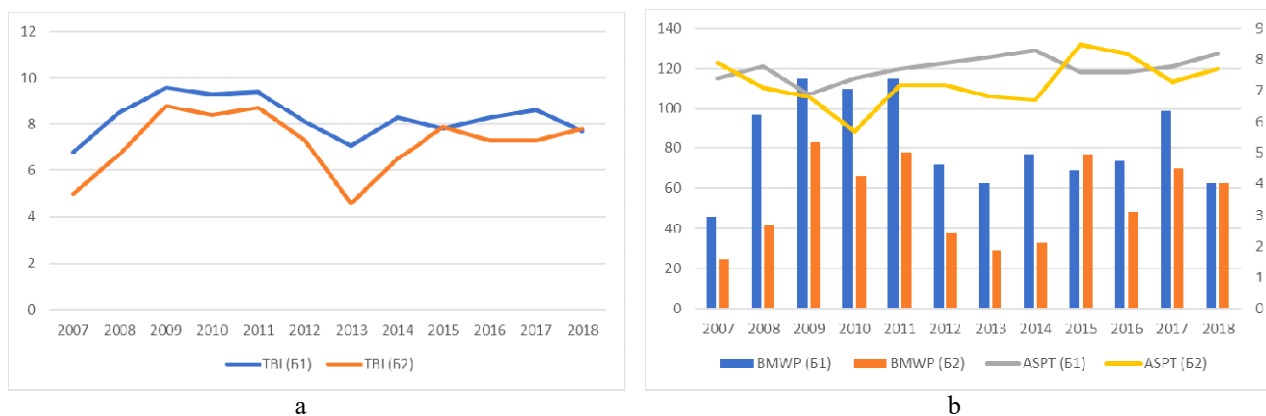
2012–2013 гг. – период экологического регресса (фиксируется снижение всех структурных показателей: биотические индексы, доля оксифильных видов ЕРТ, таксономическое обилие);

2014–2015 гг. – период экологического прогресса (увеличение видового разнообразие, рост количественных показателей зообентоса, наблюдается пространственная гетерогенность, повышение биотических индексов);

2016–2018 гг. – период экологической стабилизации (качество воды в течение трех лет на обоих створах стабильно и соответствовало I–II классу, чистая, очень чистая, хотя в конце данного периода в 2018 г. начинаются незначительные перестройки – уменьшение таксономического обилия, но незначительное увеличение доли ЕРТ).

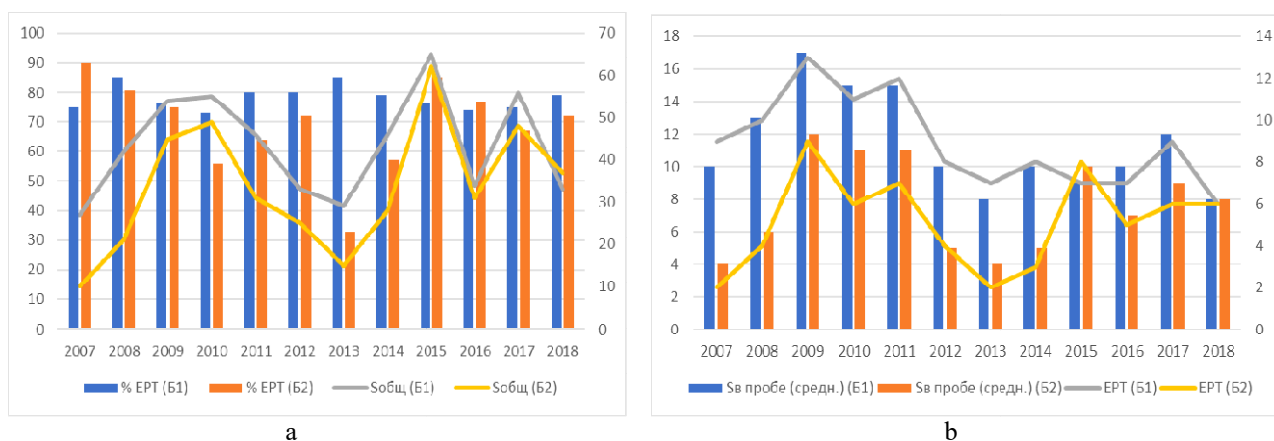
Концепция экологических модификаций развивается в России в трудах В.А. Абакумова и Ю.А. Израэля [Израэль, Абакумов, 1991 (Izrael, Abakumov, 1991)] как основа экологического нормирования состояния водных экосистем и используется в экологическом мониторинге водных объектов Российской Федерации в системе Росгидромета. Согласно этой концепции, экологические модификации представляют собой “единую взаимообусловленную систему приспособлений, включающую ... различные способы достижения соответствия интенсивности и характера метаболизма биоценоза с изменяющимися условиями среды ... механизмы саморегуляции численности популяций, регуляторные механизмы особи, приспособительные изменения органов растительных и животных организмов и компенсаторно-приспособительные реакции в их элементарном проявлении на клеточном и субклеточном уровнях” [Абакумов, 1991 (Abakumov, 1991)].

Особо следует выделить 2007 и 2013 гг., когда регистрировалось невысокое таксономическое обилие на створах за год, невысокое количество таксонов в пробах, низкие значения биотических индексов. В большинстве случаев, на створе Б1, расположенном выше сбросов, различные метрики зообентоса были выше в несколько раз, чем на створе Б2 ниже сбросов сточных вод, за исключение 2015 и 2018 гг. (см. табл. 4, рис. 1, 2). В эти годы значение биотического индекса Вудивисса ТВІ было на одном уровне, а значение индексов BMWP и ASPT на втором створе Б2 было даже несколько выше, чем на фоновом створе Б1.



**Рис. 1.** Динамика среднегодовых значений биотического индекса Вудивисса (TBI) (a) и биотических индексов BMWP и ASPT (b) на створах р. Бухтарма в 2007–2018 гг.

**Fig. 1.** Dynamics of the average annual values of the Woodiwiss biotic index (TBI) (a) and the BMWP and ASPT biotic indices (b) on the Bukhtarma river beds in 2007–2018.



**Рис. 2.** Динамика таксономического обилия (S – количество таксонов) и доли ЕРТ (%) (a) и динамика средних значений S (количество таксонов в пробе) и ЕРТ (b) на створах р. Бухтарма в 2007–2018 гг.

**Fig. 2.** Dynamics of taxonomic abundance (S – the number of taxa) and the share of ERT (%) (C) and dynamics of average values of S (the number of taxa in the sample) and ERT (D) on the Bukhtarma river beds in 2007–2018.

Также необходимо отметить, некоторую цикличность в смене периодов экологических модуляций, что отмечалось и ранее в материалах другого исследователя, однако если ранее период длился 4–5 лет, то в последние годы структурные перестройки донных сообществ проходили в течение 2–3 лет [Кушникова, 2009 (Kushnikova, 2009)].

На основании приведенных выше данных можно предположить, что изменение ан-

тропогенной нагрузки на водоток (как увеличение, так и снижение) вызывают адекватную реакцию со стороны донных сообществ беспозвоночных, что проявляется в изменении таксономического обилия, смене доминантных видов, изменении качественных и количественных показателей развития. Подобные выводы подтверждаются более ранними исследованиями р. Бухтарма в зоне деятельности ЗГОКа [Кушникова, 2007 (Kushnikova, 2007)].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В составе зообентоса бассейна р. Бухтарма в 2009–2018 гг. было обнаружено около 160 НОТ, в том числе: отряд Plecoptera – 9 семейств (32 вида), отряд Ephemeroptera – 9 семейств (47 видов), отряд Trichoptera – 13 семейств (37 видов),

отряд Odonata – 2 семейства (2 вида), отряд Diptera – 11 семейств (23 вида), отряд Coleoptera – 3 семейства (4 вида), класс Mollusca – 4 семейства (6 видов), класс Oligochaeta, отряд Acariformes, отряд Amphipoda.

Так как территория бассейна р. Бухтарма – Юго-Западный Алтай, это предопределило характер поверхностных вод, представленных, в основном, горными реками. Наличие большого количества текущих вод предопределило видовое богатство амфибиотических насекомых – веснянок, поденок, ручейников как типичных реофилов. Доля амфибиотических насекомых (ЕРТ) в исследованных реках составила 73% (117 таксонов).

Высокая встречаемость, а зачастую и доминирование по численности либо биомассе личинок поденок, ручейников и реофильных двукрылых отмечены рядом других исследователей [Яныгина, 2010 (Yanygina, 2010); Кузменкин, 2017 (Kuzmenkin, 2017); Батурина, 2011, 2012 (Baturina, 2011, 2012); Бекетов, 2005 (Beketov, 2005); Заика, 2008, 2009 (Zaika, 2008, 2009)] и в целом характерны для горных водотоков Алтая [Яныгина, 2014 (Yanygina, 2014)]. Доминирование названных групп свидетельствует о высоком качестве вод. Обнаружение в некоторых пробах олигохет нельзя считать свидетельством загрязнения, так как они обнаружены только в специфических местообитаниях со скоплением растительного детрита.

В водотоках бассейна р. Бухтарма стрекозы относились к наименее представленным в таксономическом отношении и малочисленным отрядам насекомых. Личинки стрекоз обнаружены только в нижнем течении р. Бухтарма и были представлены двумя видами из двух семейств: сем. Calopterygidae и Gomphidae. Низкое таксономическое богатство фауны стрекоз связано с исследованиями текущих вод, в то время как, стрекозы предпочитают малопроточные и стоячие водоемы.

Хирономиды были постоянным компонентом фауны водотоков, частота их встречаемости составляла около 100%. Среди паукообразных в исследованных водотоках бассейна р. Ульба отмечены только водные клещи (гидракарины). Определение клещей до уровня вида не проводилось. Гидракарины отмечены во всех водотоках бассейна р. Бухтарма как на референтных участках, так и в импактной зоне. Моллюски представлены 6 таксонами: 4 вида брюхоногих и 2 двусторчатых. За время исследований моллюски встречались эпизодически.

Исследования и мониторинг биоразнообразия горных, в том числе водных экосистем, находящихся пока вне большой антропогенной нагрузки, дают ценный фактиче-

ский (фаунистический и зоогеографический) и сравнительный материал. Для Алтая таких исследований мало, большинство посвящены изучению водных экосистем Телецкого озера, его притоков и озер бассейна, а также Катунских Альп [Мисейко, 2005 (Misejko, 2005)].

Референтные участки и водотоки бассейна р. Бухтарма возможно использовать как модельные эталонные створы при проведении мониторинга и в системе оценке качества поверхностных вод [Евсеева, Кушникова, 2017 (Evseeva, Kushnikova, 2017)].

В силу исторически и экологически сложившихся обстоятельств р. Иртыш и ее притоки (в частности крупный правобережный приток р. Бухтарма) интенсивно используются для хозяйственного и питьевого водообеспечения, а также сброса в них различных промышленных и коммунальных стоков. Восточный Казахстан (территория Юго-Западного Алтая) – это центр цветной металлургии, горнодобывающей промышленности, тепло- и гидроэнергетики, которые вносят негативный вклад в общую экологическую картину состояния региона.

Основные источники загрязнения поверхностных и подземных вод связаны с деятельностью горнодобывающих и горнообогатительных предприятий, в первую очередь это брошенные и не выведенные из эксплуатации рудники и шахты, обнаженные поверхности горных выработок, отвалы, хвостохранилища и продуктохранилища обогатительных фабрик, отвальные продукты и промышленные стоки металлургических, химико-металлургических, химических, теплоэнергетических и машиностроительных предприятий.

Оценка качества воды с помощью биоиндикации, показала, что водотоки бассейна р. Бухтарма на референтных участках находятся в хорошем состоянии (вода чистая), характеризуются высоким экологическим статусом и отвечают требованиям Европейской Рамочной водной директивы, предъявляемым к созданию сети эталонных створов. Некоторое повышение или снижение значений индексов связано только с жизненными циклами донных беспозвоночных. Видовой состав и количественное развитие зообентоса в водных объектах референтных участков определяются благоприятными для их развития экологическими факторами и отсутствием антропогенного воздействия. В нижнем течении р. Бухтарма в импактной зоне качество воды соответствовало категории “умеренное загрязнение”.

В целом, в результате многолетних исследований на малоизученной территории бассейна р. Бухтарма были получены сведения о современном состоянии водной биоты,

которые являются основой для дальнейших мониторинговых работ как на особо охраняемой природной территории (ККГНПП), так и в зоне деятельности ЗГОКа.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую благодарность за ценные советы и помощь в определении амфибиотических насекомых, собранных в 2017 г. на реках ККГНПП, к.б.н. Д.М. Палатову.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абакумов В.А. Экологические модификации и развитие биоценозов. Экологические модификации и критерии экологического нормирования // Труды международного симпозиума. Л.: Гидрометеиздат, 1991. С. 28–40.
- Абакумов В.А., Максимов В.Н., Ганышина Л.А. Экологические модуляции как показатель изменения качества воды // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеиздат., 1981. С. 117–136.
- Баканов А. И. Использование характеристик разнообразия зообентоса для мониторинга состояния пресноводных экосистем // Мониторинг биоразнообразия. М.: ИПЭЭ РАН, 1997. С. 278–282.
- Баканов А.И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии. Сборник научных трудов, посвященный памяти А.И. Баканова. Российская академия наук. Самарский научный центр. Институт экологии Волжского бассейна. Институт биологии внутренних вод. Тольятти, 2005. С. 37–67.
- Батурина Н.С. Видовой состав поденок (Ephemeroptera) водотоков северного Алтая // Вестник Новосибирского государственного университета. 2012. Т. 10, Вып. 2. С. 72–78.
- Батурина Н.С. Ручейники (Trichoptera) водотоков Северного Алтая: видовой состав и структура сообществ // Амурский зоологический журнал. 2011. Т. 3 (1). С. 46–51.
- Бекетов М.А. Видовой состав насекомых водотоков Северо-Восточного Алтая: поденки, ручейники и веснянки (Ephemeroptera, Trichoptera, Plecoptera) // Евразийский энтомологический журнал. 2005. Т. 4, Вып. 2. С. 101–105.
- Биоразнообразие и динамика экосистем: информационные технологии и моделирование. Новосибирск: Изд-во Сибирского отд-ния Российской акад. наук, 2006. 641 с.
- Вшивкова Т.С. и др. Введение в биомониторинг пресных вод: Учебное пособие для студентов направления подготовки 05.03.06. Экология и природопользование (бакалавриат). Владивосток: Изд-во ВГУЭС, 2019. 214 с.
- Девятков В.И. Фауна веснянок (Plecoptera) юго-западной части Алтайской горной системы // Горные экосистемы Южной Сибири: изучение, охрана и рациональное природопользование. Материалы I межрегиональной научно-практической конференции, посвященной 5-летию организации Тигирекского заповедника. Труды ГПЗ “Тигирекский”. 2005. Вып. 1. С. 280–283.
- Евсеева А.А. Зообентос водотоков бассейна реки Бухтарма (верхний Иртыш): на референтных участках и в зоне техногенного воздействия // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее. Материалы IV Международной конференции. Горно-Алтайск: РИО ГАГ, 2016. С. 256–260.
- Евсеева А.А. Зообентос водотоков Катон-Карагайского государственного национального природного парка (бассейн реки Бухтарма, Казахстан) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2016. № 1 (2). С. 19–29.
- Евсеева А.А. Зообентос реки Бухтарма в референтной зоне на территории Катон-Карагайского государственного национального природного парка // Экологические аспекты природопользования в Алтае-Саянском регионе: материалы международной научно-практической конференции. Барнаул: издательство АлтГТУ, 2014. С. 130–134.
- Евсеева А.А., Кушникова Л.Б. Биологический контроль качества воды как одна из составляющих в системе мониторинга трансграничных водотоков // Водные и экологические проблемы Сибири и Центральной Азии: труды III Всероссийской научной конференции с международным участием: в 4 т. Барнаул, 2017. Т. 4. С. 13–26.
- Евсеева А.А., Кушникова Л.Б. Фауна ручейников (TRICHOPTERA) водотоков Юго-Западного Алтая // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее. Материалы IV Междунар. конф. Горно-Алтайск: РИО ГАГУ, 2016. С. 114–117.
- Заика В.В. Веснянки (Insecta, Plecoptera) Горного Алтая, Тувы и Северо-Западной Монголии // Евразийский энтомологический журнал. 2009. Т. 8, Вып. 3. С. 309–312.
- Заика В.В. Поденки (Insecta, Ephemeroptera) Горного Алтая, Тувы и Северо-Западной Монголии // Евразийский энтомологический журнал. 2008. Т. 7, Вып. 4. С. 357–361.
- Заика В.В. Ручейники (Insecta, Trichoptera) Горного Алтая, Тувы и Северо-Западной Монголии // Евразийский энтомологический журнал. 2009. Т. 8, Вып. 2. С. 245–248.
- Израэль Ю.А., Абакумов В.А. Об экологическом состоянии поверхностных вод СССР и критериях экологического нормирования // Экологические модификации и критерии экологического нормирования. Труды Международн. симпозиума. Л.: Гидрометеиздат, 1991. С. 7–18.
- Калачев Н.С., Лаврентьева Л.Д. Водноэнергетический кадастр рек Казахской ССР (потенциальные ресурсы). А-А.: Наука, 1965. 607 с.
- Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск, 2007. 395 с.
- Корытный Л.М. Бассейновая концепция в природопользовании. Иркутск: Ин-т геогр. СО РАН, 2001. 163 с.

- Кузменкин Д.В. Новые данные по составу и таксономической структуре зообентоса водоемов Тигирекского заповедника // Труды Тигирекского заповедника. 2017. Вып. 9. С. 78–83.
- Кушникова Л.Б. Изменение структуры сообщества макрозообентоса реки Бухтарма в районе деятельности Зыряновского горно-обогатительного комбината // Биоразнообразие и сохранение генофонда флоры, фауны и населения Центрально-Азиатского региона: Кызыл, 2007. С. 89–90.
- Кушникова Л.Б. Качество поверхностных вод реки Бухтарма в 1991...2007 годы // Гидрометеорология и экология. 2009 (4). С. 39–47.
- Леванидова И.М. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР. Фаунистика, экология, зоогеография Ephemeroptera, Plecoptera и Trichoptera. Л.: Наука, 1982. 215 с.
- Мисейко Г.Н. Биоразнообразие бентических сообществ бассейнов Горного Алтая // Труды заповедника "Тигирекский". 2005. Вып. 1. С. 323–326.
- Мониторинг природных и сточных вод реки Иртыш (1992-1998, Восточный Казахстан) // Отчет о научно-исследовательской работе / Восточно-Казахстанское территориальное управление охраны окружающей среды. Усть-Каменогорск, 2001. Т. 1. 256 с.
- Положения о водоохранных зонах и полосах. Постановление КМ РК, №102, 27.01.1995.
- Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.: Гидрометеоиздат, 1992. 240 с.
- Семенченко В.П. Принципы и системы биоиндикации текучих вод. Мн.: Орех, 2004. 125 с.
- Шуйский В.Ф., Максимова Т.В., Петров Д.С. Изоболический метод оценки и нормирования многофакторных антропогенных воздействий на пресноводные экосистемы по состоянию макрозообентоса. СПб.: Международная академия наук экологии, безопасности человека и природы (МАНЭБ), 2004. 304 с.
- Шуйский, В. Ф., Максимова, Т. В., Петров, Д. С. Биоиндикация качества водной среды, состояния пресноводных экосистем и их антропогенных изменений / Т. В. Максимова, Д. С. Петров // Экология и развитие Северо-Запада России // Сб. научн. докл. 7 междунар. конф. СПб.: МАНЭБ. 2002. С. 441–451.
- Яныгина Л. В. Зообентос бассейна Верхней и Средней Оби: воздействие природных и антропогенных факторов: диссертация ... доктора биологических наук: 03.02.08 / Яныгина Любовь Васильевна; [Место защиты: Биолого-почвенный институт ДВО РАН]. Владивосток, 2014. 399 с.
- Яныгина Л.В. Видовое разнообразие макрозообентоса как показатель экологического состояния рек бассейна верхней Оби // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. Тезисы докладов II Международной конференции. Институт озераведения РАН. 2011. С. 206.
- Яныгина Л.В. Зообентос бассейна Верхней и Средней Оби: воздействие природных и антропогенных факторов. Автореф. ... дисс. докт. биол. наук. Владивосток, 2014. 40 с.
- Яныгина Л.В. Структура сообществ макробеспозвоночных водотоков бассейна р. Чарыш // Труды Тигирекского заповедника, 2010. Вып. 3. С. 229–230.
- Яныгина Л.В., Евсеева А.А. Влияние горнодобывающей деятельности на видовое богатство макробеспозвоночных горных водотоков // Acta Biologica Sibirica. 2018. 4(3). С. 69–74.
- Alvial I.E., Tapia D.H., Castro M.J., Duran B.C., Verdugo C.A. Analysis of benthic macroinvertebrates and biotic indices to evaluate water quality in rivers impacted by mining activities in northern Chile // Knowl. Managt. Aquatic Ecosyst. 2012. Iss. 407. P. 1–16. DOI: 10.1051/kmae/2012027.
- Devyatkov V.I. *Yoraperla altaica*, a new species of Peltoperlidae (Plecoptera) from East Kazakhstan (Central Asia) // Aquatic Insects. 2003. Vol. 25. № 4, P. 269–276.
- Iwasaki Y., Kagaya T., Miyamoto K.I., Matsuda H. Effects of heavy metals on riverine benthic macroinvertebrate assemblages with reference to potential food availability for drift-feeding fishes // Environ Toxicol Chem. 2009. Iss. 2, Vol. 28. P. 354–363. DOI:10.1897/08-200.1
- Malaj E., Grote M., Schäfer R.B., Brack W., Carsten von der Ohe. Physiological sensitivity of freshwater macroinvertebrates to heavy metals // Environ Toxicol Chem. 2012. Iss. 8, Vol. 31. P. 1754–1764. DOI: 10.1002/etc.1868.
- Maret T.R., Cain D.J., MacCoy D.E., Short T.M. Response of benthic invertebrate assemblages to metal exposure and bioaccumulation associated with hard-rock mining in northwestern streams USA // J. N. Am. Benthol. Soc. 2003. Vol. 22. P. 598–620.
- Morgen C., Trumble J. The impact of metals and metalloids on insect behaviour // Entomologia Experimentalis et Applicata. 2010. Vol. 135. P. 1–17.
- Qu X., Wu N., Tang T., Ca, Q., Park Y-S. Effects of heavy metals on benthic macroinvertebrate communities in high mountain streams // Ann. Limnol. Int. J. Lim. 2010. Vol. 46. P. 291–302. DOI: 10.1051/limn/2010027.
- Smolders, A., Lock, R., Van der Velde, G. et al. Effects of Mining Activities on Heavy Metal Concentrations in Water, Sediment, and Macroinvertebrates in Different Reaches of the Pilcomayo River, South America // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 2003. Vol. 44. P. 0314–0323. DOI: 10.1007/s00244-002-2042-1.
- Stockdale A., Tipping E., Lofts S., Ormerod S.J., Clements W.H., Blust, R. Toxicity of proton-metal mixtures in the field: linking stream macroinvertebrate species diversity to chemical speciation and bioavailability // Aquat Toxicol. 2010. Vol. 100. P. 112–119. DOI: 10.1016/j.aquat ox.2010.07.018.

## REFERENCES

- Abakumov V.A. Ekologicheskie modifikatsii i razvitie biocenozov. Ekologicheskie modifikatsii i kriterii ekologicheskogo normirovaniya [Ecological modifications and development of biocenoses. Environmental modifications and criteria for environmental regulation]. *Trudy mezhdunarodnogo simpoziuma [Proc. of the international symposium]*. L.: Gidrometeoizdat, 1991, pp. 28–40. [In Russian]
- Abakumov V.A., Maksimov V.N., Gan'shina L.A. Ekologicheskie modulyatsii kak pokazatel' izmeneniya kachestva vody [Environmental modulations as an indicator of water quality change]. *Nauchnye osnovy kontrolya kachestva vod po gidrobiologicheskim pokazatelyam*. L.: Gidrometeoizdat, 1981, pp. 117–136. [In Russian]
- Alvial I.E., Tapia D.H., Castro M.J., Duran B.C., Verdugo C.A. Analysis of benthic macroinvertebrates and biotic indices to evaluate water quality in rivers impacted by mining activities in northern Chile. *Knowl. Managt. Aquatic Ecosyst.*, 2012. Iss. 407, pp. 1–16. doi: 10.1051/kmae/2012027.
- Bakanov A. I. Ispolzovanie harakteristik raznoobraziya zoobentosa dlya monitoringa sostoyaniya presnovodnykh ekosistem [Using the characteristics of zoobenthos diversity for monitoring the state of freshwater ecosystems]. *Monitoring bioraznoobraziya*. M.: IPEE RAN, 1997, pp. 278–282. [In Russian]
- Bakanov A.I. Kolichestvennaya ocenka dominirovaniya v ekologicheskikh soobshchestvakh [Quantitative assessment of dominance in ecological communities]. *Kolichestvennye metody ekologii i gidrobiologii. Sbornik nauchnykh trudov, posvyashchennyj pamyati A.I. Bakanova*. Tol'yatti, 2005, pp. 37–67. [In Russian]
- Baturina N.S. Ruchejniki (Trichoptera) vodotokov Severnogo Altaya: vidovoj sostav i struktura soobshchestv [Trichoptera (Trichoptera) of the Northern Altai watercourses: species composition and community structure]. *Amurskij zoologicheskij zhurnal*, 2011, vol. 3 (1), pp. 46–51. [In Russian]
- Baturina N.S. Vidovoj sostav podyonok (Ephemeroptera) vodotokov severnogo Altaya [Species composition of mayflies (Ephemeroptera) of the Northern Altai watercourses]. *Vestnik Novosibirskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2012, bd. 10, vol. 2, pp. 72–78. [In Russian]
- Beketov M.A. Vidovoj sostav nasekomykh vodotokov SeveroVostochnogo Altaya: podyonki, ruheznyki i vesnyanki (Ephemeroptera, Trichoptera, Plecoptera) [Species composition of insects of watercourses of the North-Eastern Altai: mayflies, caddisflies, and freckles (Ephemeroptera, Trichoptera, Plecoptera)]. *Evrazijskij entomologicheskij zhurnal*, 2005, bd. 4, vol. 2, pp. 101–105. [In Russian]
- Bioraznoobrazie i dinamika ekosistem: informacionnye tekhnologii i modelirovanie* [Biodiversity and ecosystem dynamics: information technologies and modeling]. Novosibirsk: Izd-vo Sibirskogo otd-niya Rossijskoj akad. Nauk, 2006. 641 p. [In Russian]
- Devyatkov V.I. Fauna vesnyanok (Plecoptera) yugo-zapadnoj chasti Altajskoj gornoj sistemy [Fauna of the Plecoptera of the south-western part of the Altai mountain system]. *Gornye ekosistemy YUzhnoj Sibiri: izuchenie, ohrana i racional'noe prirodopol'zovanie. Materialy I mezhregional'noj nauchno-prakticheskoy konferencii, posvyashchennoj 5-letiyu organizacii Tigireksskogo zapovednika. Trudy GPZ "Tigireksskij"*, 2005, vol. 1. Barnaul, pp. 280–283. [In Russian]
- Devyatkov V.I. Yoperla altaica, a new species of Peltoperlidae (Plecoptera) from East Kazakhstan (Central Asia). *Aquatic Insects*, 2003, vol. 25, no. 4, pp. 269–276.
- Evseeva A.A. Zoobentos reki Buhtarma v referentnoj zone na territorii Katon-Karagajsskogo gosudarstvennogo nacional'nogo prirodnogo parka [Zoobenthos of the Bukhtarma River in the reference zone on the territory of the Katon-Karagay State National Natural Park]. *Ekologicheskie aspekty prirodopol'zovaniya v Altae-Sayanskom regione: materialy mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoy konferencii*. Barnaul, Izdatel'stvo AltGTU, 2014, pp. 130–134. [In Russian]
- Evseeva A.A. Zoobentos vodotokov bassejna reki Buhtarma (verhnij Irtysh): na referentnykh uchastkakh i v zone tekhnogennogo vozdejstviya [Zoobenthos of watercourses of the Bukhtarma river basin (upper Irtysh): on reference sites and in the zone of technogenic impact]. *Bioraznoobrazie, problemy ekologii Gornogo Altaya i sopredel'nykh regionov: nastoyashchee, proshloe, budushchee. Materialy IV Mezhdunarodnoj konferencii*. Gorno-Altajsk: RIO GAGU, 2016, pp. 256–260. [In Russian]
- Evseeva A.A. Zoobentos vodotokov Katon-Karagajsskogo gosudarstvennogo nacional'nogo prirodnogo parka (bassejn reki Buhtarma, Kazahstan) [Zoobenthos of Katon-Karagay State National Natural Park watercourses (Bukhtarma River basin, Kazakhstan)]. *Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka*, 2016, 1(2), pp. 19–29. [In Russian]
- Evseeva A.A., Kushnikova L.B. Biologicheskij kontrol' kachestva vody kak odna iz sostavlyayushchih v sisteme monitoringa transgranichnykh vodotokov [Biological control of water quality as one of the components in the monitoring system of transboundary watercourses]. *Vodnye i ekologicheskie problemy Sibiri i Central'noj Azii: trudy III Vserossijskoj nauchnoj konferencii s mezhdunarodnym uchastiem: v 4 t.* Barnaul, 2017, bd. 4, pp. 13–26. [In Russian]
- Evseeva A.A., Kushnikova L.B. Fauna ruheznykov (TRICHOPTERA) vodotokov YUGO-Zapadnogo Altaya [Fauna of TRICHOPTERA (TRICHOPTERA) of watercourses of the Southwestern Altai]. *Bioraznoobrazie, problemy ekologii Gornogo Altaya i sopredel'nykh regionov: nastoyashchee, proshloe, budushchee. Materialy IV Mezhdunarodnoj konferencii*. Gorno-Altajsk, RIO GAGU, 2016, pp. 114–117. [In Russian]
- Iwasaki Y., Kagaya T., Miyamoto K.I., Matsuda H. Effects of heavy metals on riverine benthic macroinvertebrate assemblages with reference to potential food availability for drift-feeding fishes // *Environ Toxicol Chem.* 2009. Iss. 2, Vol. 28. P. 354–363. DOI:10.1897/08-200.1
- Izrael' YU. A., Abakumov V. A. Ob ekologicheskom sostoyanii poverhnostnykh vod SSSR i kriteriyah ekologicheskogo normirovaniya [On the ecological state of surface waters of the USSR and the criteria for environmental regulation].

- Ekologicheskie modifikatsii i kriterii ekologicheskogo normirovaniya. Trudy Mezhdunarodn. Simpoziuma*, 1991, pp. 7–18. [In Russian]
- Kalachev N.S., Lavrent'eva L.D. Vodnoenergeticheskij kadastr rek Kazahskoj SSR (potencial'nye resursy) [Water and energy cadastre of rivers of the Kazakh SSR (potential resources)]. A-A., Nauka, 1965, 607 p. [In Russian]
- Kitaev S.P. Osnovy limnologii dlya gidrobiologov i ihtologov [Fundamentals of Limnology for hydrobiologists and ichthyologists]. Petrozavodsk, 2007, 395 p. [In Russian]
- Korytnyj L.M. Bassejnovaya koncepciya v prirodopol'zovanii [Basin concept in nature management]. Irkutsk, In-t geogr. SO RAN, 2001. 163 p. [In Russian]
- Kushnikova L.B. Izmenenie struktury soobshchestva makrozoobentosa reki Buhtarma v rajone deyatel'nosti Zyryanovskogo gorno-obogatitel'nogo kombinata [Changes in the structure of the macrozoobenthos community of the Bukhtarma River in the area of activity of the Zyryanovsky Mining and Processing Plant]. *Bioraznoobrazie i sohranenie genofondov flory, fauny i narodonaseleniya Central'no-Aziatskogo regiona*: Kyzyl, 2007, pp. 89–90. [In Russian]
- Kushnikova L.B. Kachestvo poverhnostnykh vod reki Buhtarma v 1991...2007 gody [Surface water quality of the Bukhtarma River in 1991...2007 years]. *Gidrometeorologiya i ekologiya*, 2009 (4), pp. 39–47. [In Russian]
- Kuzmenkin D.V. Novye dannye po sostavu i taksonomicheskoy strukture zoobentosa vodoyomov Tigireksskogo zapovednika [New data on the composition and taxonomic structure of the zoobenthos of the Tigirek Reserve reservoirs]. *Trudy Tigireksskogo zapovednika*, 2017, vol. 9, pp. 78–83. [In Russian]
- Levanidova I.M. *Amfibiotsicheskie nasekomye gornyx oblastej Dal'nego Vostoka SSSR. Faunistika, ekologiya, zoogeografiya Ephemeroptera, Plecoptera i Trichoptera* [Amphibiotic insects of the mountainous regions of the Far East of the USSR. Faunistics, ecology, zoogeography of Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera]. L., Nauka, 1982, 215 p. [In Russian]
- Malaj E., Grote M., Schäfer R.B., Brack W., Carsten von der Ohe. Physiological sensitivity of freshwater macroinvertebrates to heavy metals. *Environ Toxicol Chem.*, 2012, Iss. 8, vol. 31, pp. 1754–1764. doi: 10.1002/etc.1868.
- Maret T.R., Cain D.J., MacCoy D.E., Short T.M. Response of benthic invertebrate assemblages to metal exposure and bioaccumulation associated with hard-rock mining in northwestern streams USA. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 2003, vol. 22, pp. 598–620.
- Misejko G.N. Bioraznoobrazie benticheskikh soobshchestv bassejnov Gornogo Altaya [Biodiversity of benthic communities of the Gorny Altai basins]. *Trudy zapovednika "Tigireksskij"*, 2005, vyp. 1, pp. 323–326. [In Russian]
- Monitoring prirodnykh i stochnykh vod reki Irtysh (1992–1998, Vostochnyj Kazahstan) [Monitoring of natural and waste waters of the Irtysh River (1992–1998, East Kazakhstan)]. *Otchet o nauchno-issledovatel'skoj rabote. Vostochno-Kazahstanskoe territorial'noe upravlenie ohrany okruzhayushchej sredy. Ust'-Kamenogorsk*, 2001, bd. 1, 256 p. [In Russian]
- Morgen C., Trumble J. The impact of metals and metalloids on insect behaviour. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2010, vol. 135, pp. 1–17.
- Polozheniya o vodoohrannnykh zonah i polosah* [Regulations on water protection zones and lanes]. Postanovlenie KM RK, № 102, 27.01.1995. [In Russian]
- Qu X., Wu N., Tang T., Ca, Q., Park Y-S. Effects of heavy metals on benthic macroinvertebrate communities in high mountain streams. *Ann. Limnol. Int. J. Lim.*, 2010, vol. 46, pp. 291–302. doi: 10.1051/limn/2010027.
- Rukovodstvo po metodam gidrobiologicheskogo analiza poverhnostnykh vod i donnykh otlozhenij* [Guidelines for methods of hydrobiological analysis of surface waters and bottom sediments]. L., Gidrometeoizdat, 1992, 240 p. [In Russian]
- Semenchenko V.P. *Principy i sistemy bioindikatsii tekuchih vod* [Principles and systems of bioindication of flowing waters]. Mn., Orekh, 2004, 125 p. [In Russian]
- Shujskij V.F., Maksimova T.V., Petrov D.S. *Izobolicheskij metod ocenki i normirovaniya mno-gofaktornykh antropogennykh vozdeystvij na presnovodnye ekosistemy po sostoyaniyu makro-zoobentosa* [Isobolic method for assessing and normalizing multifactorial anthropogenic impacts on freshwater ecosystems based on the state of macrozoobenthos]. SPb., MANEB, 2004. 304 p. [In Russian]
- Shujskij V.F., Maksimova T.V., Petrov D.S. Bioindikatsiya kachestva vodnoj sredy, sostoyaniya presnovodnykh ekosistem i ih antropogennykh izmenenij [Bioindication of the quality of the aquatic environment, the state of freshwater ecosystems and their anthropogenic changes]. *Sb. nauchn. dokl. 7 mezhdunar. konf.* SPb.: MANEB, 2002, pp. 441–451.
- Smolders A., Lock R., Van der Velde G. et al. Effects of Mining Activities on Heavy Metal Concentrations in Water, Sediment, and Macroinvertebrates in Different Reaches of the Pilcomayo River, South America. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 2003, vol. 44, pp. 0314–0323. doi: 10.1007/s00244-002-2042-1.
- Stockdale A., Tipping E., Loftis S., Ormerod S.J., Clements W.H., Blust, R. Toxicity of proton–metal mixtures in the field: linking stream macroinvertebrate species diversity to chemical speciation and bioavailability. *Aquat. Toxicol.*, 2010, vol. 100, pp. 112–119. doi:10.1016/j.aquat.ox.2010.07.018.
- Vshivkova T.S. i dr. *Vvedenie v biomonitoring presnykh vod* [Introduction to freshwater biomonitoring]. Vladivostok, Izd-vo VGUES, 2019. 214 p. [In Russian]
- Yanygina L.V. Zoobenthos of the Upper and Middle Ob basin: impact of natural and anthropogenic factors. *Doct. Biol. Sci. Diss.* Vladivostok, 2014. 399 p. [In Russian]
- Yanygina, L.V., Yevseyeva, A.A. Impact of mining on macroinvertebrate species richness in mountain streams. *Acta Biologica Sibirica*, 2018, 4 (3), pp. 69–74. [In Russian]
- Yanygina L.V. Struktura soobshchestv makrobespozvonochnykh vodotokov bassejna r. Charysh [Structure of macroinvertebrate watercourse communities in the Charysh River basin]. *Trudy Tigireksskogo zapovednika*, 2010, vyp. 3, pp. 229–230. [In Russian]

- Yanygina L.V. Vidovoe raznoobrazie makrozoobentosa kak pokazatel' ekologicheskogo sostoyaniya rek bassejna verhnjej Obi [Macrozoobenthos species diversity as an indicator of the ecological state of the rivers of the Upper Ob basin]. *Bioindikaciya v monitoringe presnovodnyh ekosistem. Tezisy dokladov II Mezhdunarodnoj konferencii*. Institut ozerovedeniya RAN, 2011, P. 206. [In Russian]
- Yanygina L.V. Zoobenthos of the Upper and Middle Ob basin: impact of natural and anthropogenic factors. *Extended Abstract of Doct. Biol. Sci. Diss.* Vladivostok, 2014, 40 p. [In Russian]
- Zaika V.V. Podyonki (Insecta, Ephemeroptera) Gornogo Altaya, Tuvy i Severo-Zapadnoj Mongolii [Mayflies (Insecta, Ephemeroptera) Mountain Altai, Tuva and North-Western Mongolia]. *Evrziatskij entomologicheskij zhurnal*, 2008, bd. 7, vol. 4, pp. 357–361. [In Russian]
- Zaika V.V. Ruchejniki (Insecta, Trichoptera) Gornogo Altaya, Tuvy i Severo-Zapadnoj Mongolii [Caddisflies (Insecta, Trichoptera) Mountain Altai, Tuva and North-Western Mongolia]. *Evrziatskij entomologicheskij zhurnal*, 2009, bd. 8, vol. 2, pp. 245–248. [In Russian]
- Zaika V.V. Vesnyanki (Insecta, Plecoptera) Gornogo Altaya, Tuvy i Severo-Zapadnoj Mongolii [Freckles (Insecta, Plecoptera) Mountain Altai, Tuva and North-Western Mongolia] *Evrziat. Entomol. Zhurnal*, 2009, bd. 8, vol. 3, pp. 309–312. [In Russian]

## **ZOOBENTHO OF BASIN WATERCOURSES OF THE RIVER BUKHTARMA (UPPER IRTYSH, SOUTH-WESTERN ALTAI) ON REFERENCE SITES AND IN THE IMPACT ZONE**

**A. A. Evseeva**

*Khanty-Mansiysk Department Tyumen branch of VNIRO (Gosrybtsentr)  
628002 Khanty-Mansiysk, 190V Gagarin street, e-mail: annaeco@mail.ru*

The composition, structure, and spatial distribution of the zoobenthos of the streams of the Bukhtarma river basin are described, and quantitative indicators of the benthos of the lower course of the Bukhtarma river are given. The predominance of insects from the orders of mayflies, caddisflies, and freckles is characteristic of the watercourses of the Bukhtarma river basin and is associated with the presence of stony soils in the rivers, rapid flow, moderate-cold-water temperature regime, and high oxygen content in the water – factors that are most favorable for these groups of invertebrates. The ecological state of surface waters of the studied streams is assessed using bioindication methods, and biotic indices TBI, BMWP, ASPT, and ERT are used. The taxonomic composition of each of the studied watercourses and river sections is formed in accordance with the set of features of environmental conditions associated with natural and anthropogenic factors. It is established that watercourses in the reference areas can be used as reference ones in accordance with the requirements of the European framework water Directive, and the characteristics of invariant States of biocenoses of the lower course of the Bukhtarma river in the impact zone are also given using the criteria of the V.A. Abakumov system of ecological modulations.

*Keywords:* benthos, the Upper Irtysh River, watercourse, reference sites, bioindication



## ФОРМИРОВАНИЕ ЗООПЛАНКТОНА БОГУЧАНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В ПЕРИОД ЕГО ЗАПОЛНЕНИЯ

Н. Г. Шевелева

*Лимнологический институт СО РАН*

*664033 Иркутск, Улан-Баторская, 3, e-mail: shvn@lin.irk.ru*

Поступила в редакцию 22.09.2020

Впервые представлены материалы пространственного распределения качественных и количественных показателей зоопланктона в первый год достижения НПУ Богучанского водохранилища. Показана динамика формирования сообщества зоопланктона Верхнего участка водохранилища в период его заполнения (2013–2015 гг.). В замыкающем каскад Ангарских ГЭС Богучанском водохранилище состав и структура зоопланктона находится под влиянием Иркутского, Братского и Усть-Илимского водохранилищ и имеет большое сходство фауны ракообразных и коловраток с вышерасположенными искусственными водоемами. В период исследований (2013–2017 гг.) фауна планктона включала 84 вида, из 49 родов и 23 семейств. Горизонтальное распределение количественных показателей по акватории водохранилища имело мозаичный характер. Относительная и абсолютная доля коловраток в составе зоопланктона уменьшалась от Верхнего участка к Нижнему, а доминирование ракообразных носило противоположный характер. Вследствие этого максимальная численность ( $129 \pm 97.8$  тыс. экз./м<sup>3</sup>) зоопланктона зафиксирована на Верхнем участке, а биомасса ( $2080 \pm 676$  мг/м<sup>3</sup>) – на Нижнем. Полученные уникальные данные по составу, структуре и количественному развитию зоопланктона Богучанского водохранилища в период его формирования и заполнения важны при дальнейшем мониторинге за его состоянием, в том числе для оценки кормовой базы рыб-планктофагов и молоди рыб.

**Ключевые слова:** зоопланктон, Богучанское водохранилище, р. Ангара, видовой состав, горизонтальное распределение, численность, биомасса.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-25-40

### ВВЕДЕНИЕ

Строительство каскада ГЭС на крупных реках Сибири является источником дешевой электроэнергии, которая обеспечивает развитие территориальных производственных комплексов Восточной Сибири, широко используется в масштабе Единой энергетической системы страны. Создание искусственных водоемов, какими являются водохранилища, влечет за собой существенные перестройки их гидрологического, физико-химического и гидробиологического режимов. Также это приводит к глобальным последствиям, выражающимся в изменении природы окружающих территорий, климата, социально-экономической деятельно-

сти человека [Водохранилища..., 1986 (Vodochranilisha ..., 1986)]. Река Ангара – мощная водоносная артерия Сибири, важнейший источник питьевого и промышленного водоснабжения. Зарегулирование Ангары началось в 1956 г. с момента заполнения Иркутского водохранилища. Богучанская ГЭС является четвертой в ангарском каскаде после Иркутской, Братской и Усть-Илимской. Сведения о зоопланктоне Богучанского водохранилища очень скудны, имеется лишь публикация о фауне планктона первых годов (2013–2015 гг.) заполнения Верхнего участка водохранилища [Шевелева и др., 2016 (Sheveleva et al., 2016)].

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

**Район исследования.** Створ плотины Богучанской ГЭС расположен к северо-востоку от г. Красноярск, в 445 км от устья р. Ангары и в 380 км ниже створа Усть-Илимской ГЭС. Только около 100 км водохранилища находится в Иркутской области [Понкратов, 2014 (Ponkratov, 2014)]. Строительство гидроузла начатое в 1980 г., было остановлено в 1987 г. и только в 2006 г. работы по возведению плотины ГЭС были возобновлены, осенью 2001 г. началось заполнения водохранилища. В 2012 г., в результате сооружения плотины ГЭС в нижнем течении Ангары, в районе с. Кодинская Заимка (выше устья р. Чадобец), образовалось Богучанское водохранилище,

четвертое в Ангарском каскаде. В мае 2015 г. Богучанское водохранилище было заполнено до проектной отметки 208 м. Площадь зеркала водохранилища 2326 км<sup>2</sup>, объем 58.2 км<sup>3</sup>, протяженность 375 км, максимальная ширина – 15 км, минимальная в сужениях до 1.2 км [Андрияс и др., 2011 (Andriajs et al., 2011)]. Максимальная глубина в водохранилище (приплотинный участок) 75 м, водообмен два раза в год. Подпор от плотины Богучанской ГЭС распространяется до створа Усть-Илимской ГЭС. Богучанское водохранилище относится к водохранилищам долинного типа равнинных и предгорных областей. По конфигурации этот водоем, как и другие водохранилища ангар-

ского каскада, является линейно-вытянутым, сложным, с чередованием сужений и озеровидных расширений.

По морфологическим и гидрологическим признакам Богучанское водохранилище делится на три участка (рис. 1).

**Верхний участок.** Протяженность около 100 км, простирается от Усть-Илимской ГЭС до устья р. Едарма и находится в пределах Иркутской области. Водохранилище на этом участке сохраняет конфигурацию р. Ангара.

**Средний участок.** Протяженность около 263 км от устья р. Едарма до устья р. Кода, состоит из ряда расширений: Кежемское, Недоуринское, Болтуриновское и Проспихинское до 13 (14) км шириной, соединяющихся между собой более узкими участками.

**Нижний (приплотинный) участок.** Длина его составляет около 10 км. Это наиболее глубоководный участок водохранилища (наибольшая глубина 75 м), береговая линия слабо изрезана и лишь по затопленной долине р. Кода образуется залив длиной 47 км.

Гидрологический, гидрохимический и гидробиологический режимы Богучанского водохранилища находятся в большой зависимости от выше расположенных водохранилищ Ангарского каскада; Иркутского, Братского и Усть-Илимского.

Химический состав вод Богучанского водохранилища в значительной степени определяется поступлением вод из Усть-Илимского водохранилища. Вода Богучанского водохранилища гидрокарбонатного класса, группы кальция. Сумма ионов в воде изменялась в пределах 135–154 мг/дм<sup>3</sup>. Минерализация в среднем составляла 147 мг/дм<sup>3</sup>. Концентрация растворенного кислорода была благоприятна для гидробионтов. Насыщение кислородом поверхностных слоев достигало 129%, минимальные значения отмечены в приплотинной части у дна. Воды водохранилища слабо щелочные, величина pH изменялась от 7.31 до 8.79 летом и 7.37–7.87 зимой [Полетаева и др., 2016; (Poletaeva et al., 2016); Полетаева и др., 2018 (Poletaeva et al., 2018); Сороковикова и др., 2018 (Sorokovikova et al., 2018)].

**Сбор и обработка материала.** В работе использованы материалы по зоопланктону, собранные в июне, июле, октябре 2016 г. и марте 2017 г. в приплотинной части верхнего бьефа водохранилища (разрез XX). Пробы взяты в центре створа по горизонтам 0–5 м, 5–10 м, 10–15 м, 15–25 м, 25–50 м и в 50–70 м от левого и правого берегов тотально 0–20 м. Большая часть проб взята из толщи воды, из-за

большого количества затопленных деревьев и кустарников не было возможности взять пробы с придонного горизонта или вблизи берега.

На всей акватории водохранилища пробы собирали в июле–августе ниже плотины Усть-Илимской ГЭС до плотины Богучанской ГЭС на 20 разрезах (количество проб, привязка к местности и координаты отражены в табл. 1). Отсчет станций отбора проб ведется вниз по реке от плотины Усть-Илимской ГЭС. На всех разрезах, кроме I, пробы собраны сетью Джели с диаметром входного отверстия 37 см с конусом из мельничного газа 70 мкм. На центральной точке разреза, где глубины превышали 50 м, пробы взяты по стандартным горизонтам, и 70–100 м от левого и правого берегов. На разрезе I проба взята путем фильтрации 200 л воды через сачок Апштейна.

Для анализа формирования зоопланктона Богучанского водохранилища включены данные за 2013–2015 гг. (период заполнения водохранилища) и 2016 г. (первый год эксплуатации водохранилища в проектных режимах) на верхнем участке от плотины Усть-Илимской ГЭС протяженностью не многим более 100 км. Данные по зоопланктону рассмотрены согласно выделенным участкам (Верхний, Средний, Нижний). Пробы фиксировали 40%-ным формалином. Камеральную обработку проб проводили по общепринятой в гидробиологии методике [Методические рекомендации, 1984 (Metodicheskiye rekomendatsii, 1984)]. Для видовой идентификации коловраток и ракообразных использовали определители [Кутикова, 1970 (Kutikova, 1970); Kiefer, 1978; Segers, 1995; Einsle, 1996; Определитель..., 2010 (Opredelitel', 2010)]. Номенклатура коловраток приведена в соответствии с [Маркевич, 1990 (Markevich, 1990)]. Для подсчета биомассы зоопланктона использовали индивидуальные веса ракообразных и коловраток, которые использовали исследователи [Шульга, 1973 (Shulga, 1973); Башарова, 1978 (Basharova, 1978); Бакина, 1987 (Bakina, 1987); Башарова, Шевелева, 1995 (Basharova, Sheveleva, 1995); Шевелева, Пастухов, 2009 (Sheveleva, Pastukhov, 2009)] в работах по Иркутскому, Братскому и Усть-Илимскому водохранилищам. Численность копепоид оценивали с учетом копепоидитных стадий и науплиусов, которых относили к определенному виду в соответствии с обилием половозрелых рачков. Доминантами считались виды с относительным обилием >5% численности коловраток и ракообразных [Лазарева, 2010 (Lazareva, 2010)].



**Рис. 1.** Карта-схема Богучанского водохранилища. I – Верхний участок; II – Средний участок; III – Нижний участок.

**Fig.1.** Schematic map of the Boguchansky reservoir. I – Upper section; II – Middle section; III – Lower section.

**Таблица 1.** Место сбора зоопланктона, количество собранных проб, поверхностная температура воды в период исследования июль–август 2016 г.

**Table1.** Zooplankton collection site, number of samples collected, surface water temperature during the study period July–August 2016

N станции No. stations	Координаты Coordinates	Привязка к местности Snap to terrain	Темп. воды, °C (поверхностный горизонт) Рассе. water, °C (surface horizon)	Кол-во проб number of samples
Верхний участок водохранилища Upper section of the reservoir				
I	N57°59'04 E102°41'58	1.5 км ниже плотины У-И ГЭС	5.4	3
II	N58°08'37 E102°48'06	10 км ниже плотины	5.4	3
III	N58°04'14 E102°45'04	13 км ниже плотины	5.2	6
IV	N58°19'43 E102°49'51	Напротив д. Тушама	8.5	3
V	N58°29'39 E102°47'	8 км выше д. Кеуль	9.8	3

N стан- ции No. stations	Координаты Coordinates	Привязка к местности Snap to terrain	Темп. воды, °C (поверхностный горизонт) Pace. water, °C (surface horizon)	Кол-во проб number of samples
Средний участок водохранилища Middle section of the reservoir				
VI	N58°40'04 E102°40'19	10 км выше д. Едарма	18.9	8
VII	N58°45'41 E102°34'40	Напротив д. Едарма	19.1	7
VIII	N58°48'38 E102°25'35	10 км ниже д. Едарма	19.1	3
IX	N58°55'45 E102°12'19	р. Кежда	20.7	4
X	N58°45'39 E100°53'11	пос. Кутарей	21	7
XI		Заливчик ниже Кута- рея	22	2
XII		Большой залив ниже Кутарея	23	3
XIII		Залив выше р. Недо- кура	22	2
XIV	N58°41'39 E100°32'55	Ниже р. Недокура	20.1	8
XV	N58°14'22 E100°26'39	Залив р. Ковы	19.8	3
XVI		Устье р. Ковы	20	2
XVII		Напротив р. Ковы	20	7
Нижний участок водохранилища Lower section of the reservoir				
XVIII	N58°21'58 E99°59'06	Пос. Балтурино	19.5	7
XIX	N58°29'21 E99°44'40	р. Рожково	20.4	4
XX *	N58°42'33 E99°09'	500 м выше плотины Богучанской ГЭС	22.0	31
Итого				116

**Примечание.** XX\* – количество проб приплотинной части верхнего бьефа за май, июль, август, октябрь (2016 г.) и март (2017 г.).

**Note.** XX\* – is the number of samples of the upstream near the dam for May, July, August, October (2016) and March (2017).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Таксономический состав коловраток и ракообразных.** В составе зоопланктона выявлено 84 вида, из них 41 – коловраток, 28 – ветвистоусых и 15 – веслоногих (табл. 2). Все обнаруженные виды обитатели выше расположенных Усть-Илимского, Братского и Иркутского водохранилищ [Шевелева, Башарова, 1988 (Sheveleva, Basharova, 1988)]. За исключением редкой в Палеарктике бентосной хидориды *Camptocercus fennicus*, которая по данным [Котов, 2016 (Kotov, 2016)] относится к широко распространенному евроазиатскому комплексу. На территории России в Восточной Сибири этот вид найден в северо-западной части бассейна р. Анадырь [Стрелецкая, 2010 (Strelezkaia, 2010)], в Забайкалье р. Ингамакит (хр. Удокан, Каларский район) [Кривенкова и др., 2012 (Krivenkova et al., 2012)]. Найденная нами особь *Camptocercus fennicus* обитала в устье р. Кова (левый приток р. Ангары N58°14'22" и E 100°26'39").

Наибольшее число видов отмечено в группе Rotifera в родах: *Notholca* – 7, *Euchlanis* – 5 и по 4 вида – в р. *Lecane* и р. *Synchaeta*. Эн-

демичные коловратки присутствовали в родах: *Euchlanis* (*Euchlanis ligulata*) и *Notholca* (*Notholca grandis*, *N. olchonensis*, *N. lamellifera*, *N. intermedia*).

В таксономической группе Cladocera роды *Daphnia* и *Alona* содержат по четыре вида (табл. 2). Среди ракообразных на Верхнем участке водохранилища отмечена бентосная хидорида *Alona setosocaudata* – эндемик Байкала. Виды: *Daphnia longispina* и *Bosmina* (*E.*) *longispina* отмечены только в заливе Среднего участка в единичных экземплярах. Среди видов р. *Bosmina* следует отметить *Bosmina crassicornis*, этот рачок с первых лет заполнения водохранилища доминировал по численности на всех разрезах водохранилища, определяя биомассу ветвистоусых ракообразных. В Иркутском водохранилище *Bosmina crassicornis* отсутствует, в Братском появилась на 32 году, в Усть-илимском на 28 году существования водоемов [Шевелева, Пастухов, 2009 (Sheveleva, Pastukhov, 2009); Воробьева и др., 2003 (Vorob'eva et al., 2003)].

Таблица 2. Видовой состав зоопланктона Богучанского водохранилища в 2016–2017 гг.

Table 2. Species composition of zooplankton in the Boguchansk reservoir in 2016–2017

Таксон Taxon	Участки водохранилища / Reservoir sections		
	Верхний Upper	Средний Middle	Нижний Lower
ТИП Rotifera			
Класс Eurotatoria			
Отряд Saepthiramida			
Сем. Notommatidae			
<i>Cephalodella gibba</i> Ehrenberg	+	–	–
Сем. Trichocercidae			
<i>Trichocerca cylindrical</i> (Imhof)	+	–	–
Сем. Gastropodidae			
<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty	+	+	+
Сем. Synchaetidae			
<i>Synchaeta grandis</i> Zacharias	+	+	+
<i>S. pectinata</i> Ehrenberg*	+	+	+
<i>S. oblonga</i> Ehrenberg	+	+	+
<i>S. stylata</i> Wierzejski	+	+	+
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson*	+	+	+
<i>P. euryptera</i> Wierzejski	–	+	+
<i>P. major</i> Burchardt*	+	+	+
Отряд Saltiramida			
Сем. Asplanchnida			
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse*	+	+	+
<i>A. herricki</i> Guerne*	+	–	–
Отряд Transversiramida			
Сем. Lecanidae			
<i>Lecane bulla</i> (Gosse)*	+	+	–
<i>L. luna</i> (Müller)*	+	–	–
<i>L. lunaris</i> (Ehrenberg)*	+	–	–
<i>L. unguata</i> (Gosse)*	+	–	–
Сем. Euchlanidae			
<i>Euchlanis lyra</i> Hudson*	+	–	–
<i>E. deflexa</i> Gosse*	+	–	–
<i>E. triquetra</i> Ehrenberg	+	+	–
<i>E. ligulata</i> Kutikova*	+	+	+
<i>E. dilatata</i> Ehrenberg*	+	+	+
Сем. Brachionidae			
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse)*	+	+	+
<i>K. cochlearis tecta</i> (Gosse)	+	+	+
<i>K. quadrata</i> (Müller)*	+	+	+
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott)*	+	+	+
<i>Notholca grandis</i> Voronkov*	+	–	–
<i>N. acuminata acuminata</i> (Ehrenberg)*	+	–	–
<i>N. labis</i> Gosse*	+	–	–
<i>N. squamula</i> (Müller)*	+	–	–
<i>N. olchonensis</i> Tichonov*	+	–	–
<i>N. lamellifera</i> Vassiljeva et Kutokova*	+	–	–
<i>N. intermedia</i> Voronkov*	+	–	–
Сем. Trichotriidae			
<i>Trichotria curta</i> (Skorikov)*	+	–	–
<i>T. pocillum</i> (Müller)*	+	–	–
<i>T. truncata</i> (Whitelegge)*	+	–	–
Сем. Mytilinidae			
<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrenberg)	–	+	–
Отряд Protomarida			
Сем. Conochilidae			
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet*	+	+	+
<i>C. hippocrepis</i> (Schrank)*	+	+	+
Сем Testudinella			

Таксон Taxon	Участки водохранилища / Reservoir sections		
	Верхний Upper	Средний Middle	Нижний Lower
<i>Pompholyx sulcata</i> Hudson	+	+	+
Сем. Filiniidae			
<i>Filinia terminalis</i> (Plate)	+	+	+
Сем. Hexarthriidae			
<i>Hexarthra mira</i> (Hudson)	–	+	–
Тип Arthropoda			
Класс Branchiopoda			
Н/отряд Cladocera			
Отряд Stenopoda			
Сем. Sididae			
<i>Sida crystallina</i> (Müller)	+	+	+
<i>Diaphanosoma brachiurum</i> (Lievin)	+	+	+
Отряд Anomopoda			
Сем. Daphniidae Straus			
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (Müller)	–	+	+
<i>Daphnia galeata</i> Sars*	+	+	+
<i>D. longispina</i> Müller	+	+	+
<i>D. cristata</i> Sars*	+	+	+
<i>D. longiremis</i> Sars*	+	+	+
<i>Simocephalus vetulus</i> (Müller)	+	–	–
Сем. Bosminidae			
<i>Bosmina longirostris</i> s. lato (Müller)*	+	+	+
<i>B. (E.) longispina</i> Leydig	–	+	+
<i>B. (E.) cf. crassicornis</i> Lilljeborg*	+	+	+
Сем. Euryceridae			
<i>Eurycerus lamellatus</i> (Müller)	+	+	+
Сем. Chydoridae			
<i>Chydorus sphaericus</i> (Müller)*	+	+	+
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch)*	+	–	–
<i>Alona costata</i> Sars	–	+	–
<i>A. affinis</i> (Leydig)	–	+	–
<i>A. quadrangularis</i> (Müller)*	+	+	–
<i>A. setosocaudata</i> Vasiljeva et Smirnov	+	–	–
<i>Camptocercus fennicus</i> Stenroos	–	+	–
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer)*	+	+	–
<i>Monospilus dispar</i> Sars*	+	–	–
<i>Alonella nana</i> (Baird)	+	+	–
<i>Pleuroxus trigonellus</i> (Müller)	–	+	–
<i>P. truncatus</i> (Müller)	–	+	–
<i>Acroperus harpae</i> (Baird)	–	+	–
<i>Pseudochydorus globosus</i> (Baird)	–	+	–
Отряд Harplopoda			
Сем. Leptodoridae			
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)*	+	+	+
Отряд Onychopoda			
Сем. Polyphemidae			
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus)	–	+	+
Класс Maxillopoda			
Подкласс Copepoda			
Отряд Calanoida			
Сем. Temoridae			
<i>Epischura baikalensis</i> Sars	+	–	–
<i>Heterocope appendiculata</i> Sars*	+	+	+
Сем. Diaptomidae			
<i>Eudiaptomus graciloides</i> (Lilljeborg)*	+	+	+
<i>Neutrodiaptomus incongruens</i> (Pope)	+	+	+
Отряд Cyclopoida			
Сем. Cyclopidae			
<i>Macrocyclops albidus</i> (Jurine)	+	+	+
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer)	+	+	–

Таксон Taxon	Участки водохранилища / Reservoir sections		
	Верхний Upper	Средний Middle	Нижний Lower
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer)*	+	+	+
<i>Cyclops kolensis</i> Lilljeborg*	+	+	+
<i>C. abyssorum</i> Sars*	+	+	+
<i>Cyclops vicinus</i> Ulyanin *	+	–	–
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine)	+	+	+
<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus)	+	–	–
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus)*	+	+	+
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer) *	+	+	+
<i>Harpacticella inopinata</i> Sars*	+	–	–
Итого	72	58	43

**Примечание.** \* – виды отмеченные в Ангаре, в створе плотины Богучанской ГЭС до заполнения водохранилища.

**Note.** \* – species recorded in the Angara, in the alignment of the dam of the Boguchanskaya HPP before filling the reservoir.

В группе Cladocera на всех участках водохранилища и в его заливах зарегистрированы четыре вида дафний (*Daphnia cristata*, *D. longiremis*, *D. galeata*, *D. longispina*). Из них

только *Daphnia galeata* входила в доминантное ядро по численности и биомассе в своей группе на всех участках водохранилища (табл. 3).

**Таблица 3.** Численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>), биомасса (мг/м<sup>3</sup>), и вклад доминантов (%) в численность сообщества зоопланктона Верхнего участка Богучанского водохранилища в период его заполнения (август 2013–2015 гг.)

**Table 3.** Abundance (thousand ind./m<sup>3</sup>), biomass (mg / m<sup>3</sup>), and contribution of dominants (%) to the abundance of the zooplankton community in the Upper section of the Boguchansk reservoir during its filling (August 2013–2015)

Показатель Index	2013 г.	2014 г.	2015 г.
Численность Number	4.7±3.6	7.3±2.5	19±12.8
Биомасса Biomass	10±6.0	57±36	320±243
Rotifera (% от общей численности) Rotifera (% of the total number)	<u>3.04±2.6</u> 65	<u>3.53±1.3</u> 48	<u>10.35±8.3</u> 54
<i>Keratella cochlearis</i>	<u>0.22±0.1</u> 5	<u>1.23±0.7</u> 17	<u>3.34±1.6</u> 11
<i>K. quadrata</i>	>5	<u>0.56±0.24</u> 8	>5
<i>Lecane bulla</i>	<u>1.9±1.7</u> 44	>5	>5
<i>Kellicottia longispina</i>	<u>0.62±0.6</u> 15	<u>0.59±0.23</u> 8	>5
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	>5	<u>0.5±0.19</u> 7	<u>1.33±0.95</u> 7
<i>Asplanchna priodonta</i>	>5	>5	<u>3.25±2.8</u> 17
Cladocera (% от общей численности) Cladocera (% of the total number)	<u>0.06±0.03</u> 1	<u>0.49±0.3</u> 7	<u>3.15±2.6</u> 17
<i>Daphnia galeata</i>	>5	>5	<u>3.21±2.8</u> 17
Copepoda (% от общей численности) Copepoda (% of the total number)	<u>1.56±0.9</u> 34	<u>3.29±1.0</u> 45	<u>5.5±2</u> 29
<i>Cyclops kolensis</i>	<u>1.48±0.95</u> 32	<u>2.78±2</u> 38	<u>4.8±1.5</u> 25
<i>Neutrodiaptomus incongruens</i>	>5	<u>0.52±0.42</u> 7	>5

**Примечание.** Над чертой – численность вида; под чертой – вклад вида в численность зоопланктона в %.

**Note.** Above the line is the number of species; below the line – the contribution of the species to the abundance of zooplankton in %.

Группу веслоногие ракообразные представляли четыре вида калянид, десять видов циклопов и один вид гарпактицид (табл. 2). Эндемик Байкала *Epishura baikalensis*, как и эндемичные коловратки и бентосная хидорида зарегистрирована только на верхнем участке водохранилища, единично. Другие три планктонных каляниды обитали по всей акватории водохранилища, при доминировании *Neutrodiaptomus incongruens*. Из циклопов в русловой части Ангары и в приплотинной части обитали *Cyclops kolensis* и *C. abyssorum*, в заливах массовыми видами были *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops crassus*.

**Количественное развитие и распределение зоопланктона по участкам открытой части водохранилища.** Видовой состав зоопланктона Верхнего участка водохранилища, который находится ниже плотины Усть-Илимской ГЭС в первые два года заполнения Богучанского водохранилища не претерпел существенных изменений. Разнообразие зоопланктона на верхнем участке водохранилища увеличивалось по мере заполнения водоема. Так, в первые годы (2013–2014 гг.) состав коловраток и ракообразных был представлен не более чем 30 видами, а в 2015 г. уже насчитывал 71 вид (табл. 2), не многим более половины 38 видов (53%) приходилась на долю коловраток. Исследования в приплотинной части Усть-Илимского водохранилища показали, что в горизонтах 25–50 и 50–95 м обитают главным образом холодолюбивые коловратки и ракообразные. Как правило, это криофильные виды *Cyclops abyssorum*, *C. kolensis*, *Daphnia longiremis*, *D. cristata*. Этот же состав зоопланктона отмечен в водах на 40–50 км ниже от плотины Усть-Илимской ГЭС, представляющих собой сток из вышерасположенного водоема. Таким образом, зоопланктон Верхнего участка Богучанского водохранилища ( $\leq 50$  км ниже плотины Усть-Илимской ГЭС) так же как Братского и Усть-Илимского водохранилищ [Башарова, Шевелева, 1993 (Basharova, Sheveleva, 1993)], имеет большое сходство видового состава и доминирующего комплекса видов с расположенными выше водохранилищами. Такая же закономерность отмечается и в каскаде водохранилищ Волги [Пидгайко, 1978 (Pidgaiko, 1978; Ривьер, 2000 (Rivier, 2000); Экологические..., 2001 (Ecologicheskie..., 2001); Авакян и др., 2002 (Avakjan et al., 2002)]. Необходимо отметить присутствие в верхней части водохранилища единичных экземпляров половозрелых особей *Epishura baikalensis*, натурализацию которой мы предполагали ранее [Шевелева, Воробьева, 2009

(Sheveleva, Vorob'eva, 2009)]. В первый (2013) год заполнения водохранилища сообщество зоопланктона по численности и биомассе определяла популяция *Cyclops kolensis* (30% и 70% соответственно), в планктоне в основном присутствовали науплиальные и младшие копеподитные стадии этого вида. К коловраткам относилось 10 видов, среди которых доминировала планктонная *Kellicottia longispina* (табл. 4). Наибольшая численность в этот период зарегистрирована у фитофильно-бентосной коловратки *Lecane bulla* (1.9 экз./м<sup>3</sup>). Планктонные ракообразные: *Cyclops abyssorum*, *Daphnia longiremis*, *Bosmina crassicornis* были не многочисленны. Исследования, проведенные во второй год (2014) заполнения водоема показали, что подпор воды достиг немногим более 50 км ниже плотины Усть-Илимской ГЭС. Относительная доля коловраток в общей численности зоопланктона уменьшилась с 65 до 48% соответственно. Как и в предыдущий год, доминировал *Cyclops kolensis*. Популяция этого вида также составляла высокую долю в общей численности на глубоководных горизонтах верхнего бьефа Усть-Илимского водохранилища: на горизонте 25–50 м – 54%, а в придонном (50–95 м) 85%. При общей численности зоопланктона на этих горизонтах 5.6 и 12.8 тыс. экз./м<sup>3</sup> соответственно. Ниже плотины Усть-Илимской ГЭС в результате подпора воды уменьшаются скорости течения, увеличиваются глубины, достигая 10 м и более, вода в поверхностном слое прогревается до 18°C (против 7°C на станции близ плотины Усть-Илимской ГЭС). Таким образом, создаются благоприятные условия для распространения и интенсивного развития лимнофильного планктона. Увеличивается абсолютная и относительная численность ветвистоусых (до 7% от общего зоопланктона). На долю дафний приходится до 70% биомассы зоопланктона. На третьем году (2015 г.) заполнения водохранилища подпор достиг плотины Усть-Илимской ГЭС, в то же время относительно большие скорости течения еще отмечались на расстоянии 3–5 км, где господствовали циклопы. В этот период на Верхнем участке водохранилища, лидирующая роль в сообществе зоопланктона переходит к тонким фильтраторам – коловраткам и ветвистоусым. Так, средняя численность зоопланктона верхнего участка составляла 19 тыс. экз./м<sup>3</sup>, где 54% приходилось на долю планктонных коловраток: *Keratella cochlearis* (11%), *Polyarthra dolichoptera* (7%), *Asplanchna priodonta* (17%) (табл. 4).



**Таблица 4.** Численность (N, тыс. экз./м<sup>3</sup>), биомасса (B, мг/м<sup>3</sup> и вклад доминантов (%) в численность коловраток и ракообразных Богучанского водохранилища в августе 2016 г.**Table 4.** Abundance (N, thousand ind./m<sup>3</sup>), biomass (B, mg/m<sup>3</sup>) and contribution of dominants (%) to the abundance of rotifers and crustaceans of the Boguchansk reservoir in August 2016

Показатель Index	Участки водохранилища / Reservoir sections		
	Верхний Upper	Средний Middle	Нижний Lower
Численность (N) Number (N)	129±97.8	123±72	45.7±3.9
Биомасса (B) Biomass (B)	576±317	2080±676	1460±225
Rotifera (% общей численности зоопланктона) Rotifera (% of the total number of zooplankton)	<u>106.6±91.5</u> 82	<u>73±49</u> 65	<u>15.3±5.2</u> 34
Вклад доминантов (%) в численность коловраток Contribution of dominants (%) to the number of rotifers			
<i>Keratella cochlearis</i>	<u>44±43</u> 42	<u>37.6±29.7</u> 51	<u>2.57±1.4</u> 17
<i>K. quadrata</i>	<u>11±9.9</u> 12	<u>3.78±2.4</u> 5	>5
<i>Kellicottia longispina</i>	<u>13.6±9.1</u> 13	<u>5.84±1.4</u> 8	<u>3.38±0.81</u> 22
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	<u>6.2±4.6</u> 6	>5	<u>1.2±0.7</u> 8
<i>Conochilus unicornis</i>	<u>6±4</u> 5	>5	>5
<i>Synchaeta stylata</i>	<u>19±19</u> 18	>5	>5
<i>Pompholux sulcata</i>	>5	>5	<u>1.8±0.45</u> 9
<i>Asplanchna priodonta</i>	>5	>5	<u>0.65±0.37</u> 6
Crustacea (% от общей численности зоопланктона) Crustacea (% of the total number of zooplankton)	<u>23.2±11.6</u> 18	<u>39.2±10.6</u> 35	<u>30±5.17</u> 66
Вклад доминантов (%) в численность ракообразных Contribution of dominants (%) to the abundance of crustaceans			
<i>Cyclops kolensis</i>	<u>18±6.8</u> 60	>5	>5
<i>Bosmina crassiccirnis</i>	<u>1.1±0.8</u> 4	<u>3.2±0.8</u> 8	<u>3.9±2.1</u> 13
<i>Daphnia galeata</i>	<u>4.2±2.3</u> 14	<u>10.3±3.1</u> 26	<u>5.84±1.04</u> 19
<i>Neutrodiaptomus incongruens</i>	<u>0.83±0.5</u> 3	<u>3.89±1.54</u> 10	<u>2.18±0.46</u> 7
<i>Mesocyclops leuckarti</i> + <i>Thermocyclops crassus</i>	<u>4.5±4.4</u> 15	<u>12.7 ±9.4</u> 32	<u>8.72±1.2</u> 29

**Примечание.** Над чертой – численность, тыс. экз./м<sup>3</sup>; под чертой вклад (%) в численность коловраток или ракообразных.

**Note.** Above the line – abundance, thousand ind./m<sup>3</sup>; below the line is the contribution (%) to the number of rotifers or crustaceans.

На четвертом году существования водохранилища на его Верхнем участке сложились благоприятные условия для развития лимнофильного комплекса зоопланктона. Несмотря на это, еще на протяжении 50 км ниже плотины Усть-Илимской ГЭС отмечались скорости

течения не выше 0.5–0.7 м/сек. На этом участке водохранилища вода прогревалась по мере удаления от плотины. Так, на станции на 1.5 км ниже плотины она была не выше 5°C, но уже на станции 20 км выше д. Едерма (74 км ниже плотины) вода прогрелась до

19°C. Численность зоопланктона в августе на верхнем участке колебалась от 72 тыс. экз./м<sup>3</sup> (станция в 2 км ниже плотины У-Ил. ГЭС) до 420.2 тыс. экз./м<sup>3</sup> на станции на 74 км ниже плотины. На первой станции по численности доминировали циклопы, в основном науплии и младшие копепоидитные стадии (70%), на долю коловраток приходилось 27%. На станции возле д. Кеуль лидирующая роль перешла к коловраткам, они составляли 89% общей численности, среди них доминантами выступали *Keratella cochlearis* 175 тыс. экз./м<sup>3</sup>, *Synchaeta stylata* 75 тыс. экз./м<sup>3</sup>, *Keratella quadrata* и *Kellicottia longispina* по 40 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Ветвистоусые на этом участке были представлены 10 видами, относительно большая численность зарегистрирована у видов рода *Daphnia* и *Bosmina*, при лидировании *Daphnia galeata*. Численность ветвистоусых *Leptodora kindtii*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Eurycercus lamellatus*, *Sida crystallina* была ниже 5% общей плотности. Биомасса зоопланктона на верхнем участке колебалась от 103 до 1380 мг/м<sup>3</sup>. Наибольшая биомасса отмечена при максимальной численности за счет обилия популяции *Daphnia galeata* (1000 мг/м<sup>3</sup>) и *Mesocyclops leuckarti* (124 мг/м<sup>3</sup>). Средняя численность зоопланктона на этом участке зафиксирована на уровне 129±97.8 тыс. экз./м<sup>3</sup>, при биомассе 129±97.8 мг/м<sup>3</sup> (табл. 4), при этом 82% плотности сообщества зоопланктона приходилось на долю коловраток.

**Средний участок водохранилища** самый большой по протяженности – ~260 км. Температура воды на среднем участке колебалась от 19 до 21°C в поверхностном (0–5 м) слое и снижалась до 7.5–7.8°C в придонных слоях (глубина 25–50 м). На этом участке имеются заливы, которые образовались по руслам множества рек. Один из крупных заливов это Кова по руслу одноименной реки. Наиболее разнообразный состав коловраток и ракообразных зарегистрирован в заливах, откуда они попадают в открытую часть водохранилища. Так, только в заливах водохранилища, которые образовались по руслам рек, отмечены такие ветвистоусые, как *Alonella nana*, *Pleuroxus trigonellus*, *P. truncatus*, *Pseudochydorus globosus*, *Campocercus fennicus*. Только в заливах обитали коловратки *Euchlanis triquetra*, *Mytilina ventralis*. Необходимо отметить, что в период наших исследований во всех заливах отмечали цветение фитопланктона, таких видов как *Synedra acus* и *Ceratium hirundinella*. Количественные показатели зоопланктона в заливах колебались от 32 до 44 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 100–1400 мг/м<sup>3</sup>, хотя глуби-

ны не превышали 21 м и поверхностная температура была не ниже 20°C, снижаясь до 10–15°C в придонных горизонтах.

На среднем участке в силу множества заливов отмечено большое разнообразие ветвистоусых – 24 вида, против 19 и 14 Верхнего и Нижнего участков соответственно. Известно, что в первые годы существования водохранилищ в процессе минерализации органического вещества происходит вспышка численности бактериопланктона [Гак, 1975 (Gak, 1975); Кожова, Мамонтова, 1975 (Kozhova, Mamontova, 1975) и др.]. В это время в зоопланктоне ведущую роль играют тонкие фильтраторы и седиментаторы [Родина, 1950; Смирнов, 1973 и др. (Rodina, 1950; Smirnov, 1973; et al.)]. Так, в этот период структурообразующее звено по численности на 65% составляют тонкие фильтраторы-коловратки (*Keratella cochlearis*, *Kellicottia longispina*, *Keratella quadrata*) при лидирующей роли первого вида (табл. 4). Также, при этом необходимо отметить большое количество *Asplanchna priodonta*, которая питается как животной, так и растительной пищей. По данным авторов [Трибуш, 1960 (Tribush, 1960) Гиляров, 1977 (Giljrov; 1977); Матвеева, 1990 (; Matveeva, 1990)], этот вид отнесен к хищникам, она питается мелкими коловратками видами родов *Keratella*, *Polyarthra*. Другие авторы относят этот вид к факультативным хищникам [Монаков, 1998 (Monakov, 1998)]. В более поздней работе [Лазарева, 2004 (Lazareva, 2004)], автор исследовал желудки не фиксированной *Asplanchna priodonta*, учитывая живых инфузорий и коловраток, показал, что в Рыбинском водохранилище этот вид характеризуется смешанным питанием, в ее рационе высокая доля простейших. Нами были проанализированы фиксированные особи *Asplanchna priodonta* на сканирующем микроскопе. Анализ показал, что ротовой аппарат принадлежит *Asplanchna priodonta*, в ее желудке от 3 до 6 экз. *Keratella cochlearis*, также присутствовали клетки диатомовых водорослей. Из ветвистоусых ракообразных огромный вклад в количественные показатели на всех створах водохранилища у *Daphnia galeata*. Большой вклад в биомассу зоопланктона давала *Asplanchna priodonta*. При этом необходимо отметить, что в Богучанском водохранилище уже в первые годы его существования обитает *Asplanchna priodonta* в форме шара и эллипса. На Верхнем участке у этого вида форма преимущественно в виде шара, а на Среднем и Нижнем участках доминирует эллипсоидная форма. Так, при одинаковом диаметре шара и эллипса не более 250–300 мкм, длина эллипса колеблется от 1.25 до 1.35 мм. Эллипсоидная

форма *Asplanchna priodonta* в Братском водохранилище появилась на 34 г. его существования, также эта форма аспланхны характерна и для Усть-Илимского водохранилища [Шевелева и др., 2012 (Sheveleva et al., 2012)]. Количественные показатели зоопланктона на Среднем участке имели большой размах колебаний. Так, на разрезах, где глубины не превышали 20 м, количественные показатели достигали максимальных значений: численность колебалась от 476 до 117 тыс. экз./м<sup>3</sup>, при биомассе 1580–5000 мг/м<sup>3</sup>. На станциях с глубинами более 50 м численность в среднем для столба воды колебалась от 25.7 до 34.8 тыс. экз./м<sup>3</sup>, при биомассе от 1000 до 3000 мг/м<sup>3</sup>. Максимальная плотность фауны планктона на всех точках отмечена в горизонте 0–5 м, при температуре воды 20°C, главным образом за счет коловраток. Так, на станции р. Недокура (232 км ниже плотины Усть-Илимской ГЭС) численность зоопланктона в горизонте 0–5 м была 200 тыс. экз./м<sup>3</sup> и снижалась до 15 тыс. экз./м<sup>3</sup> в горизонте 25–50 м. При этом, в слое 0–5 м лидировали коловратки, они составляли 50% численности зоопланктона, из них численность *Asplanchna priodonta* была 57 тыс. экз./м<sup>3</sup> (29%), а в горизонте 25–50 м доминантами выступали циклопы *Cyclops kolensis* и *Cyclops abyssorum*, составляя 10.6 тыс. экз./м<sup>3</sup>.

Средняя численность и биомасса зоопланктона на Среднем участке была немногим ниже, чем на Верхнем, но биомасса в 3.6 раза больше, чем на вышерасположенном участке (табл. 4).

**Нижний участок водохранилища** самый короткий по протяженности, его длина ~10 км. В составе его зоопланктона преобладают ракообразные, которые представлены 20 видами, из них 11 – ветвистоусых (*Leptodora kindtii*, *Daphnia galeata*, *D. longiremis*, *Sida crystallina*, *Bosmina crassicornis*, *B. longirostris*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Chydorus sphaericus*, *Eurycercus lamellatus*, *Polyphemus pediculus*, *Ceriodaphnia affinis*). Также разнообразна фауна веслоногих ракообразных – 9 видов (*Cyclops kolensis*, *C. abyssorum*, *Heterocope appendiculata*, *Neutrodiaptomus incongruens*, *Eudiaptomus graciloides*, *Macrocylops*

*albidus*, *Megacyclops viridis*, *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops crassus*). Коловратки уступают по разнообразию. Исследования, проведенные во все сезоны года, выявили в составе только 10 видов (табл. 2), при обилии по численности *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *Pompholyx sulcata*, *Polyarthra dolichoptera*, *Asplanchna priodonta*. В единичных экземплярах в планктоне отмечены *Keratella quadrata* и *Cephalodella gibba*. Основу количественных показателей определяли также ракообразные (табл. 4). Из них в структурообразующее ядро по численности входили в период открытой воды теплолюбивые циклопы *Mesocyclops leuckarti* + *Thermocyclops crassus* (29%) и диаптомус *Neutrodiaptomus incongruens* (7%). Последний вид формировал и существенную часть биомассы зоопланктона. Из ветвистоусых многочисленными были *Daphnia galeata* (19%) и *Bosmina crassicornis* (13%). На Нижнем участке водохранилища наблюдается нарастание численности зоопланктона к плотине. Так, на разрезе пос. Балтурино плотность зоопланктона была 37.6, р. Рожково – 48.0 и в приплотинной части – 50.5 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Биомасса зоопланктона колебалась от 1150 на приплотинной части до 1890 мг/м<sup>3</sup> на створе р. Рожково. На приплотинной самой глубоководной части по сравнению с двумя вышележащими участками было относительно много стенотермных ракообразных, таких как *Cyclops kolensis* (19 тыс. экз./м<sup>3</sup>), *C. abyssorum* (0.1 тыс. экз./м<sup>3</sup>), *Daphnia longiremis* (1.6 тыс. экз./м<sup>3</sup>), когда на вышележащих створах численность этих видов была на порядок ниже. В то же время на разрезах пос. Балтурино и р. Рожково, где глубины не превышали 30–40 м обильными были *Daphnia galeata* (8 тыс. экз./м<sup>3</sup>), *Asplanchna priodonta* (10–12 тыс. экз./м<sup>3</sup>), по численности *Bosmina crassicornis* (3.4 и 3.7 тыс. экз./м<sup>3</sup>) в 2.2 раза уступала в приплотинной части водохранилища. В среднем численность зоопланктона Нижнего участка была в 2.6–2.8 раза ниже Среднего и Верхнего участков, а биомасса (1460±225 мг/м<sup>3</sup>), как и следовало ожидать в 1.4 раза ниже Среднего, но в 2.5 раза выше Верхнего участков.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Зарегулирование нижнего участка Ангары и образование Богучанского водохранилища, ниже плотины Усть-Илимской ГЭС, создало благоприятные условия для развития фауны планктона в нем. Прослежено формирование зоопланктонного сообщества Верхнего участка водохранилища с первых (2013–2015) лет его заполнения. Уже в 2016 г. отмечен подпор плотины Усть-Илимской ГЭС, т.е. практически

отсутствовал речной участок с большими скоростями течения, которые губительно действовали на лимнофилов. По мере заполнения водохранилища количественные показатели зоопланктона увеличивались, так же как и возрастала доля лимнофилов в доминантном ядре. Так, численность зоопланктона от 2013 к 2016 гг. увеличивалась: 4.7±3.6; 7.3±2.5; 19±12.8 и 129±97.8 тыс. экз./м<sup>3</sup> соответственно.

Установлено, что зоопланктон Верхнего участка Богучанского водохранилища сходен по разнообразию фауны коловраток, ракообразных и комплексу доминантов с выше расположенным Усть-Илимским водохранилищем.

Значительную роль в структурирующем комплексе зоопланктона водохранилища играет сток лимнофилов-ракообразных и коловраток из вышерасположенного водохранилища и процесс становления доминантного ядра фауны планктона в Богучанском водохранилище будет коротким. В период наших исследований (2013–2017 гг.) фауна планктона включала 84 вида, из 49 родов и 23 семейств. В составе зоопланктона водохранилища отмечены байкальские эндемики (коловратки – 5 видов, ракообразные – 2 вида), поступающие сюда транзитом из Иркутского и Братского водохранилищ. Видовой состав коловраток, ракообразных и комплекс доминантов Богучанского водохранилища, которое является самым северным в каскаде Ангарских ГЭС, имеет большое сходство (85%) с Усть-Илимским водохранилищем.

Относительная и абсолютная доля коловраток в сообществе зоопланктона уменьшается от Верхнего участка к Нижнему (82, 65 и 34% соответственно), а доминирование ракообразных носит противоположный характер – от 18% на Верхнем участке до 66% на Нижнем.

Общими доминантными видами на всех участках водохранилища выступали *Keratella cochlearis* (17–51%), *Kellicottia longispina* (8–22%), *Daphnia galeata* (14–26%), *Mesocyclops leuckarti*+*Thermocyclops crassus* (15–32%). Горизонтальное распределение численности и биомассы зоопланктона по акватории водохранилища носит мозаичный характер. Наибольшие средние значения плотности фауны планктона отмечены на Верхнем участке  $129 \pm 97.8$  тыс. экз./м<sup>3</sup>, минимальные –  $45.7 \pm 3.9$  тыс. экз./м<sup>3</sup> на Нижнем участке. Средние значения биомассы зоопланктона на участках колебались от  $2080 \pm 676$  мг/м<sup>3</sup> на Среднем участке,  $1460 \pm 225$  мг/м<sup>3</sup> и  $576 \pm 317$  мг/м<sup>3</sup> на Нижнем и Верхнем соответственно.

Пространственное распределение планктонных ракообразных в Богучанском водохранилище, будет связано с распределением молоди рыб, большинство из которых питается планктоном. Наличие крупных особей пелагического комплекса копепоид (*Cyclops abyssorum*, *Neutrodiaptomus ingongruens*, *Eudiaptomus graciloides*, *Heterocope appendiculata*) и кладоцер (виды родов *Daphnia* и *Simocephalus*, *Polyphemus pediculus*, *Bosmina crassicornis*, *Leptodora kindtii*, *Syda crystallina*) в заливах и на мелководьях послужат ценным и предпочитаемым кормом для всей молоди рыб и рыб-планктофагов.

Работа выполнена при частичной поддержке госбюджетной темы (№ 0345-2016-009) (2017–2019).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андрюс А.А., Рябоконь Ю.И., Пережилин А.И. Особенности проведения работ по лесосводке и лесочистке в ложах водохранилищ, строящихся ГЭС. Реки Сибири: Материалы VI Международной научно-практической конференции. Красноярск, 22–24 марта 2011. Красноярск: КРОЭО “ПЛОТИНА”, 2011. С. 25–28.
- Авакян А.Б., Литвинов А.С., Ривьер И.К. Опыт 60-летней эксплуатации рыбинского водохранилища // Водные ресурсы, 2002. Т. 29. № 1. С. 5–16.
- Бакина М.П. Зоопланктон // Биология Усть-Илимского водохранилища. Новосибирск: Наука. 1987. С. 111–139.
- Башарова Н.И. Ракообразные пелагиали Братского водохранилища // Экологические исследования водоемов Сибири. Иркутск: Изд-во ИГУ. 1978. С. 3–32.
- Башарова Н.И., Шевелева Н.Г. Основные особенности формирования зоопланктона Ангаро-Енисейских водохранилищ // Гидробиол. журн., 1993. Т. 29, № 1. С. 9–15.
- Башарова Н.И., Шевелева Н.Г. Зоопланктон и качество воды Иркутского водохранилища // Водные ресурсы, 1995. Т. 22. № 5. С. 602–609.
- Водохранилища и их воздействие на окружающую среду. М.: Наука. 1986. 368 с.
- Воробьева С.С., Шевелева Н.Г., Рожкова Н.А. Планктон и бентос реки Вихоревки и Усть-Вихоревского залива Усть-Илимского водохранилища // Озерные экосистемы: Биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Материалы II Международной научной конференции 22–26 сентября 2003 г. Минск-Нарочь. Минск. 2003. С. 413–415.
- Гак Д.З. Бактериопланктон и его роль в биологической продуктивности водохранилищ. М.: Наука. 1975. 254 с.
- Гиляров А.М. Наблюдения над составом пищи коловраток рода *Asplanchna* // Зоол. журн., 1977. Т. 56. вып. 12. С. 1874–1876.
- Кожова О.М., Мамонтова Л.М. Изменения количества бактериопланктона Братского водохранилища в период его стабилизации // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Тез. Докл. Новосибирск. 1975. С. 76–80.
- Котов А.А. Фаунистические комплексы Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) Восточной Сибири и Дальнего востока // Зоол. Журн., 2016. Т. 95. № 7. С. 748–768.

- Кривенкова И.Ф., Шевелева Н.Г., Евстигнеева Т.Д. Зоопланктон в водотоках бассейна реки на территории хребта Удокан (Калараский район забайкальского края) // Ученые записки Заб ГПИУ. Сер. Естественные науки, 2012. № 1. С. 51–58.
- Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР (Rotatoria). Подкласс Eurotatoria (отряды Ploima, Monimetrochida, Paedotrochida). Ленинград: Наука, 1970. 744 с.
- Лазарева В.И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. Москва, 2010. Товарищество научных изданий КМК. 183 с.
- Лазарева В.И. Сезонный цикл развития и питание хищных коловраток рода *Asplanchna* в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод, 2004. № 4. С. 59–68.
- Маркевич Г.И. Историческая реконструкция филогенеза коловраток как основа построения их макросистемы // Коловратки: Материалы Третьего Всесоюзного симпозиума по коловраткам. Л.: Наука. 1990. С. 140–156.
- Матвеева Л.К. Анализ содержимого желудков *Asplanchna priodonta* Gosse и оценка ее пресса на популяцию *Keratella cochlearis* (Gosse) озера Глубокого // Коловратки: Материалы третьего всес. Симп. Л.: Зоол. Ин-т РАН. 1990. С. 45–49.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГОСНИОРХ, 1984. 33 с.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Ин-т популяции, экологии и эволюции РАН. 1998. 320 с.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2010. 495 с.
- Пидгайко М.Л. Биологическая продуктивность водохранилищ Волжского каскада // Водохранилища Волжско-Камского каскада и их рыбохозяйственное значение. Л.: Гос. Ин-т речн. и рыб. хоз-ва. 1978. Т. 138. С. 45–82.
- Полетаева В.И., Пастухов М.В., Бычинский В.А., Долгих П.Г. Биогенные элементы и кислородный режим Богучанского водохранилища в период его заполнения // Проблемы региональной экологии. 2016. № 5. С. 64–69.
- Полетаева В.И., Пастухов М.В., Загоруйко Н.А. особенности изменения гидрохимического режима Богучанского водохранилища в период его заполнения // Метеорология и гидрология, 2018. № 7. С. 97–108.
- Понкратов С.Ф. Перспективы рыбохозяйственного использования Богучанского водохранилища // Вестник рыбохозяйственной науки, 2014. Том 1. № 3 (3). Июль. С. 29–40.
- Родина А.Г. Экспериментальное исследование питания дафний // Тр. Всесоюз. Гидробиол. об-ва АН СССР, 1950. Т. 2. С. 169–193.
- Смирнов Н.Н. Морфофункциональные типы питания ветвистоусых ракообразных (Cladocera, Crustacea) // Трофология водных животных. Итоги и задачи. М.: Наука, 1973. С. 164–169.
- Сорокикова Л.М., Онищук Н.А., Башенхаева Н.В., Сакирко М.В., Томберг И.В., Погодаева Т.В., Сёзько Н.П., Маринайте И.И., Жученко Н.А. Химический состав и качество воды Богучанского водохранилища впервые годы наполнения // Международная конференция “Пресноводные экосистемы – современные вызовы”. Иркутск: ООО “Мегапринт”. 2018. С. 323–324.
- Стрелецкая Э.А. Обзор фауны коловраток (Rotatoria), ветвистоусых (Cladocera) и веслоногих ракообразных (Copepoda) бассейна реки Анадырь // Сибирский экологический журнал. 2010. № 4. С. 649–662.
- Ривьер И.К. Зоопланктон // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыборазведения. Ярославль. 2000. С. 175–195.
- Трибуш Т.М. Некоторые наблюдения над коловратками семейства Asplanchnidae Рыбинского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. 1960. № 6. С. 18–19.
- Шевелева Н.Г., Башарова Н.И. Видовой и доминантный состав зоопланктона водохранилищ Ангара-Унгейского каскада // Новое в изучении флоры и фауны Байкала и его бассейна. Иркутск: Изд-во ИГУ, 1988. С. 32–42.
- Шевелева Н.Г., Воробьева С.С. Состояние и развитие фито- и зоопланктона нижнего участка Ангары, прогноз формирования планктона в Богучанском водохранилище // Журн. Сиб. Федерал. Ун-та. Биология, 2009. № 3. С. 313–326.
- Шевелева Н.Г., Пастухов М.В. Зоопланктон Братского водохранилища в 2006–2007 гг. // Бюл. МОИП. отд. биол. 2009. Т. 114. Вып.6. С. 9–14.
- Шевелева Н.Г., Поповская Г.И., Пастухов М.В., Алиева В.И. Оценка современного состояния зоопланктона заливов Братского водохранилища // Бюл. МОИП. отд. биол. 2012. Т. 117. Вып.4. С. 37–47.
- Шевелева Н.Г., Пастухов М.В., Зайцева Е.П., Полетаева В.И. Сообщество зоопланктона верхнего участка Богучанского водохранилища в период его заполнения // География и природные ресурсы, 2016. № 6. С. 81–85.
- Шульга Е.Л. Формирование зоопланктона Братского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск. 1973. 40 с.
- Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ. 2001. 427 с.
- Einsle U. Copepoda: Cyclopoida. Genera Cyclops, Megacyclops, Acanthocyclops / Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World. Vol. 10. SPb.: Academic Publishing. 1996. 83 p.
- Kiefer F. Freilebende Copepoda. Zooplankton der Binnengewässer. Teil 2 // Binnengewässer. 1978. Bd. 26. Teil 2. S. 1–343.
- Segers H. Rotifera. Volume 2: The Lecanidae (Monogononta) / Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World. SPb.: Academic Publishing BV. 1995. 226 p.

## REFERENCES

- Andriyas A.A., Ryabokon' Yu.I., Perezhilin A.I. Osobennosti provedeniya rabot po lesosvodke i lesoochistke v lozhah vodohranilishch, stroyashchihsya GES [Features of work on logging and forest cleaning in the beds of reservoirs under construction of hydroelectric power plants]. *Reki Sibiri: Materialy VI Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoy konferencii. Krasnoyarsk, 22–24 marta 2011.* Krasnoyarsk, KROEO "PLOTINA", 2011, pp. 25–28. [In Russian]
- Avakyan A.B., Litvinov A.S., Riv'er I.K. Opyt 60-letnej ekspluatatsii rybinskogo vodohranilishcha [Experience of 60 years of operation of the Rybinsk reservoir]. *Vodnye resursy*, 2002, vol. 29, no. 1, pp. 5–16. [In Russian]
- Bakina M.P. Zooplankton. *Biologiya Ust'-Ilimskogo vodohranilishcha* [Biology of the Ust'-Ilimsk reservoir]. Novosibirsk, Nauka, 1987, pp. 111–139. [In Russian]
- Basharova N.I. Rakobraznye pelagiali Bratskogo vodohranilishcha. *Ekologicheskie issledovaniya vodoemov Sibiri* [Ecological studies of water bodies of Siberia]. Irkutsk, Izd-vo IGU, 1978, pp. 3–32. [In Russian]
- Basharova N.I., Sheveleva N.G. Osnovnye osobennosti formirovaniya zooplanktona Angaro-Enisejskih vodohranilishch [The main features of the formation of zooplankton in the Angara-Yenisei reservoirs]. *Gidrobiol. zhurn.*, 1993, vol. 29, no. 1, pp. 9–15. [In Russian]
- Basharova N.I., Sheveleva N.G. Zooplankton i kachestvo vody Irkutskogo vodohranilishcha [Zooplankton and water quality of the Irkutsk reservoir]. *Vodnye resursy*, 1995, vol. 22, no. 5, pp. 602–609. [In Russian]
- Einsle U. Copepoda: Cyclopoida. Genera Cyclops, Megacyclops, Acanthocyclops. *Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World*. Vol. 10. SPb., Academic Publishing, 1996, 83 p.
- Ekologicheskie problemy Verhnej Volgi* [Ekologicheskiye problemy Verkhney Volgi]. Yaroslavl', Izdatel'stvo YaGTU, 2001. 427 s.
- Gak D.Z. *Bakterioplankton i ego rol' v biologicheskoy produktivnosti vodohranilishch* [Bacterioplankton and its role in the biological productivity of reservoirs] M., Nauka, 1975, 254 p. [In Russian]
- Gilyarov A.M. Nablyudeniya nad sostavom pishchi kolovratok roda Asplanchna [Observations on the food composition of rotifers of the genus Asplanchna]. *Zool. zhurn.*, 1977, bd. 56. vol. 12, pp. 1874–1876. [In Russian]
- Kiefer F. Freilebende Copepoda. Zooplankton der Binnengewässer. Teil 2. *Binnengewässer*, 1978, Bd. 26, Teil 2, pp. 1–343.
- Kotov A.A. Faunisticheskie komplekсы Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) Vostochnoj Sibiri i Dal'nego vostoka [Faunistic assemblages of Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) in Eastern Siberia and the Far East]. *Zool. Zhurn.*, 2016, vol. 95, no. 7, pp. 748–768. [In Russian]
- Kozhova O.M., Mamontova L.M. Izmeneniya kolichestva bakterioplanktona Bratskogo vodohranilishcha v period ego stabilizatsii. *Krugovorot veshchestva i energii v ozernyh vodoemah*. [The cycle of matter and energy in lake reservoirs]. Novosibirsk, Nauka, 1975, pp. 76–80. [In Russian]
- Krivenkova I.F., Sheveleva N.G., Evstigneeva T.D. Zooplankton v vodotokah bassejna reki na territorii hrebta Udokan (Kalaraskij rajon zabajkal'skogo kraja) [Zooplankton in watercourses of the river basin on the territory of the Udokan ridge (Kalara district of the Trans-Baikal Territory)]. *Uchenye zapiski Zab GGPU. Ser. Estestvennye nauki*, 2012, no. 1, pp. 51–58. [In Russian]
- Kutikova L.A. *Kolovratki fauny SSSR (Rotatoria). Podklass Eurotatoria (otryady Ploima, onimotrochida, Paedotrochida)* [Rotifers of the fauna of the USSR (Rotatoria). Subclass Eurotatoria (orders Ploima, onimotrochida, Paedotrochida)] Leningrad, Nauka, 1970, 744 p. [In Russian]
- Lazareva V.I. Sezonnyj cikl razvitiya i pitaniye hishchnyh kolovratok roda Asplanchna v Rybinskom vodohranilishche [Seasonal development cycle and feeding of predatory rotifers of the genus Asplanchna in the Rybinsk Reservoir]. *Inland Water Biology*, 2004, vol. 4, pp. 59–68. [In Russian]
- Lazareva V.I. *Struktura i dinamika zooplanktona Rybinskogo vodohranilishcha* [The structure and dynamics of zooplankton in the Rybinsk reservoir] M., Tovarishestvo nauchnyh izdanij KMK, 2010, 183 p. [In Russian]
- Markevich G.I. Istoricheskaya rekonstrukciya filogeneza kolovratok kak osnova postroeniya ih makrosistemy. *Kolovratki: Materialy tret'ego vsesoyuznogo simpoziuma* [Historical reconstruction of rotifers phylogenesis as the basis for building their macrosystem. Rotifers: Materials of the third all-union symposium]. L., Nauka, 1990, pp. 140–156. [In Russian]
- Matveeva L.K. Analiz sodержimogo zheludkov Asplanchna priodonti Gosse i ocenka ee pressa na populyaciyu Kera-tella cochlearis (Gosse) ozera Glubokogo. *Kolovratki: Materialy tret'ego vsesoyuznogo simpoziuma* [Rotifers: Materials of the third all-union symposium]. L., Nauka, 1990, pp. 45–49. [In Russian]
- Metodicheskie rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoemah. Zooplankton i ego produkcija* [Methodical recommendations for the collection and processing of materials for hydrobiological research in freshwater reservoirs. Zooplankton and its products]. L., GOSNIORH, 1984, 33 p. [In Russian]
- Monakov A.V. *Pitanie presnovodnykh bespozvonochnykh* [Freshwater invertebrate nutrition] M., In-t populyacii, ekologii i evolyucii RAN, 1998, 320 p. [In Russian]
- Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnykh vod Evropejskoj Rossii. T. 1. Zooplankton* [Identification Keys to Zooplankton and Zoobenthos from the Fresh Waters of European Russia, Vol. 1: Zooplankton]. M., Tovarishestvo nauchnyh izdanij KMK, 2010, 495 p. [In Russian]
- Pidgajko M.L. Biologicheskaya produktivnost' vodohranilishch Volzhskogo kaskada. *Vodohranilishcha Volzhsko-Kamskogo kaskada i ih rybohozyajstvennoe znachenie* [Reservoirs of the Volga-Kama cascade and their fishery value]. L., Gos. In-t rechn. i ryb. hoz-va, 1978, vol. 138, pp. 45–82. [In Russian]

- Poletaeva V.I., Pastuhov M.V., Bychinskij V.A. Dolgih P.G. Biogennye elementy i kislorodnyj rezhim Boguchanskogo vodohranilishcha v period ego zapolneniya [Biogenic elements and oxygen regime of the Boguchansky reservoir during its filling]. *Problemy regional'noj ekologii*, 2016, no. 5. pp. 64–69. [In Russian]
- Poletaeva V.I., Pastuhov M.V., Zagorul'ko N.A. Osobennosti izmeneniya gidrohimicheskogo rezhima Boguchanskogo vodohranilishcha v period ego zapolneniya [Features of changes in the hydrochemical regime of the Boguchansky reservoir during the period of its filling]. *Meteorologiya i gidrologiya*, 2018, no. 7, pp. 97–108. [In Russian]
- Ponkratov S.F. Perspektivy rybohozyajstvennogo ispol'zovaniya Boguchanskogo vodohranilishcha [Prospects for the fishery use of the Boguchansky reservoir]. *Vestnik rybohozyajstvennoj nauki*, 2014, vol. 1, no. 3, pp. 29–40. [In Russian]
- Riv'er I.K. Zooplankton. *Sovremennaya ekologicheskaya situatsiya v Rybinskom i Gor'kovskom vodohranilishchah: sostoyanie biologicheskikh soobshchestv i perspektivy ryborazvedeniya* [Modern ecological situation in Rybinsk and Gorky reservoirs: the state of biological communities and perspectives of fish reproduction]. Yaroslavl', Izdatel'stvo YaGTU, 2000, pp. 175–195. [In Russian]
- Rodina A.G. Eksperimental'noe issledovanie pitaniya dafnij [Experimental Study of Daphnia Nutrition]. *Tr. Vsesoyuz. Gidrobiol. ob-va AN SSSR*, 1950, vol. 2, pp. 169–193. [In Russian]
- Segers H. Rotifera. Volume 2: The Lecanidae (Monogononta). *Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Cointinental Waters of the World*. SPb., Academic Publishing BV, 1995, 226 p.
- Sheveleva N.G., Basharova N.I. Vidovoj i dominantnyj sostav zooplanktona vodohranilishch Angaro-Unisejskogo kaskada. *Novoe v izuchenii flory i fauny Bajkala i ego bassejna* [New in the study of flora and fauna of Baikal and its basin]. Irkutsk, Izdatel'stvo IGU, 1988, pp. 32–42. [In Russian]
- Sheveleva N.G., Pastuhov M.V. Zooplankton Bratskogo vodohranilishcha v 2006–2007 gg. [Zooplankton of the Bratsk Reservoir in 2006–2007]. *Byul. MOIP. otd. biol.*, 2009, vol. 114, no. 6, pp. 9–14. [In Russian]
- Sheveleva N.G., Pastuhov M.V., Zajceva E.P., Poletaeva V.I. Soobshchestvo zooplanktona verhnego uchastka Boguchanskogo vodohranilishcha v period ego zapolneniya [Zooplankton community in the upper section of the Boguchansky reservoir during its filling]. *Geografiya i prirodnye resursy*, 2016, no. 6, pp. 81–85. [In Russian]
- Sheveleva N.G., Popovskaya G.I., Pastuhov M.V., Alieva V.I. Ocenka sovremennogo sostoyaniya zooplanktona zalivov Bratskogo vodohranilishcha [Assessment of the current state of zooplankton in the bays of the Bratsk reservoir]. *Byul. MOIP. otd. biol.*, 2012, vol. 117, no. 4, pp. 37–47. [In Russian]
- Sheveleva N.G., Vorob'eva S.S. Sostoyanie i razvitie fito- i zooplanktona nizhnego uchastka Angary, prognoz formirovaniya planktona v Boguchanskom vodohranilishche [Condition and development of phyto- and zooplankton in the lower part of the Angara, forecast of the formation of plankton in the Boguchanskoye reservoir]. *Zhurn. Sib. Federal. Un-ta. Biologiya*, 2009, no. 3, pp. 313–326. [In Russian]
- Shul'ga E.L. Formirovanie zooplanktona Bratskogo vodohranilishcha [Formation of zooplankton of the Bratsk reservoir]. *Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk*. Irkutsk, 1973, 40 p. [In Russian]
- Smirnov N.N. Morfofunkcional'nye tipy pitaniya vetvistousykh rakoobraznykh (Cladocera, Crustacea). *Trofologiya vodnykh zhivotnykh Itogi i zadachi* [Trophology of aquatic animals. Results and objectives]. M., Nauka, 1973, pp. 164–170. [In Russian]
- Sorokovikova L.M., Onishchuk N.A., Bashenhaeva N.V., Sakirko M.V., Tomberg I.V., Pogodaeva T.V., Sez'ko N.P., Marinajta I.I., ZHuchenko N.A. Himicheskij sostav i kachestvo vody Boguchanskogo vodohranilishcha v pervye gody napolneniya. *Mezhdunarodnaya konferenciya "Presnovodnye ekosistemy – sovremennye vyzovy"* [International Conference "Freshwater Ecosystems – Contemporary Challenges"]. Irkutsk, OOO "Megaprint", 2018, pp. 323–324. [In Russian]
- Streleckaya E.A. Obzor fauny kolovratok (Rotatoria), vetvistousykh (Cladocera) i veslonogih rakoobraznykh (Copepoda) bassejna reki Anadyr' [Overview of the fauna of rotifers (Rotatoria), cladocera and copepods (Copepoda) in the Anadyr River basin]. *Sibirskij ekologicheskij zhurnal*, 2010, no. 4, pp. 649–662. [In Russian]
- Tribush T.M. Nekotorye nablyudeniya nad kolovratkami semeystva Asplanchnidae Rybinskogo vodohranilishcha [Some observations on rotifers of the family Asplanchnidae of the Rybinsk Reservoir]. *Byul. In-ta biologii vodohranilishch*, 1960, no. 6, pp. 18–19. [In Russian]
- Vodohranilishcha i ih vozdejstvie na okruzhayushchuyu sredu* [Reservoirs and their impact on the environment]. M., Nauka, 1986, 368 p. [In Russian]
- Vorob'eva S.S., Sheveleva N.G., Rozhkova N.A. Plankton i bentos reki Vihorevki i Ust'-Vihorevskogo zaliva Ust'-Ilimskogo vodohranilishcha. *Ozernye ekosistemy: Biologicheskie processy, antropogennaya transformaciya, kachestvo vody. Materialy II Mezhdunarodnoj nauchnoj konferencii 22–26 sentyabrya 2003 g. Minsk-Naroch'* [Lake ecosystems: Biological processes, anthropogenic transformation, water quality. Materials of the II International Scientific Conference September 22–26, 2003 Minsk-Naroch']. Minsk, 2003, pp. 413–415. [In Russian]

## **FORMATION OF ZOOPLANKTON IN THE BOGUCHANY RESERVOIR DURING ITS FILLING**

**N. G. Sheveleva**

*Limnological Institute of the Siberian Branch of Russian Academy of Sciences,  
664033 Irkutsk, Ulan-Batorskaya, 3, Russia, e-mail: shevn@lin.irk.ru*

For the first time, we present the materials of the spatial distribution of qualitative and quantitative indicators of zooplankton in the first year of top water level (TWL) in the Boguchany Reservoir. We indicate the dynamics of the formation of the zooplankton community in the Upper section of the reservoir during its filling (from 2013 to 2015). The Irkutsk, Bratsk, and Ust-Ilimsk reservoirs influence the composition and structure of zooplankton in the Boguchany Reservoir that closes the cascade of the Angara HPPs, and there is a great similarity of the crustacean and rotifer fauna with the upstream artificial reservoirs. During the study period (from 2013 to 2017), the plankton fauna included 84 species from 49 genera and 23 families. The horizontal distribution of quantitative indicators throughout the water area of the reservoir had a mosaic pattern. The relative and absolute proportion of rotifers in the composition of zooplankton decreased from the Upper section to the Lower one, and the dominance of crustaceans was opposite. Due to this, the maximum number ( $129 \pm 97.8$  thou ind./m<sup>3</sup>) of zooplankton was recorded in the Upper section, and the biomass ( $2080 \pm 676$  mg/m<sup>3</sup>) – in the Lower section. The obtained unique data on the composition, structure and quantitative development of zooplankton in the Boguchany Reservoir during its formation and filling are important for further monitoring of its state, including the assessment of the feeding of planktonophagous fish and juvenile fish.

*Keywords:* zooplankton, Boguchanskoe reservoir, Angara River, species composition, horizontal distribution, abundance, biomass



## Биология и экология водных и прибрежно-водных растений

УДК 581.553

### ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОСТИ КРУПНЫХ ОЗЕР ОНЕЖСКОГО ПОЛУОСТРОВА (НА ПРИМЕРЕ ОЗЕР МУРАКАНСКОЕ И БОЛЬШОЕ ВЫГОЗЕРО)

Д. С. Мосеев<sup>1</sup>, А. В. Крашенинников<sup>2,3</sup>, А. В. Брагин<sup>4</sup>, А. В. Лохов<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН,

117997, Москва, Никитинский пр., 36, e-mail: viking029@yandex.ru

<sup>2</sup> Пермский государственный национальный университет,

614990, Пермь, ул. Букирева, 15, e-mail: krasheninnikov2005@yandex.ru

<sup>3</sup> Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,

685000 Магадан, ул. Портовая, 18, e-mail: krasheninnikov2005@yandex.ru

<sup>4</sup> Национальный парк “Кенозерский”,

163001, Архангельск, ул. Набережная Северной Двины, 78, e-mail: aapaboloto@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.12.2020

Актуальной темой в национальных парках Архангельской области остается изучение растительности пресноводных озер, что важно и для национального парка “Онежское Поморье”, который находится в северной части Онежского полуострова и расположен вдоль побережий Онежского и Двинского заливов Белого моря. В данной статье рассмотрена пространственная структура водной и прибрежно-водной растительности двух крупных озер Онежского полуострова – Мураканского и Большого Выгозера, представленная в виде экологических рядов ассоциаций растительных сообществ. В обсуждении статьи приведена сравнительная характеристика растительности озер. Зона литорали слабо развита в обоих озерах, что зависит от открытости акваторий ветрам северных направлений. Показано, что видовой состав и структура растительности оз. Большое Выгозеро больше зависит от прозрачности воды и повышенной кислотности. Данные факторы определяют развитие тростниковых, осоковых и моховых сообществ в озере, из ассоциаций *Phragmitetum australis fontinaliosum dalecarlicae*, *P. australis caricosum aquatilis*, *Caricetum aquatilis*. В оз. Мураканское высокая прозрачность воды и слабощелочные показатели pH, способствуют развитию сообществ рдестов – *Potamogeton alpinus*, *P. praelongus* и сообществ ассоциации *Lobelia dortmanna* *isoetum echinosporae*.

**Ключевые слова:** водная и прибрежно-водная растительность, национальный парк “Онежское Поморье”, озеро Большое Выгозеро, озеро Мураканское, факторы абиотической среды.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-41-51

### ВВЕДЕНИЕ

Водная растительность – важная составляющая часть целостных экосистем озер и рек. На территории Архангельской области изучению водной и прибрежно-водной флоры и растительности посвящены ряд работ: [(Вехов, 1994, 1998; 2000 (Vekhov, 1994, 1998, 2000); Чемерис, Бобров, 2020 (Chemeris, Bobrov, 2020); Мосеев, Дровнина, 2017 (Moseev, Drovkina, 2017))]. Тем не менее, водная растительность озер и рек Онежского полуострова на севере Архангельской области изучена слабо. Поэтому, эта тема очень актуальна для территории национального парка “Онежское Поморье”, в пределах которого расположены два крупных озера: Мураканское и Большое Выгозеро.

Описания водной растительности с позиции доминантно-детерминантного подхода приведены для некоторых малых озер парка [Глушенков, 2015 (Glushenkov, 2015)].

Закономерности распределения водной растительности в озерах, отражают экологические ряды. Под экологическим рядом принято понимать непрерывную, взаимопереходящую

цепь растительных сообществ в соответствии с изменяющимися абиотическими факторами среды [Александрова, 1969 (Aleksandrova, 1969); Уиттекер, 1980 (Uittekер, 1980)].

Водная и прибрежно-водная растительность в озерах занимает специфичную зону литорали, (названную по аналогии с литоралью морей).

В пространственной структуре растительности литоральной зоны озер можно выделить несколько растительных формаций, характеризующихся преобладанием макрофитов однородных экологических групп [Сборник, 2001 (Collection..., 2001)]: 1) формация прибрежно-водных растений, в наших озерах представлена осоковыми сообществами, либо лобелиевыми сообществами, расположенными вдоль береговой линии озер, 2) сообщества формации воздушно-водных растений (гелофитов) занимают участки литорали, глубже пояса формации прибрежно-водных растений, 3) сообщества формации растений с плавающими листьями (плейстофитов) расположены

глубже пояса формации гелофитов, 4) сообщества формации погруженных в воду растений (гидатофитов), замыкают ряд поясности по направлению к середине акватории озера.

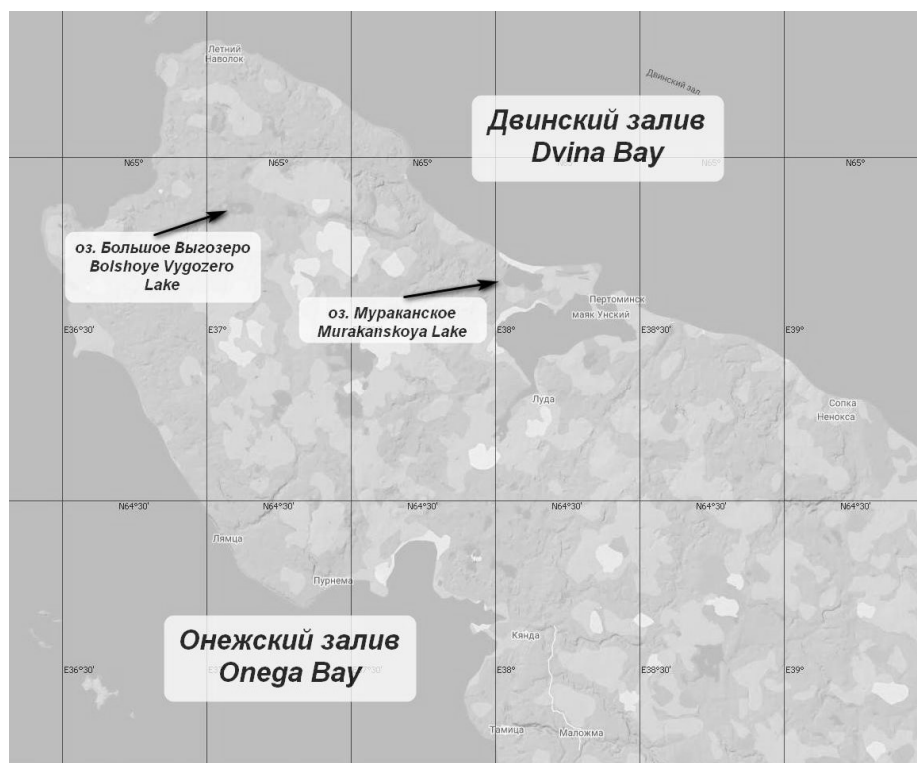
Отметим, что для большинства озер северной подзоны тайги, к которым относятся

озера Мураканское и Большое Выгозеро характерно слабое развитие сообществ погруженных растений (гидатофитов), что, вероятно, связано со слабой эвтрофикацией вод.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проведены нами в ходе экспедиций в национальный парк “Онежское Поморье” (Особо-охраняемая природоохранная территория национальный парк “Онежское Поморье”, организована в 2013 г.), в июле

2017 г. на оз. Большое Выгозеро (64°34'30.78" с. ш. 42°56'40.51" в. д.) и Малое Выгозеро и сентябре 2020 г. на оз. Мураканское (64°49.725' с. ш. 38°09.015' в. д.) (рис. 1).



**Рис. 1.** Карта-схема расположения озер Большое Выгозеро и Мураканское на Онежском полуострове Архангельской области.

**Fig. 1.** Schematic map of the Onega peninsula of the Arkhangelsk region with the location of Bolshoye Vygozero Lake and Murakanskoye Lake.

Водная и прибрежно-водная растительность изучалась методом профилей. Профили прокладывались по направлению от береговой линии озера к акватории озера, по всей ширине литоральной зоны. На каждом профиле в пределах пробных площадок проводились описания водной растительности в сообществах однородных по условиям произрастания макрофитов для всех поясов растительности. Размер площадок зависел от размера сообществ. В основном описания проводились в пределах небольших контуров площадью 2×2 м.

На площадках определялись следующие параметры: общее проективное покрытие и покрытие по ярусам (выделялись – надводный ярус, ярус растений с плавающими листьями,

подводный), частное покрытие для каждого вида и их ярусное положение.

Пространственная структура растительности озер отображена в виде экологических рядов, составленных для растительных ассоциаций, которые выделены на основе доминантно-детерминантного подхода [Папченко, 2001, (Papchenkov, 2001)]. Метод построения экологических рядов является одним из основных приемов изучения растительности с большим количеством сукцессионных смен [Сергиенко, 2008 (Sergienko, 2008)].

Для установления связи пространственного положения фитоценозов с гидрологическими условиями озер проводились измерения глубин в литоральной зоне, а также определение типа грунта. По всему побережью озер

измерены показатели минерализации воды, pH, а в оз. Большое Выгозеро также измерено содержание кислорода.

Тип донных отложений, отобранных с помощью пробоотборника, определялся визуально. Различались илистые, песчаные, торфянистые, глинистые отложения и их смешанные типы.

Для измерения общей минерализации озерных вод и pH использовали мультиметр *Multi 3420 Set G 2FD 46 G*. Содержание растворенного кислорода измеряли на оксиметре *DO-510*.

Гидрологическая характеристика озер. Исследуемые озера находятся в пределах подзоны северной тайги на Онежском полуострове, расположенном между Двинским и Онежским заливами Белого моря.

Озеро Большое Выгозеро – 6.6 км<sup>2</sup> (660 га), с островами – 7.2 км<sup>2</sup> (7200 га).

Водоем принадлежит к бассейну р. Золотица, которая является самой крупной речной системой на Онежском полуострове. Ее длина составляет 27 км, площадь водосбора – 1150 км<sup>2</sup>. Из них площадь водосбора озера – 320.8 км<sup>2</sup> [Науменко и др., 2017 (Naumenko et al., 2017)]. Из оз. Большое Выгозеро вытекает протока, соединяющая оз. Большое Выгозеро с оз. Малым Выгозером. На востоке в озеро впадает малая р. Холка и при впадении образует лопастную дельту. Таким образом, Большое Выгозеро по типу водного режима, является сточным (проточным) озером. На всем протяжении береговой линии озеро принимает относительно крупные и небольшие ручьи.

Водосбор оз. Большое Выгозеро, как и р. Золотицы, сильно заболочен. Заболоченность территории водосбора Золотицы составляет примерно 5% на юге водосбора и достигает 25% в ее северной части. Болота преимущественно низинного и переходного типов, реже верховые, приурочены к ранее существовавшим водоемам. Заболачивание акватории теснейшим образом связано со стоком воды из водотоков [Науменко и др., 2017 (Naumenko et al., 2017)]. Усиление заболачивания происходит в паводки, особенно весной. Болотные воды уменьшают прозрачность воды (которая не превышает здесь 1–1.5 м по диску Секки), придавая ей коричневатый гумусовый цвет.

Располагаясь в овалообразной котловине, озеро вытянуто в длину с запада на восток на 4.5 км, максимальная ширина – 2.0 км с севера на юг. Длина береговой линии – 14.9 км, изрезанность – 1.9 км. У северного и южного берегов озера береговая линия изрезана слабо. Здесь в сушу вдаются лишь небольшие микро-

заливы, в основном примыкающие к ручьям. На востоке озера дельта р. Холки разделяет два крупных, слабо вдающихся в сушу залива. На западе озера выделяется крупный залив Большая Лахта. На озере насчитывается 3 острова. Общая длина береговой линии островов не превышает 3.5 км. В целом коренные берега озера в основном пологие с уклоном 20–30°, возвышаются над урезом воды на 10–15 м. Озерная котловина лежит на высоте 60–75 м над уровнем моря. Береговая полоса над линией уреза воды сложена грунтами песчаных фракций с вкраплениями крупных валунов. Реже здесь представлены торфянистые отложения.

Средняя глубина озера – 3 м, а максимальная – 12.1 м.

Донные отложения в литоральной зоне представлены песками, крупными камнями и галькой. На участках, где выражен сток водотоков, формируются торфянистые отложения. В небольших заливах, где уменьшается волновое воздействие, происходит накопление ила. На большей части акватории озера (глубже побережья) представлены илистые грунты мощностью до 1 м [Науменко и др., 2017 (Naumenko et al., 2017)].

Величина минерализации низкая, колеблется от 26 до 56 мг/л. Средняя концентрация – 36.3 мг/л. Болотные воды сильно влияют на активную реакцию среды. На большей части литоральной зоны величина pH слабокислая, всего 5.7–6.8. В некоторых небольших заливах на востоке озера pH понижается до 5.0, сказывается влияние заболачивания. Содержание растворенного кислорода в зоне литорали озера (О<sub>2</sub>мг/л) характеризуется довольно высокими показателями, что характерно для мезо- и олиготрофных озер – 6.3–8.7 мг/л. Средняя концентрация – 7.6 мг/л.

Крупные размеры озера и открытость его акватории, способствуют развитию ветрового волнения. В летний период преобладают ветра северных и северо-восточных румбов.

По данным гидрометрических измерений площадь зарастания водоема летом 2017 г. составила – 82.0 га, или 12.4% площади озера. Лучше выражено зарастание, а вместе с тем и зона литорали в микрозаливах северной части озера, а также в кутах заливов на западе озера.

Ихтиофауна озера отличается довольно богатым видовым разнообразием для северных водоемов. В озере обитают речной окунь, язь, елец, плотва, лещ, ряпушка, налим, щука. Согласно гидробиологическим показателям фито- и зоопланктона был определен трофиче-

ский статус оз. Большое Выгозеро как мезотрофного водоема.

Озеро Мураканское – одно из самых крупных озер Онежского полуострова. Площадь его водного зеркала составляет 16.2 км<sup>2</sup> (1620 га), а акватория имеет овалообразную форму: вытянуто в направлении с запада на восток вдоль берега Двинского залива на 6.8 км. Озеро имеет морское происхождение, являясь остатком древней лагуны – палеолагуны. Мысом Толстик оно разделено на 2 акватории: западную (шириной – 3.35 км) и восточную (шириной – 3 км). Водоем сточного типа. С севера вытекает небольшая р. Сосновка. Небольшой протокой озеро соединяется с оз. Малое Мураканское. На протяжении береговой линии в водоем впадают небольшие ручьи. Островов нет. Акватория очень близко расположена к побережью моря (всего в 0.5 км), подвержена действию ветров северных направлений.

Озеро мелководно, средняя глубина – 1.5 м, максимальная – 6.0 м (отмечена у юго-восточного берега). Прозрачность достигает 4.0 м, т.е. практически до дна.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОЗЕР

Озеро Большое Выгозеро. Экологический ряд растительности озера начинается с прибрежно-водных, преимущественно монодоминантных сообществ ассоциации *Caricetum aquatilis*. Кроме *Carex aquatilis* в их состав входят *Carex acuta*, *C. rostrata*, *Equisetum fluviatile*, *Phragmites australis*, *Nuphar lutea*, *Menyanthes trifoliata*. На глубине не более 10 см рядом с урезом воды на литораль проникают *Caltha palustris* и *Comarum palustre*. Такие сообщества образуют фрагменты узких полос вдоль берега озера до глубины 0.5 м, развиваясь на участках с торфянистыми, реже песчаными грунтами. Также они формируются на литорали у низких заболоченных берегов (рис. 2).

Формация воздушно-водных растений образована следующими сообществами: осоково-тростниковой ассоциации – *Caricetum aquatilis*–*Phragmitetum australis*, тростниково-моховой ассоциации – *Fontinaliето dalecarlicae*–*Phragmitetum australis*, тростниково-хвощовой ассоциации – *Equisetum fluviatile*–*Phragmitetum australis*. Доминирующий вид – высокотравный гигрофильный злак *Phragmites australis* образует ярус высотой 1–1.5 м над водной поверхностью. В ассоциации *Caricetum aquatilis*–*Phragmitetum australis* нижний ярус высотой до 50 см сформирован *Carex aquatilis*, в ассоциации *Equisetum fluviatile*–*Phragmitetum australis* нижний ярус высотой до 50 см сформирован высокотравным гелофитом *Equisetum fluviatile*.

Донные грунты представлены песчаными фракциями, под которыми залегают глинистые отложения древней гиттии [Репкина и др., 2017 (Repkina, 2017)]. Минерализация воды небольшая – 62–163 мг/л. Величина pH воды слабощелочная, колеблется от 7.38 до 7.71.

Литораль на большей части протяженности береговой линии развита слабо, лишь в мелководных кутовых заливах у западного и восточного берегов достигает ширины 30–50 м. Именно эти биотопы, по-видимому, являются основными, для нагула рыбы и обитания водоплавающих птиц. Общая площадь зарастания озера составила около 50 га, или 3.2% площади его акватории.

Ихтиофауна представлена – окунем, щукой, ершом, сигом, ряпушкой.

Высокая прозрачность, низкая минерализация и нейтральные показатели pH сближают водоем с озерами олиготрофного типа, о чем также свидетельствует произрастание некоторых видов макрофитов индикаторов олиготрофных озер – *Isoetes echinospora*, *Lobelia dortmanna*, *Myriophyllum alterniflorum*.

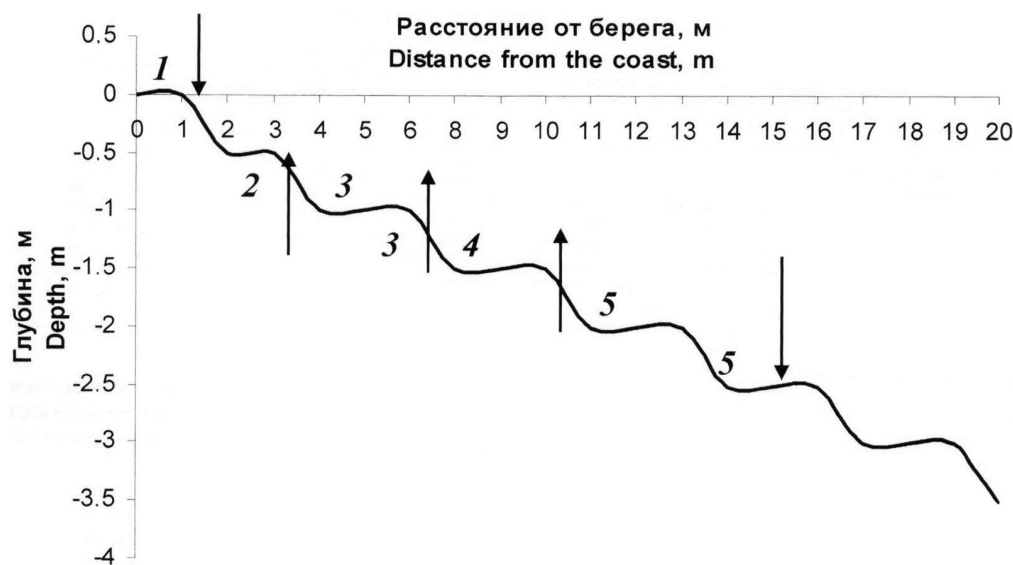
Эти сообщества развиты на песчаных грунтах. В ассоциации *Fontinaliето dalecarlicae*–*Phragmitetum australis* каменисто-песчаные грунты на глубине – 0.5–1.0 м покрыты редким для флоры Архангельской области водным мхом – *Fontinalis dalecarlica*. В составе сообществ обеих ассоциаций встречаются *Carex rostrata*, *Equisetum fluviatile*, *Nuphar lutea*, *Schoenoplectus lacustris*.

Сообщества формации растений с плавающими листьями встречаются на глубинах литорали – 1.0–1.5 м. Они объединяются в ассоциации: *Fontinaliето dalecarlicae*–*Nupharetum lutea*, *Nupharetum lutea*, *Nymphaeetum candidae*. Эти ценозы распространены неравномерно и, в основном, приурочены к затишным от ветра заливам, где образуют узкие полосы растительности, либо представлены площадями в несколько десятков м<sup>2</sup> на мелководьях небольших заливов. Сообщества ассоциации *Nupharetum lutea fontinaliosum dalecarlicae*, занимают в озере участки литорали с каменисто-песчаными грунтами с примесью ила. Монодоминантные сообщества ассоциаций *Nupharetum lutea* развиваются на песчано-илистых грунтах. На илистых грунтах заливов у западного и восточного берегов озера отмечены сообщества ассоциации *Nymphaeetum candidae*. Кроме доминирующих видов, диагностирующих ассоциации – *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Fontinalis dalecarlica*, в их сообществах встречаются *Equisetum*

*tum fluviatile*, *Phragmites australis*, *Persicaria amphibia*, *Sparganium angustifolium*, *S. emersum*.

Замыкают экологический ряд растительности озера монодоминантные сообщества

из *Fontinalis dalecarlica*, которые развиваются на каменисто песчаных грунтах с примесью ила, на глубине 1.5–2.0 м.



**Рис. 2.** Экологический ряд сообществ оз. Большое Выгозеро. Стрелка на рисунке – граница сообщества. 1 – *Caricetum aquatilis*, 2 – *Caricetum aquatilis*–*Phragmitetum australis*, 3 – *Fontinalietum dalecarlicae*–*Phragmitetum australis*, 4 – *Fontinalietum dalecarlicae*–*Nupharetum lutea*, 5 – *Nymphaeetum candidae*.

**Fig. 2.** Ecological range of communities found in the Bolshoye Vygozero Lake. The arrow in the figure indicates the borders of the communities. 1 – *Caricetum aquatilis*, 2 – *Caricetum aquatilis*–*Phragmitetum australis*, 3 – *Fontinalietum dalecarlicae*–*Phragmitetum australis*, 4 – *Fontinalietum dalecarlicae*–*Nupharetum lutea*, 5 – *Nymphaeetum candidae*.

Озеро Мураканское. Открытые волновому воздействию пространства и песчаные грунты не позволяют активно развиваться водной растительности в озере, что обуславливает слабо выраженную литоральную зону, в которой представлены сообщества разных ассоциаций (рис. 3).

Сообщества формации прибрежно-водных растений зоны литорали не выражены и представлены единственной ассоциацией *Caricetum aquatilis*, встречаются лишь в заливах кутовой части, у низкого заболоченного берега на северо-востоке озера. У северного берега озера встречаются сообщества ассоциации *Isoëto echinosporae*–*Lobelietum dortmannae*, где ценозообразователями выступают внесенные в Красную книгу Российской Федерации [Красная..., 2008 (Krasnaya..., 2008)] и Красную Архангельской области [Красная..., 2020 (Krasnaya..., 2020)] *Lobelia dortmanna* и *Isoëtes echinospora*. Они занимают песчано-каменистые грунты на глубинах 0.2–0.5 м. Это пионерные сообщества, с которых начинается экологический ряд водной растительности озера (рис. 4). В состав таких сообществ с низким покрытием (1–3%) входят *Myriophyllum alterniflorum*, *Phragmites australis*, *Potamogeton friesii*, *Warnstorfia* sp.

Лучше всего выражены в озере сообщества формации воздушно-водных растений (гелофитов), объединенные в две ассоциации: *Phragmitetum australis* и *Scirpetum lacustris*. Они занимают участки литорали с песчаными, либо галечно-песчаными грунтами, на глубине 0.2–1.0 м. Ценозообразователь – *Phragmites australis* образует обширные одновидовые сообщества или с участием других макрофитов – *Equisetum fluviatile*, *Lobelia dortmanna*, *Persicaria amphibia*, *Schoenoplectus lacustris*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Potamogeton alpinus*, *P. gramineus*, приуроченных к вершинам заливов. Сообщества достигают наибольших площадей на мелководьях у западного и восточного берегов. У западного берега ценозы с доминированием *Phragmites australis*, по направлению к акватории озера сменяют ценозы ассоциации *Scirpetum lacustris subpurum* с доминированием *Schoenoplectus lacustris*. Они обычно одновидовые или с небольшим обилием *Myriophyllum alterniflorum*, *Persicaria amphibia*, *Potamogeton alpinus*. Ближе к берегу, рядом с полосой сообществ ассоциации *Phragmitetum australis*, формируются переходные сообщества образованные двумя доминирующими видами *Phragmites australis* и *Schoenoplectus lacustris*.

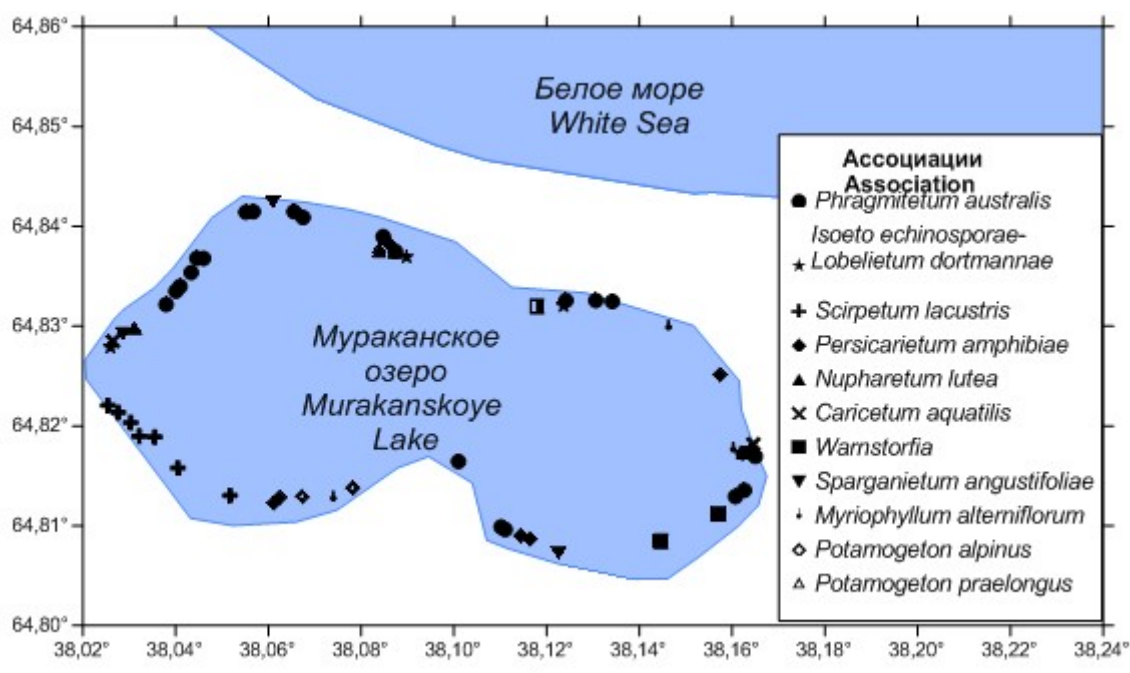


Рис. 3. Карта-схема растительных сообществ в озере Мураканское.

Fig. 3. Schematic map of the vegetation communities of Murakanskoye Lake.



Рис. 4. Экологический ряд сообществ озера Мураканское. Стрелка на рисунке – граница сообщества. 1 – *Caricetum aquatilis*, 2 – *Lobelietum dortmannae isoëtisum lacustris*, 3 – *Phragmitetum australis*, 4 – *Scirpetum lacustris*, 6 – *Persicarietum amphibiae*, 5 – *Nupharetum lutea*, 7 – *Potamogeton alpinus*, 8 – *Potamogeton praelongus*.

Fig. 4. Ecological range of communities found in the Murakanskoye Lake. The arrow in the figure indicates the borders of the communities. 1 – *Caricetum aquatilis*, 2 – *Lobelietum dortmannae isoëtisum lacustris*, 3 – *Phragmitetum australis*, 4 – *Scirpetum lacustris*, 6 – *Persicarietum amphibiae*, 5 – *Nupharetum lutea*, 7 – *Potamogeton alpinus*, 8 – *Potamogeton praelongus*.

Сообщества формации растений с плавающими листьями (плейстофитов) имеют фрагментарное распространение. Основной фон растительности плейстофитов образуют сообщества ассоциации *Persicarietum amphibiae*, приуроченные к крупным заливам, за-

щищенным от ветра. По направлению к акватории озера они сменяют сообщества *Phragmitetum australis*, развиваясь на песчаных грунтах на глубине 1.0–1.5 м. В составе таких ценозов обычно один доминирующий вид, диагностирующий ассоциацию – *Persicaria amphibia*,

реже входят *Equisetum fluviatile*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Nuphar lutea*, *Phragmites australis*.

Обычные для других северных озер сообщества ассоциации *Nupharetum lutea* в озере выделены лишь в небольших мелких заливах у северо-восточного берега и истоках ручьев у западного берега, либо образуют узкие полосы рядом с сообществами *Persicarietum amphibiae*, развиваясь на глубине 1.0–1.5 м. Здесь ценозообразователем выступает – *Nuphar lutea*. В их состав с небольшим обилием входят *Persicaria amphibia* и *Phragmites australis*. На дне с песчаным грунтом, формируется мощный слой растительного опада, в котором развивается красная водоросль батрахоспермум (*Batrachospermum*). Отметим, что в этих местообитаниях концентрируется много бентосных гидробионтов.

#### ОБСУЖДЕНИЕ. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОЗЕР

Особенности пространственной структуры растительности озер Мураканское и Большое Выгозеро зависят от комплекса абиотических условий характерных для водоемов. Акватории озер открыты для ветров северных направлений. В литоральной зоне преобладают песчаные и песчано-каменистые грунты. В обоих водоемах низкая минерализация воды, но существенно различаются прозрачность и величина pH, также есть отличия в мезорельефе берегов. Геоморфологическая структура береговой полосы, прибрежные глубины, механический состав грунта, динамичность водных масс способствуют развитию зоны литорали, а вместе с тем и зарастанию водоема.

По данным гидрометрических измерений площадь зарастания оз. Большое Выгозеро составила летом 2017 г. 82.0 га или 12.4% площади озера. Лучше выражено зарастание, а вместе с тем и зона литорали в микрозаливах северной части озера, а также в кутах заливов на западе озера. Площадь зарастания оз. Мураканское составляет всего около 70 га или 4%, всей площади акватории, что также подчеркивает олиготрофный статус водоема.

На формирование растительного покрова оз. Большое Выгозеро существенное влияние оказывают такие факторы, как прозрачность воды, pH воды, минерализация. Низкие показатели этих параметров обуславливают здесь развитие моховых сообществ с доминированием водного мха стенобионта *Fontinalis dalecarlica*, распространенных по всей протяженности литоральной зоны до глубины 1.5–2.0 м. В экстремальных условиях низкой прозрачности и кислой среды (pH 5) этот мох также отмечен в водотоках Верхнего Поволжья [Бобров и др., 2006 (Bobrov et al.,

У северо-восточного берега отмечены сообщества ежеголовника узколистного (*Sparganium angustifolium*). Каменистые грунты с крупными валунами у западного и южного берегов покрыты сообщества водного мха *Warnstorfia* sp.

Высокая прозрачность воды способствует образованию монодоминантных сообществ рдестов и урути – *Myriophyllum alterniflorum* из формации, погруженных в воду растений (гидатофитов). Ближе к северному берегу отмечено сообщество из *Potamogeton praelongus*, который развивается на глубине более 2.0 м и сменяет заросли из *Persicaria amphibia* по удалению от берега. У южного берега отмечены группировки из *Potamogeton alpinus*. Он развивается на песчаных грунтах на глубине ~1.0 м.

2006)]. Сообщества водных мхов в оз. Мураканское состоят из эврибионтных видов *Warnstorfia*, хорошо закрепляющихся на валунах и корягах.

Возвышенные и приглубые берега оз. Мураканское с большой протяженностью переходных болот, вдоль береговой линии, неблагоприятны для развития осоковых сообществ, которые хорошо развиты на низких берегах литоральной зоны оз. Большое Выгозеро [Мосеев, Крашенинников, 2020 (Moseev, Krashennnikov, 2020)] и представлены сообществами ассоциации *Caricetum aquatilis*.

Каменисто-песчаные грунты оз. Мураканское с чистой прозрачной водой и слабощелочным pH – 7.1–7.9, благоприятно сказываются на развитии сообществ ассоциации *Lobelieta dortmannae isoëtosum echinosporae*. Несмотря на преобладание грунтов каменисто-песчаного и песчаного типов в зоне литорали оз. Большое Выгозеро, эти ценозы не отмечены, что, скорее всего, связано с низкой прозрачностью воды, а также слабокислой pH. Этими же условиями обитания мы объясняем отсутствие сообществ рдестов в оз. Большое Выгозеро. В оз. Мураканское рдесты не обильны, но здесь отмечено 4 вида – *Potamogeton alpinus*, *P. praelongus*, *P. gramineus*, *P. friesii*. Причем, *Potamogeton alpinus* и *P. praelongus* образуют небольшие по площади сообщества.

В вершинах крупных заливов обоих озер, защищенных от ветрового и волнового воздействия, хорошо выражены сообщества формации воздушно-водных растений, образованные преимущественно ассоциацией *Phragmitetum australis*.

Формация растений плейстофитов не выражена в обоих озерах и преимущественно представлена сообществами ассоциации *Persicarietum amphibiae*, способных развиваться на песчаных грунтах. Сообщества ассоциации *Nupharetum lutea*, обычные для других пресноводных таежных озер и рек севера Вос-

точно-Европейской равнины [Распопов, 1985 (Raspopov, 1985); Тетерюк, 2011 (Teteryuk, 2011)], в этих озерах редки, что обусловлено неблагоприятными для их развития каменисто-песчаными грунтами и открытыми пространствами акваторий.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования расширяют сведения о растительности озер северной подзоны тайги на территории Архангельской области, сообщества макрофитов которых сих пор изучены слабо.

Растительный покров двух крупных озер Онежского п-ова – Мураканского и Большого Выгозера имеет существенные отличия по структуре и видовому составу ценофлор ассоциаций, что связано, главным образом, с различным гидрологическим режимом и геоморфологическими характеристиками водоемов.

Общим признаком для обоих озер является слабо развитая литоральная зона шириной 1–5 м, на многих участках побережья водная растительность отсутствует, что обусловлено открытыми пространствами и преобладанием неблагоприятных для развития растительности каменисто-песчаных и песчаных грунтов. Условия обитания макрофитов подчеркивают принадлежность оз. Мураканское к олиготрофным озерам по трофическому статусу, а оз. Большое Выгозеро к олигомезотрофным озерам.

Основной фон растительности озер образуют высокотравные сообщества ассоциаций формации воздушно-водных растений: *Phragmitetum australis caricosum aquatilis*, *Phragmitetum australis fontinaliosum dalecarlicae*, *Phragmitetum australis equisetosum fluviatile*, *Phragmitetum australis subpulum*, в которых ценозообразователем выступает *Phragmites australis* – гигрофильный злак, хорошо приспособленный к совершенно разным условиям обитания. Он образует сообщества не только в пресных, но и солоноватых водах [Rebassoo, 1975; Мосеев, Сергиенко, 2016 (Moseev, Sergienko, 2016); Landucci et al., 2020)], также характерен для озер гидрокарбонатного и сульфатного класса

вод [Мосеев, Брагин, 2018 (Moseev, Bragin, 2018)]. Низкая прозрачность воды и низкий pH, обусловленные поступлением болотных вод с водосбора, способствуют распространению в оз. Большое Выгозеро сообществ с доминированием водного мха *Fontinalis dalecarlica*, но неблагоприятны для развития рдестов и сообществ ассоциации *Lobeliatum dortmannae isoëtosum echinosporae*, характерных для оз. Мураканское с прозрачной водой и слабощелочной средой. Отметим, что их ценозообразователями являются охраняемые виды: *Lobelia dortmanna* – внесен в Красные книги Российской Федерации [Красная..., 2008 (Krasnaya..., 2008)] и Архангельской области [Красная..., 2020 (Krasnaya..., 2020)]; *Isoëtes echinospora* – внесен в Красные книги Российской Федерации [Красная..., 2008 (Krasnaya..., 2008)] и Архангельской области [Красная..., 2020 (Krasnaya..., 2020)]; *Fontinalis dalecarlica* – внесен в Красную книгу Архангельской области [Красная..., 2020 (Krasnaya..., 2020)].

Национальный парк “Онежское Поморье” – относительно недавно образованная ООПТ, поэтому одной из актуальных проблем здесь является инвентаризация флоры и растительности водных объектов, занимающих значительную часть территории парка. Расширение сведений о растительном покрове озер парка позволит решить следующие задачи: 1) устранить “пробелы” в вопросах инвентаризации растительности; 2) выявить особенности влияния растительности на другие компоненты озерных экосистем в подзоне северной тайги и влияние абиотических условий на растительность; 3) создать программу мониторинга и охраны водных и прибрежно-водных растительных сообществ.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке администрации Национальный парк “Кенозерский”.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В.Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с.  
 Бобров А.А., Цельмович О.Л., Отюкова Н.Г. Речная растительность бассейна Верхней Волги и ее связь с химическим составом воды // Гидробиотаника–2005: материалы VI Всероссийской школы-конф. по водным макрофитам. Рыбинск, 2006. С. 210–214.  
 Вехов Н.В. Макрофиты озер северной части национального парка “Кенозерский” и прилегающих территорий // География и природные ресурсы. 1994. № 4. С. 95–103.



- Вехов Н.В. Флора озер Кенозерского национального парка и их переувлажненных побережий (Архангельская область) // Бот. журн. 1998. Т. 83, № 11. С. 93–106.
- Вехов Н.В. Гидрофильные растения южной части Кенозерского национального парка (Архангельская обл.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000. № 4. С. 69–74.
- Глушенков О.В. Водная флора и синтаксономический состав водной растительности некоторых озер Национального парка “Онежское Поморье” // Научные труды Государственного природного заповедника “Присурский”. Чебоксары: “Новое время”. Т. 3. Вып. 1, 2015. С. 102–112.
- Красная книга Архангельской области. Архангельск: Издательский дом С(А)ФУ, 2020. 478 с.
- Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы). М.: ООО “Товарищество научных изданий КМК”, 2008. 855 с.
- Мосеев Д.С., Дровнина С.И. К водной флоре сосудистых растений озер Национального парка “Кенозерский” // Бот. журн. 2017. Т. 102, №12. С. 1633–1649.
- Мосеев Д.С., Сергиенко Л.А. Растительный покров осолоняемых приливных устьев малых рек юго-востока Двинского залива Белого моря. // Ученые записки петрозаводского государственного университета. Серия “Биологические науки”. 2016. № 2 (155). С. 25–38.
- Мосеев Д.С., Брагин А.В. Макрофиты зоны литорали озер в карстовых ландшафтах Пинежского заповедника и их роль в жизни водоплавающих птиц // Труды Архангельского центра РГО. Вып.6: сборник научных статей. Архангельск, 2018. С. 295–304.
- Мосеев Д.С., Крашенинников А.Б. Гидрофиты озер системы Выгозера национального парка “Онежское Поморье” // Гидробиотаника–2020: материалы IX Международной научной конф. по водным макрофитам. Борок, 2020. С. 117–118.
- Папченко В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья: монография. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 214 с.
- Распопов И.М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л.: “Наука”, 1985. 200 с.
- Репкина Т.Ю., Кублицкий Ю.А., Леонтьев П.А., Зарецкая Н.Е., Беличенко А.Е., Романенко Ф.А., Шилова О.С., Перетрухина А.О., Щербаков Д.А., Яковлева А.П. Озера Летнего берега Белого моря: механизмы и хронология изоляции // География: развитие науки и образования. Том I. Коллективная монография по материалам ежегодной Всероссийской с международным участием научно-практической конференции LXXII Герценовские чтения. Санкт-Петербург, 2019. С. 337–342.
- Сборник нормативных документов по вопросам охраны окружающей среды. Вып. 31. Минск: ОДО “Лоранж–2”, 2001. 172 с.
- Сергиенко Л. А. Флора и растительность побережий Российской Арктики и сопредельных территорий. Петрозаводск, 2008. 225 с.
- Тетерюк Б.Ю. Водная и прибрежно-водная водная растительность озера Ямозеро (Республика Коми) // Растительность России. 2011. № 19. С. 101–116.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980. 327 с.
- Чемерис Е.В., Бобров А.А. Продуктивность рдестов (*Potamogeton*, *Stuckenia*, *Potamogenaceae*) в реках севера европейской части России // Водные ресурсы. 2020. Т. 47, №1. С. 114–120.
- Landucci F., Tichý L., Chytrý M., Šumberová K., Hennekens S., Aunina L., Biță-Nicolae C., Borsukevych L., Bobrov A., Čarni A., Šilc U., Bie E.D., Golub V., Hrivnák R., Iemelianova S., Jandt U., Jansen F., Kački Z., Lájer K., Papastergiadou E. et al. Classification of the european marsh vegetation (*Phragmiti-Magnocaricetea*) to the association level // Applied Vegetation Science. 2020. Т. 23, № 2. С. 297–316.
- Rebassoo H.E. Sea-shore plant communities of the Estonian islands (tables). Tartu, 1975. 177 p.

## REFERENCES

- Aleksandrova V.D. *Klassifikaciya rastitel'nosti* [Vegetation classification]. Leningrad, Nauka, 1969. 275 p. [In Russian]
- Bobrov A.A., Tselmovich O.L., Otyukova N.G. River vegetation of the Upper Volga basin and its relationship with the chemical composition of water. *Gidrobotanika–2005: materialy VI Vserossiiskoy konferentsii po vodnym makrofitam* [Hydrobotany–2005: Materials of the 6th All-Russian School-Conf. by Aquatic Macrophytes]. Rybinsk, 2006, pp. 210–214. [In Russian]
- Chemeris E.V., Bobrov A.A. Production of pondweeds (*Potamogeton*, *Stuckenia*, *Potamogenaceae*) in rivers in the North of European Russia. *Vodnye resursy*, 2020, vol. 47, no.1, pp. 171–177. [In Russian]
- Glushenkov O.V. Water flora and synthaxonomic composition of aquatic vegetation of some lakes of the Onezhskoye Pomorye National Park. *Nauchnye trudy Gosudarstvennogo prirodnogo zapovednoka “Prisurskii”*. Cheboksary, “New time”, 2015, vol. 3, iss. 1, pp. 102–112. [In Russian]
- Krasnaya kniga Archangel'skoy oblasti* [Red Book of the Arkhangelsk Region]. Arkhangelsk, Izdatelskii dom S(A)FU, 2020. 478 p. [In Russian]
- Krasnaya kniga Rossiiskoi Federacii* [Red Book of the Russian Federation (Plants and mushrooms)]. Moscow, Tovarichestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2008. 855 p. [In Russian]
- Landucci F., Tichý L., Chytrý M., Šumberová K., Hennekens S., Aunina L., Biță-Nicolae C., Borsukevych L., Bobrov A., Čarni A., Šilc U., Bie E.D., Golub V., Hrivnák R., Iemelianova S., Jandt U., Jansen F., Kački Z., Lájer K.

- K., Papastergiadou E. et al. Classification of the European marsh vegetation (Phragmiti-Magnocaricetea) to the association level. *Applied Vegetation Science*, 2020, vol. 23, no. 2, pp. 297–316.
- Moseev D.S., Bragin A.V. Macrophytes of the littoral zone of lakes in karst landscapes of the Pinezhsky reserve and their role in the life of waterfowl. *Trudy Arhangel'skogo centra RGO. Vyp. 6: sbornik nauchnykh statej* [Transactions of the Arkhangelsk centre of the Russian Geographical Society. A collection of scientific articles, 6 edition]. Arkhangelsk, 2018, pp. 295–304. [In Russian]
- Moseev D.S., Drovina S.I. To the aquatic flora of vascular plants in the lakes of the Kenozersky National Park. *Botanicheskii gurnal*, 2017, vol. 102, no. 12, pp. 1633–1649. [In Russian]
- Moseev D.S., Krashenninnikov A.B. Hydrophytes of the lakes of the Vygozero system of the Onezhskoye Pomorie National Park. *Gidrobotanika–2020: materialy IX Megdunarodnoy nauchnoy konf. po vodnym makrofitam. "Hydrobotany–2020"* [Hydrobotany–2020: Materials of the 9th International scientific conference of Aquatic Macrophytes]. Borok, Yaroslavl, 2020, pp. 117–118. [In Russian]
- Moseev D.S., Sergienko L.A. Vegetation cover of brackish tidal estuaries of small rivers of the south-east of the White Sea's Dvina Bay. *Uchyonye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya Biologicheskkiye nauki*, 2016, vol. 155, no. 2, pp. 25–37 [In Russian]
- Papchenkov V.G. *Rastitel'nyi pokrov vodoyomov i vodotokov Srednego Povolg'ya* [Vegetation cover of water bodies and streams of the Middle Volga region]. Yaroslavl, Mezhdunarodnyi universitet biznesa i novykh tekhnologii, 2001, 200 p. [In Russian]
- Raspopov I.M. *Vysshaya vodnaya rastitel'nost' vodoyomov i vodotokov Severo-zapada SSSR* [Higher aquatic vegetation of large lakes in the North-West of the USSR]. Leningrad, Nauka, 1985. 200 p. [In Russian]
- Rebassoo H.E. Sea-shore plant communities of the Estonian islands (tables). Tartu, 1975. 177 p.
- Repkina T.Yu., Kublitskii Yu.A., Leontiev P.A., Zaretskaya N.E., Belichenko A.E., Romanenko F.A., Schilova O.S., Petrukhina A.O., Tscherbakov D.A., Yakovleva A.P. Lakes of the Summer Coast of the White Sea: mechanisms and chronology of isolation. *Geografia: razvitie nauki i obrazovaniya. Tom I. Kollektivnaya monografiya po materialam ezhegodnoy Vserossiiskoy s megdunarodnym uchastiem nauchno-prakticheskoy konferentsii LXXII Gertsenovskie chteniya* [Geography: development of science and education. Volume I. Collective monograph based on the materials of the annual All-Russian with international participation scientific and practical conference LXXII Herzen Readings] Spb, 2019, pp. 337–342. [In Russian]
- Sbornik normativnykh dokumentov po voprosam ohrany okruzhayushchej sredy. Vyp. 31.* [Collection of normative documents on environmental protection. iss. 31] Minsk, ODO "Loranzh-2", 2001, 172 p. [In Russian]
- Sergienko L.A. *Flora i rastitel'nost' poberegii Rossiiskoi Arktiki i sopredel'nykh territorii* [Flora and vegetation of the coasts of the Russian sector of the Arctic and adjacent territories]. Petrozavodsk, 2008, 225 p. [In Russian]
- Teteryuk B.Yu. Water and coastal vegetation of Yamozero lake (Komi Republic). *Rastitel'nost' Rossii*, 2011, no. 19, pp. 101–116. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2011.19.101>. [In Russian]
- Uittek R. *Soobshchestva i ekosistemy* [Communities and ecosystems]. Moscow, 1980. 327 p. [In Russian]
- Vekhov N.V. Flora of the lakes of the Kenozersky National Park and their humidified coasts (Arkhangelsk region). *Botanicheskii gurnal*, 1998, vol. 83, no. 11, pp. 93–106. [In Russian]
- Vekhov N.V. Hydrophilic plants of the southern part of the Kenozersky National Park (Arkhangelsk region). *Bulleten MOIP. Otdeleniye biol.*, 2000, no. 4, pp. 69–74. [In Russian]
- Vekhov N.V. Macrophytes of lakes in the northern part of the Kenozersky National Park and adjacent territories. *Geografia i prirodnye resursy*, 1994, no. 4, pp. 95–103. [In Russian]

## SPATIAL STRUCTURE OF VEGETATION OF LARGE LAKES OF THE ONEGA PENINSULA (ON THE EXAMPLE OF MURAKANSKOE AND BOLSHOE VYGOZERO LAKE)

**D. S. Moseev<sup>1</sup>, A. V. Krashenninnikov<sup>2,3</sup>, A. V. Bragin<sup>4</sup>, A. S. Lokhov<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>*Shirshov Institute of Oceanology RAS,*

*117997, Moscow, Nakhimovskii prospect, 36, e-mail: viking029@yandex.ru*

<sup>2</sup>*Perm State University PSU, 614990, Perm, Bukireva Street, 15, e-mail: krashenninnikov2005@yandex.ru*

<sup>3</sup>*Institute of the Biological Problems of the North, Far-Eastern Branch of the RAS,  
685000, Magadan, Portovaya Street, 1, 8 e-mail: krashenninnikov2005@yandex.ru*

<sup>4</sup>*Kenozersky National Park, 163001, Arkhangelsk, Naberegnaya North Dvina, 78, e-mail: aapaboloto@yandex.ru*

Studying the vegetation of freshwater lakes remains a topical subject in the national parks of the Arkhangelsk Region. It is in particular important for the Onega Pomorie National Park, which is located along the coasts of the Onega and Dvinskoy bays (of the White Sea) in the northern part of the Onega Peninsula. This article examines the spatial structure of aquatic and coastal-aquatic vegetation of Murakanskoye and Bolshoye Vygozero – two large lakes of the Onega Peninsula. The spatial structure is presented in the form of ecological series of associations of plant communities. A comparative characteristic of the lakes' vegetation is given in the discussion of the article. The littoral zone is poorly developed in both lakes mentioned above. It depends on the openness of the water areas to the winds from the north. It is indicated that the species composition and vegetation structure of the Bolshoye Vygozero Lake mostly depends on water transparency and high acidity; these factors determine the development of the *Phragmitetum australis fontinaliosum dalecarlicae*,

*Phragmitetum australis caricosum aquatilis*, *Caricetum aquatilis* associations. In the Murakanskoe Lake, high water transparency and slightly alkaline pH values contribute to the development of communities of pondweeds – such as *Potamogeton alpinus*, *Potamogeton praelongus*, and communities of the *Lobelietum dortmannae isoëtosum echinosporae* association.

**Keywords:** aquatic and coastal aquatic vegetation, National Park “Onezhskoye Pomorye”, Bolshoye Vygozero Lake, Murakanskoye Lake, the factors of the abiotic environment

## Биология, морфология и систематика гидробионтов

УДК 58.009

### К ВОПРОСУ О МОРФОЛОГИИ ГЕНЕРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ *MYRICA GALE* L.

И. О. Толченникова, И. С. Антонова

Санкт-Петербургский Государственный Университет

199034, Россия, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9, [ulmaceae@mail.ru](mailto:ulmaceae@mail.ru)

Поступила в редакцию 20.03.2021

Изучена морфология надземной части *Myrica gale* L., 1753 в критических для нее условиях северной границы ареала. Выявлены основные структурные особенности зрелых генеративных ветвей, в которых классифицированы длинные, средние, короткие побеги, приведена их морфофункциональная характеристика. Изучены листовые серии побегов различных типов, отмечена особенность заложения большого количества листовых органов, часть из которых видоизменяется в защитные почечные чешуи, число которых достигает 10 и представлено 4 одревесневающими непадающими и 6 частично одревесневающими чешуями. Листовые серии коротких и средних побегов характеризуются значительной асимметрией по сравнению с листовыми сериями длинных побегов и являются неполными. Адаптации к распространению в более холодных условиях среды проявляются в особенностях структурно-функциональной организации ветви и всей особи, закономерностях формирования защитных листовых органов почки и динамике развития листовой серии.

**Ключевые слова:** *Myrica gale*, морфология побегов, защитные листовые органы, вегетативные почки, эволюция растений, адаптации растений к условиям среды.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-52-62

#### ВВЕДЕНИЕ

Массовое изучение структурной организации растений в России и за рубежом началось в середине прошлого столетия [Савиных, 2008 (Savinykh, 2008)]. Вопросу изучения адаптаций растений к условиям среды обитания посвящено множество работ, среди которых особое место занимают классические труды И.Г. Серебрякова по экологической морфологии растений [Серебряков, 1962 (Serebryakov, 1962)]. Жизненная форма вырабатывается в ходе вековой эволюции видов и характеризует адаптацию вида к определенному образу жизни. Большинство проводимых исследований растительного покрова различных климатических поясов подтверждают теорию о смене жизненных форм в процессе перехода растений из одной климатической зоны в другую [Halle, 1978]. Эволюционно подобные переходы можно рассматривать как естественное стремление растительных популяций к расселению, ограничиваемое различными факторами среды, среди которых значительную роль играет гидротермический режим. Хорошо известно, что в последнее время побег рассматривают как сложную структурно-функциональную (интегрированную и саморегулирующуюся) систему, обеспечивающую растению выполнение основных жизненно важных процессов ассимиляции и репродукции [Лапиров, Беляков, 2019 (Lapirov, Belyakov, 2019)].

Порядок Myricales, к которому принадлежит *M. gale*, содержит единственное монофилетическое семейство Myricaceae, включающее 4 рода и до 60 видов древесных и кустарниковых растений.

Представители семейства произрастают преимущественно в регионах с теплым влажным субтропическим и тропическим климатом, и лишь немногим из них удалось распространиться в более северные широты. Ареал *M. gale* простирается вплоть до северного побережья Великобритании, где распространение вида обусловлено влиянием Гольфстрима и приурочено к регулярно затапливаемым прибрежно-водным местообитаниям, характеризующимся более мягкими условиями среды по сравнению с плакорами. В России *M. gale* находится на северо-восточной границе ареала, является уязвимым видом сокращающимся в численности и включена в Красную книгу Российской Федерации [Kamelin et al., 2008 (Камелин и др., 2008)]. Исследование вида на северной границе ареала может позволить выделить особенности, способствующие расселению в северном направлении, а также обратить внимание на свойства среды, препятствующие такому расселению, что всегда представляет большой интерес.

Невозможно не заметить внешнее сходство габитусов кустарниковых и древесных форм среди представителей рода *Myrica*. Известно, что растения, растущие в сезонном климате, должны корректировать морфологию и активность своих обновляющихся структур и побегов, чтобы максимизировать выживаемость и продуктивность [Meloche and Diggle, 2001]. Понимание этой особенности имеет решающее значение для определения экологиче-

ских стратегий растений [Nitta, Ohsawa, 1999]. Изучение строения крон древесных растений способствует решению множества задач как практического, так и фундаментального характера, в том числе, в контексте проблемы адаптации растений к условиям внешней среды [Недосеко, Викторов, 2017 (Nedoseko, Viktorov, 2017)].

Цель настоящего исследования – добавление подробностей характеристики морфологии надземных частей *M. gale* в критических

для нее условиях северной границы ареала и обсуждение структурных особенностей кроны этого вида.

Предполагая субтропическое и тропическое происхождение вида, необходимо, также, обратить особое внимание на строение почки и видоизменения листовых органов в связи с возложением на них дополнительной функции по защите зачатка побега в более холодных условиях среды.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Были изучены малочисленные популяции *M. gale*, произрастающие на побережье Финского залива, наблюдение за которыми было начато в сентябре 1978 года и с перерывами продолжается до настоящего времени. *Myrica gale* является федеральным охраняемым объектом и имеет двойную категорию охраны [Камелин и др., 2008 (Kamelin et al., 2008)]. В данной работе использованы материалы по побеговым комплексам и почкам, собранные в 1984 году. Материалы по листовым последовательностям и междоузлиям собирались в течение 2019–2020 гг. без изъятия из окружающей среды и нарушения целостности растения. Площадь основной площадки, располагающейся в заказнике Лебяжье, составляет 25 м<sup>2</sup>. Обследованные популяции произрастают на побережье Финского залива в небольших межгрядовых понижениях. Ежегодно эти территории затапливаются на 1.5–4 см более чем на 60 сут, а корневая система находится в обильно обводненном субстрате в общей сложности до 260 дней в году. Наблюдения проводились с периодичностью 1 раз в неделю.

Из-за особенностей вегетативного размножения установление точного количества особей затруднено, в связи с чем работа опирается на анализ прямостоящих ветвей. В общей сложности были изучены 32 ветви возрастом от 1 до 11 лет. Основные методы исследо-

вания: наблюдение в течение годового цикла, измерение, исследование общепринятыми методами световой микроскопии образцов, собранных в начале 1980-х годов, фотофиксация и зарисовка. Высота ветвей, размеры пробных площадок, длины корневищ замерялись рулеткой с ценой наименьшего деления в 1 мм. Длины побегов, листовых органов, междоузлий измерялись с помощью линейки с наименьшей ценой деления в 1 мм. Диаметр материнского побега у основания измерялся с помощью штангенциркуля. Площадь листовых органов вычислялась с помощью миллиметровой бумаги. Исследованы листовые серии каждого из типов побегов, отмечены размеры листовых органов их взаимное расположение, количество и некоторые другие морфофункциональные особенности. Структура почек, почечных чешуй исследовалась под биноклем, микроструктура стебля была изучена путем приготовления препарата (без окраски) поперечного среза побега с последующим исследованием под световым микроскопом. Все образцы для микроскопии взяты из фиксированного в 70°-ном спирте материала 1980-х годов. Полученные данные вносились в таблицы Excel, построение гистограмм листовых серий осуществлялось с использованием встроенных алгоритмов графического представления анализа данных Excel.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В целом, анатомия и морфология *M. gale* изучены достаточно подробно [Skene et al., 2000]. При этом, вопросы, касающиеся пространственной и функциональной структуры побегов, динамики побегообразования, строения почек, особенностей листовых серий и особенностей онтогенетических состояний (кроме ранних стадий), включая продолжительность жизни, в литературе отсутствуют.

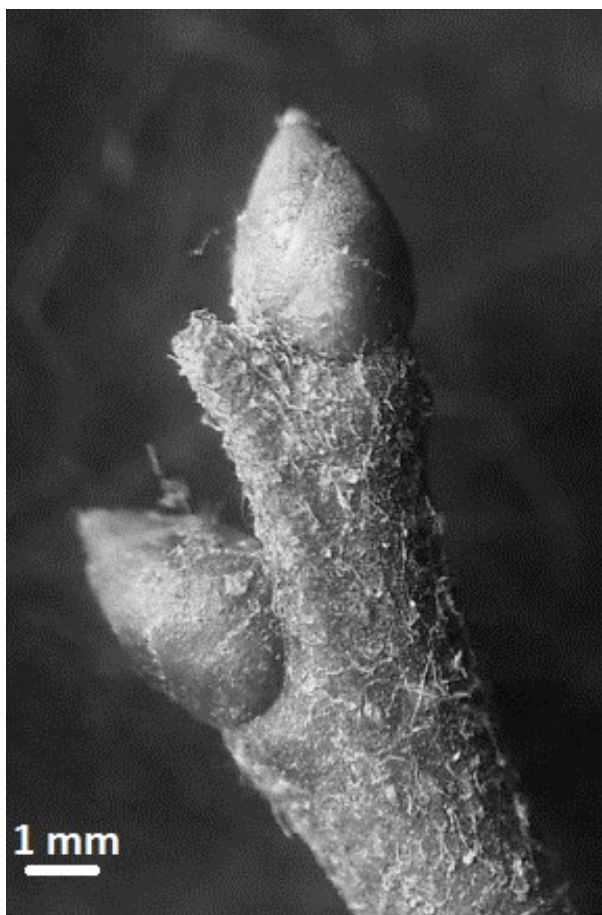
Подземная часть зрелого генеративного растения представлена корневищем и системой придаточных корней. От длинного стелющегося в подстилке корневища отходят вер-

тикальные побеги разного возраста. Глубина залегания корневища охватывает всю толщину подстилки.

Максимальная высота исследованных вертикальных ветвей зрелых генеративных особей составила 139 см при возрасте 11 лет. Средняя высота ветвей варьирует: так, на первом году жизни она составляет – 14±1 см, на 2 год – 33±1,5 см, на 4 год – 71±4 см, на 5 год – 73±13 см, на 6 год – 85±14 см, на 7 год – 76±20 см, на 8 год – 122±18 см, на 9 год – 136±17 см соответственно.

Первая материнская ось вертикальной ветви, как правило, имеет больший диаметр по сравнению со всеми остальными побегами, но не характеризуется значительной длиной. Диаметр материнского побега у ветви 11 лет составляет 9 мм, у ветви 2 лет – 4.5 мм.

Вертикальные ветви *Myrica gale* характеризуются симподиальным нарастанием побегов и акротонией (рис. 1). Расположение боковых побегов спиральное, что обуславливает многомерность ветви в пространстве. Условно побеги можно разделить на группы по их размерным характеристикам, так, встречаются длинные ростовые побеги, средние и короткие (рис. 2).



**Рис. 1.** Вегетативные почки в верхней части побега. Терминальная почка отмирает уже через 4–6 сут после разворачивания материнского побега, что обуславливает симподиальное нарастание. Вегетативные почки защищены чешуями, полностью или частично одревесневающими.

**Fig. 1.** Vegetative buds at the top of a shoot. The terminal bud dies within 4–6 days after the unfolding of the mother shoot, which determines the sympodial growth of the shoots. Vegetative buds are protected by fully and partially ligneous scales.

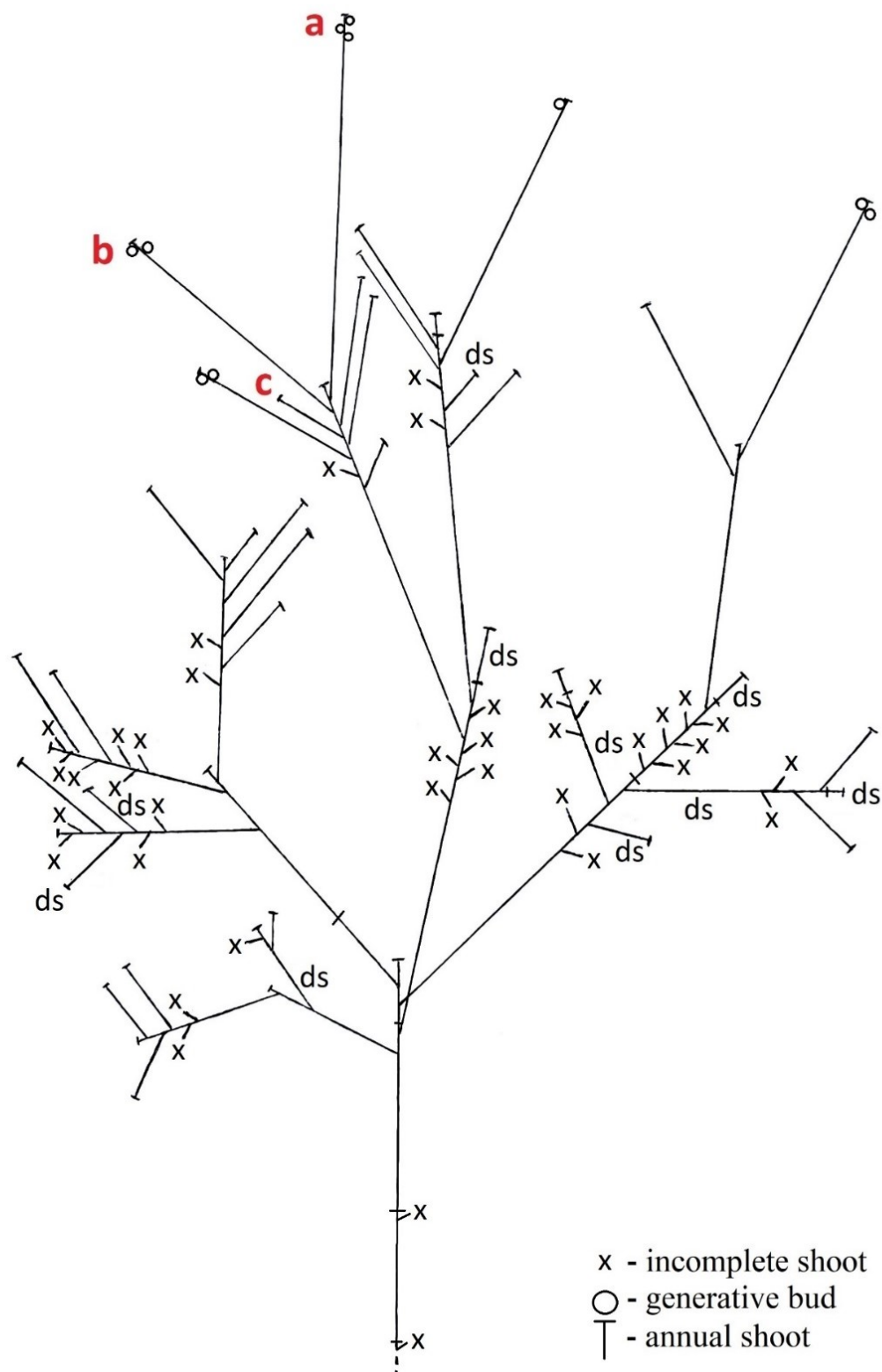
Основными структурообразующими элементами кроны являются длинные ростовые побеги. Обычно, ветвь представлена 7–

8 длинными, следующими друг за другом побегами, на которых развиваются комплексы боковых средних и коротких побегов, формирующих крону. Лидирующая ось выделяется по диаметру среди прочих в нижней части кроны, однако, вторичное утолщение стеблей незначительно и относительно постоянно в течение всей жизни ветви. Это делает практически невозможным определение лидирующего побега в верхней части кроны среди длинных побегов текущего года жизни. При этом, ксилемные элементы и элементы коры стебля мелкоклеточные и имеют по годичному кольцу сходный мелкий просвет (рис. 3).

Крона состоит из нескольких побеговых комплексов. Нижние из них развиваются на материнских побегах, являющихся боковыми побегами средней длины на лидирующей оси. На каждом подобном 2- или 3-летнем комплексе развиваются 5–6 боковых побегов, из которых нижние короткие, а остальные – средней длины. Длинные ростовые побеги в этой части кроны не развиваются. Эти комплексы выполняют фотосинтетическую функцию. Генеративные почки здесь не закладываются. Ветроопыление, свойственное *M. gale*, предполагает развитие генеративных почек на самых высоко расположенных длинных побегах.

Верхняя часть кроны представлена 2- и 3-летними немногочисленными побеговыми комплексами, развивающимися на основе длинных ростовых побегов. Появление длинных ростовых побегов – свойство именно этой части кроны. Они располагаются в верхней части материнского побега и развиваются из самых крупных почек, в то время как расположенные ниже побеги средней длины и очень малочисленные короткие побеги развиваются из почек меньшего размера. Верхушечная почка любого ростового побега также закономерно отмирает, непосредственно под ней закладываются генеративные почки (рис. 2). Ниже на длинных побегах закладываются крупные вегетативные почки, инициирующие развитие ростовых побегов, а ниже за ними – более мелкие почки, из которых образуются средние и короткие боковые побеги. Нижняя довольно протяженная часть побегов формирует спящие почки. Таким образом, генеративные побеги не изменяют план формирования 2-летних побеговых систем в сравнении с вегетативными.

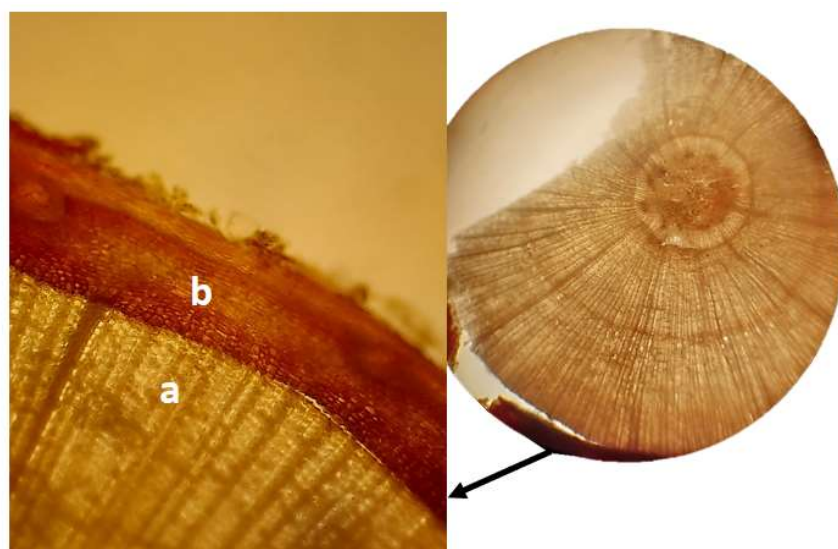
Короткие побеги имеют наименьшую продолжительность жизни и отмирают после 1 вегетационного сезона. Средние побеги живут около 3 лет, в то время как длинные побеги, являясь структурообразующими элементами ветви, способны существовать до 8–11 лет.



**Рис. 2.** Зрелая генеративная ветвь *Myrica gale*. Побег: а – длинный, b – средний, c – короткий; ds – погибший побег.

**Fig. 2.** Mature generative branch of *Myrica gale*. Shoots: a – long, b – medium, c – short; ds – dead shoot.





**Рис. 3.** Поперечный срез стебля 3-летней ветви: а – элементы проводящих тканей, б – элементы коры.

**Fig. 3.** Cross section of the stem of a 3-year-old branch: a – elements of conductive tissue, b – elements of the bark.

Сформировавшись, 2–3-летние побеговые системы тормозятся в развитии и последовательно отмирают. Короткие побеги отмирают быстрее средних и длинных, что приводит к постепенному “оголению” нижней части кроны. По мере старения ветви происходит отмирание и замена отдельных побегов или целых комплексов за счет нижележащих спящих почек. Периодическая активность спящих почек возобновления различных порядков усложняет пространственно-временную оценку развития ветви. Необходимо отметить, что *M. gale* проявляет удивительную способность поддерживать структурное пространственное постоянство за счет формирования вторичной кроны, что отражается в габитусе этого растения.

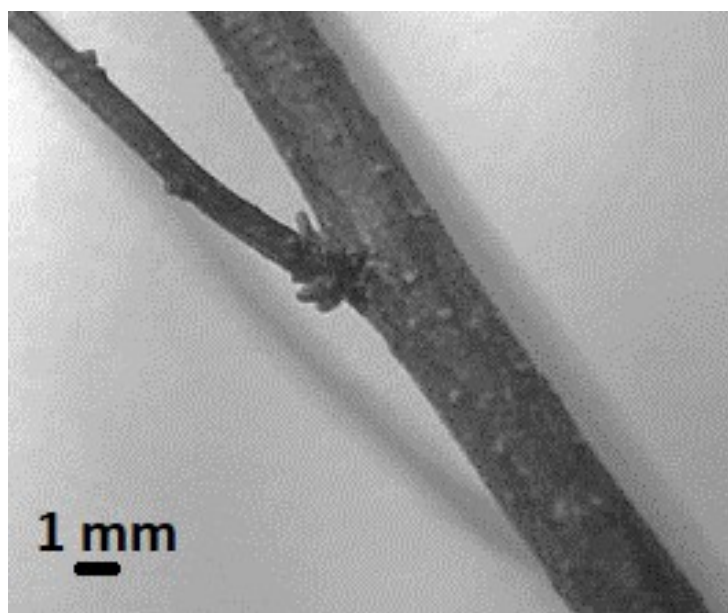
Междоузлия у основания любого побега укорочены. Их длина достигает максимума в срединной зоне, а затем снова уменьшается, образуя у длинных побегов почти симметричную кривую изменения длины междоузлий. Длина листовых пластинок изменяется сходным образом. Наиболее крупные почки располагаются в верхней трети побега и закладываются в пазухах тех листьев, у которых отчетливо проявляется динамика уменьшения площади листовой пластинки. На длинном генеративном побеге формируется до 5 генеративных почек (17% общего количества), 5–7 крупных вегетативных почек (17–21% общего количества) и до 20 мелких вегетативных почек (>60% общего количества), большинство из которых является длительно спящими и не трогается в рост в течение следующего вегетационного сезона. Спящие почки очень важны при расселении в умеренном поясе, в том чис-

ле, потому что определяют морфологическую пластичность вида, проявляющуюся в развитии побеговых систем разного строения [Серебряков, 1962 (Serebryakov, 1962); Фатьянова, Антонова, 2010 (Fatianova, Antonova, 2010)].

Листовая серия всех побегов начинается с почечных чешуй, из которых 4 – пергаментообразные неоппадающие полностью одревесневающие. Расположенные за ними еще 6 чешуй – пленчатые вытягивающиеся при распускании (рис. 4). Они имеют частично одревесневающие вершины. Отличия чешуй от ассимилирующих листовых органов заключаются степени одревеснения, отсутствии железистых волосков по краю чешуи и на ее поверхности, а также отсутствии черешка и выраженной центральной жилки. Пленчатые чешуи мягкие, на просвет прозрачные, что свидетельствует о слабом развитии мезофилла, и, в свою очередь, также существенно отличает их от настоящих листьев. В пазухах более длинных верхних пленчатых чешуй могут закладываться мелкие почки, в то время как в пазухах неоппадающих коротких чешуй этого не происходит. Количество настоящих листьев варьирует и зависит от характеристик побега. Ассимилирующие листья характеризуются малой изменчивостью формы листовой пластинки.

У длинного ростового побега развивается полная листовая серия, которая содержит более 40 листовых органов, достигающих в длину 55 мм с черешком в 3 мм. Динамика изменения размеров листовых органов в полной листовой серии представлена равноплечей кривой постепенного увеличения длины листовых органов, а затем такой же плавный спад.





**Рис. 4.** После развития побега из почки полностью одревесневшие чешуи не опадают. Часто можно наблюдать их и после отмирания побега.

**Fig. 4.** Completely lignified scales do not fall after the development of the shoot from the bud. It is often possible to observe them after the death of the shoot.

Листовая серия среднего побега состоит из 28–35 листовых органов, достигающих в длину 40 мм с черешком в 3 мм. Кривая распределения длин неполная, представлена сначала постепенным увеличением длины листовых органов, затем следует резкий спад. На подавляющем большинстве средних побегов генеративные почки не образуются. Изредка на них закладываются 1–3 генеративные почки (5–10%). В случае вегетативного развития они имеют 4–6 крупных почек (23–30%) и до 18 мелких почек (около 70%).

Листовая серия короткого побега представлена 6–8 ассимилирующими листьями, достигающими в длину 13–15 мм с черешком

в 1 мм и 10 чешуями. В кривой распределения длин отсутствуют “плечи”, она отражает сначала резкий подъем, а затем – такой же резкий спад. На коротких побегах генеративные почки не закладываются, крупных почек 3–4 (20–30%), мелких до 14 (70–80%). Закономерное самообновление ветви происходит за счет разворачивания спящих почек на побегах нижней части кроны, тогда как при более серьезных повреждениях могут быть задействованы длительно спящие почки, в том числе, материнской оси. Отмечена способность почек текущего года заложения трогаться в рост, что соотносится с формированием дополнительных придаточных корней.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В литературе сем. Myricaceae и, в частности, род *Myrica* известны тем, что на них длительное время исследовали симбиотические отношения высших растений и азотфиксирующих микроорганизмов. Обитание в холодной и слабоаэрируемой почве требовало выработки механизмов, способствующих независимости высших растений от недостатка питательных веществ в почве, в частности, от дефицита доступных для поглощения корнями азотистых соединений. Недостаточность азотистого питания не позволяла сформировать крупную вегетативную часть растения, что, в конечном счете, привело многие группы цветковых растений к образованию симбиотических связей с бактериями и гри-

бами. В частности, такими отношениями характеризуются род *Alnus* и некоторые другие. *Myrica gale* присуще образование эктомикоризы с азотфиксирующими бактериями, преимущественно, представителями рода *Frankia* [St-Laurent, Lalonde, 1987], для которых древние представители Myricaceae, по мнению некоторых ученых, стали первыми симбионтами среди цветковых растений [Maggia, Bousquet, 1994]. На степень развития корневой системы влияет активность нитрогеназы, обусловленная, в свою очередь, степенью развития клубеньковых везикул, чувствительных как к степени аэрации, так и к количеству почвенной воды [VandenBosch, Torrey, 1985].

Механизм поступления кислорода в бактериальные везикулы изучался достаточно тщательно [Tjerkema, 1978, 1983]. Известно, что свободный кислород сильно подавляет функцию нитрогеназы, при этом, азотфиксация поддерживается только в условиях быстрого потока кислорода при низких его концентрациях [Robson, Postgate, 1980; Shaw, 1984]. Структурные исследования клубеньковых корней показывают, что их кора у *M. gale* очень аэренхиматозна [Torrey, Callaham, 1978; Sprent, Scott, 1979]. На имеющемся у нас поперечном срезе нижней части первого вертикального побега 3-летней ветви (рис. 3) помимо отчетливой мелкоклеточности элементов прослеживается отсутствие аэренхимы, что связано с сезонным характером затопления местообитаний *M. gale*. Вертикальные ветви большую часть года находятся в сухих условиях и совсем недолго частично погружены в воду, в то время как корни с клубеньковыми везикулами вынуждены существовать в условиях длительного затопления. Эти структурные особенности в некоторой степени определяют расположение корневищ *M. gale* в подстилке.

В условиях недостатка азота происходит формирование некрупных надземных органов и, в целом, в среднем, некрупных растений. Можно предположить, что регулярное и быстрое отмирание побеговых комплексов может быть связано с необходимостью перераспределять азот.

Обитание в более холодном климате привело к появлению листопадности у *M. gale* и существенному уменьшению размеров особи по сравнению с тропическими и субтропическими видами, высота которых зачастую достигает 5–6 м. По-видимому, листопадность появляется в числе крайних признаков уже после значительного уменьшения размеров особи, среди видов, у которых она также отмечена, значительный интерес представляет *M. pennsylvanica* Mirb. – по ряду признаков она проявляет схожую с *Myrica gale* стратегию адаптации к холодным условиям среды обитания, произрастая, тем не менее, значительно южнее и лишь изредка заходя в районы южного побережья Гудзонова залива [Kartesz, Meacham, 1999]. По размерным характеристикам *M. pennsylvanica* значительно превосходит *M. gale* и представляет собой кустарник высотой до 4.5 м.

Листовые серии коротких и средних побегов характеризуются значительной асимметрией по сравнению с листовыми сериями длинных побегов и являются неполными (рис. 5). Большое количество зачатков листовых органов обуславливает постепенное заложение почек, а несовершенство строения чешуй отражает слабую защитную способность данных органов. Оба признака свидетельствуют о глубокой древности вида и сложности в адаптации к условиям среды.

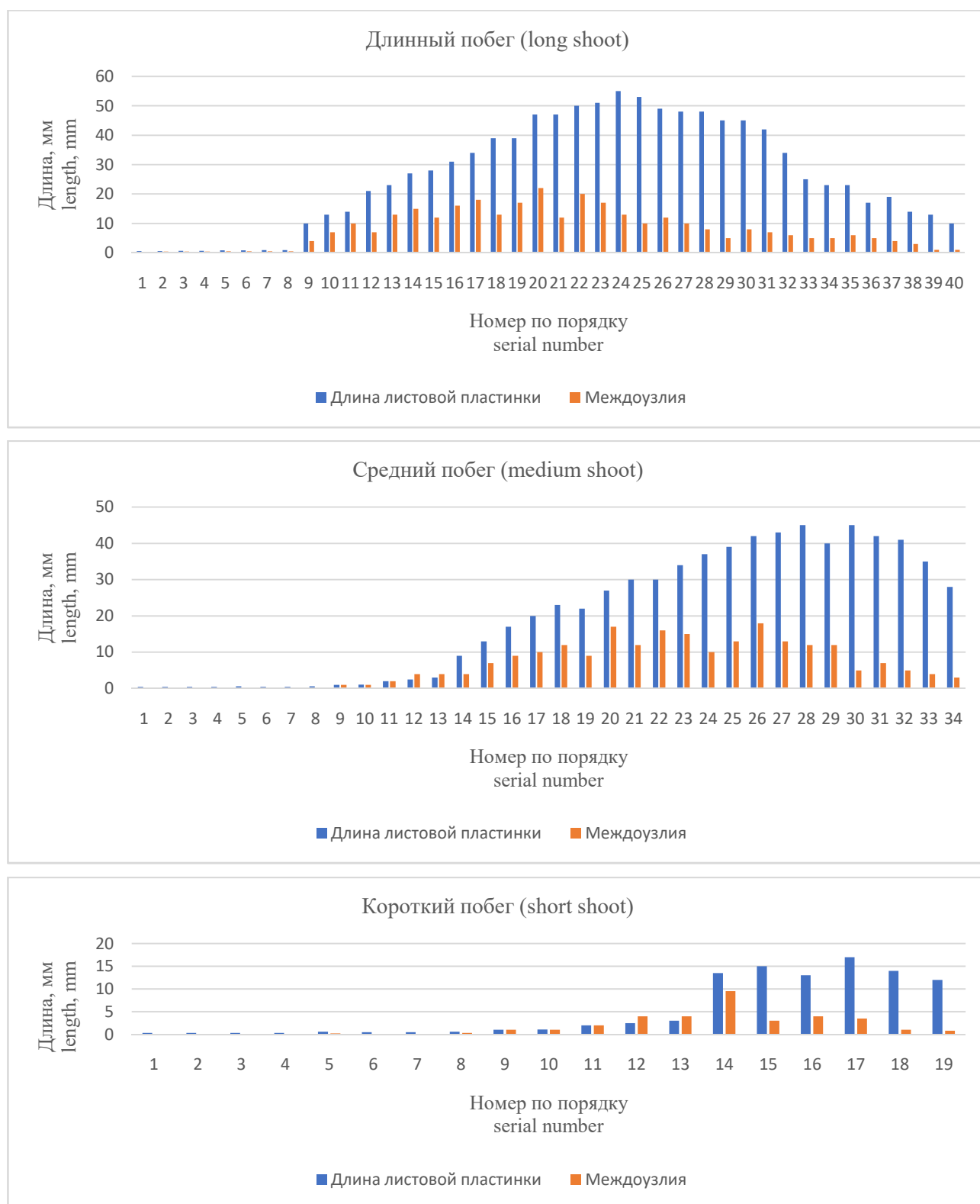
Помимо количества листовых органов длинные, средние и короткие побеги отличаются положением на материнском побеге. Так, длинные ростовые побеги развиваются из верхних наиболее крупных вегетативных почек и определяют направление развития всей системы побегов. Их количество в системе крупной ветви невелико, и они явно выполняют скелетную функцию, существуя в ветви длительное время, а также выносят к солнцу и ветру генеративные органы. Средние и короткие побеги являются по сути своей заполняющими, они развиваются из значительно более мелких почек, расположенных ниже по оси материнского побега, и выполняют в основном фотосинтетическую функцию. Мелкие побеги являются наиболее короткоживущими и достаточно быстро сменяются в кроне.

В классической работе Ричардса “Тропический дождевой лес” [Richards, 1952] отмечается, что в тропических лесах кустарники зачастую приобретают вид маленьких деревьев. Зрелые генеративные ветви *M. gale* по габитусу подобны маленьким деревцам: от материнской оси, стволика, отходят побеги, образующие кружевную структуру – крону. Из-за особенностей онтогенеза отдельных побегов и различной продолжительности их жизни происходит постоянное отмирание побегов и самообновление ветви за счет спящих почек, при этом структурное и функциональное единство системы сохраняется. Генетически запрограммированная морфология и архитектура побега, отличающаяся большой вариабельностью признаков и не меньшей пластичностью структурных элементов, определяет габитус растения и в большинстве случаев его жизненную форму [Берко, Козий, 1987 (Berko, Kozij, 1987)].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, зрелые генеративные ветви *M. gale* состоят из структурно различных элементов. Выделяются длинные ростовые, средние и короткие побеги, которые различа-

ются как по размерным характеристикам, так и по положению на материнской оси, а также представлены листовыми сериями различной степени полноты.



**Рис. 5.** Листовые серии длинного, среднего и короткого побегов.

**Fig. 5.** Leaf series of long, medium and short shoots. Blue column – the length of the leaf, red column – the length of internodes.

Полная листовая серия характерна для длинных побегов, в то время как у средних и коротких побегов “плечи” кривой либо выражено асимметрично, либо практически отсутствуют. Установлено, что часть листовых органов видоизменилась в защитные структуры

почки и теперь представлена неопадаящими полностью одревесневающими и частично одревесневающими пленчатыми почечными чешуями. Адаптации к распространению в более холодных условиях среды проявляются в особенностях структурно-функциональной органи-

зации ветви и всей особи, закономерностях формирования защитных листовых органов почки и динамике развития листовой серии и, вне всяких сомнений, нуждаются в более детальном изучении. Семейство Мугисасеае принадлежит к древним семействам цветковых растений, что проявляется в строении цветков и древесины, а также большом количестве листовых органов [Skene et al., 2000]. По ряду признаков: цветение до распускания, наименее разветвленные соцветия среди всех представителей семейства, субдизция, общее большое количество листовых органов, строение цветков и древесины, ароматические железы и воск, листопадность, – можно предположить, что *M. gale* является переходной формой, возникшей в результате продвижения теплолюбивого тропического и субтропического семейства Мугисасеае на север.

Архитектура растения зависит от его генетических особенностей, а также от взаимного расположения и влияния всех его частей, в лю-

бой момент времени эта морфологическая характеристика являет собой равновесие между эндогенными ростовыми процессами и экзогенными ограничениями, которые накладывает окружающая среда [Barthelemy, Caraglio, 2007]. Годичный побег является основным структурным элементом многолетнего растения [Серебряков, 1952 (Serebryakov, 1952)]. Его изучение имеет большое значение для решения вопросов эволюции растений [Хохряков, 1975, 1981 (Hohryakov, 1975, 1981)], их экологии [Василевская, 1954 (Vasilevskaja, 1954)].

Морфологические исследования побегов являются одним из основополагающих направлений анализа архитектуры растения, целью которого становится отделение эндогенных процессов от потенциальной и реализованной пластичности, находящейся под влиянием внешних факторов, для понимания эволюционных процессов и их роли в пространственной организации растений в различных условиях среды.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берко И.Н., Козий Б.И. О методике моделирования морфологического строения монокарпического побега травянистых многолетников // V Всесоюз. шк. по теорет. морф. раст. Львов: Львовский гос. ун-т., 1987. С. 29–33.
- Василевская В. К. Стебель // Анатомия растений. М.: Советская наука, 1954. 184 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.
- Лапиров А., Беляков Е. Проблемы применимости концепции модульной и структурно-функциональной организации цветковых растений к анализу структуры побегов у некоторых групп споровых растений // Журнал общей биологии. 2019. № 80. С. 427–438.
- Недосеко О.И., Викторов В.П. Архитектурные типы крон женских и мужских особей *Salix acutifolia* L. // Изв. высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2017. № 1 (17). С. 14–27.
- Савиных Н.П. Применение концепции модульной организации к описанию структуры растения // Современные подходы к описанию структуры растений. Киров: Лобань, 2008. С. 47–69.
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 391 с.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 377 с.
- Фатьянова Е.В., Антонова И.С. Разнообразие почек у побегов разных морфофункциональных типов в кроне хурмы кавказской (*Diospyros lotus* L.) на поздней генеративной стадии // Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника: Материалы Всероссийской научной конференции “Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера”. Киров, ВятГГУ, 2010. С. 392–397.
- Хохряков А.П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск: Наука, Сиб. отд., 1975. 202 с.
- Хохряков А.П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 168 с.
- Barthelemy D., Caraglio Y. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. Bot. 2007. Vol. 99. P. 375–407.
- Halle F. Architectural variation at the specific level in tropical trees // Tropical trees as living systems. / Cambridge University Press, Cambridge. 1978. P. 209–222.
- Kartesz J., Meacham C. *Myrica pensylvanica* Synthesis of the North American Flora: Nomenclatural innovations, Version 1.0. Chapel Hill, NC. 1999. Vol. 18
- Maggia L., Bousquet J. Molecular phylogeny of the actinorhizal Hamamelidae and relationships with host promiscuity towards Frankia // Mol. Ecol. 1994. Vol. 3. P. 459–467.
- Meloche C.G., Diggle P.K. Preformation, architectural complexity, and developmental flexibility in *Acomastylis rossii* (Rosaceae) // American Journal of Botany. 2001. Vol. 88, №6, P. 980–991.
- Nitta I., Ohsawa M. Bud and module of evergreen broad-leaved trees in Anaga cloud forests // Anaga cloud forest. A comparative study on evergreen broad-leaved forests and trees of the Canary Islands and Japan. Chiba: Laboratory of Ecology, Chiba University. 1999. P. 139–146.
- Richards P.W. The Tropical Rain Forest // Cambridge: Cambridge University Press, 1952. 450 p.
- Robson R., Postgate J. Oxygen and hydrogen in biological nitrogen fixation // Annu. Rev. Microbiol. 1980. Vol. 34. P. 183–207.

- Shaw B. Oxygen control mechanism in nitrogen-fixing systems // Current developments in biological nitrogen fixation. London: Cambridge University Press, 1984. P. 111–134.
- Skene K., Sprent J., Raven J., Herdman L. Biological flora of the British Isles: *Myrica gale* L. // Journal of Ecology. 2000. Vol. 88. P. 1079–1094.
- Sprent J., Scott R. The nitrogen economy of *Myrica gale* and its possible significance for the afforestation of peat soils // Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests. Cowallis: Forest Research Laboratory, Oregon State University. 1979. P. 234–242.
- St-Laurent L., Lalonde M. Isolation and characterization of Frankia strains isolated from *Myrica gale* // Can. J. Bot. 1987. Vol. 65. P. 1356–1363.
- Tjepkema J. Oxygen concentration within the nitrogen-fixing root nodules of *Myrica gale* L. // Am. J. Bot. 1983. Vol. 70. P. 59–63.
- Tjepkema J. The role of oxygen diffusion from the shoots and nodule roots in nitrogen fixation by root nodules of *Myrica gale* // Can. J. Bot. 1978. Vol. 56. P. 1365–1371.
- Torrey J., Callahan D. Determinate development of nodule roots in actinomycete-induced root nodules of *Myrica gale* // Can. J. Bot. 1978. Vol. 56. P. 1357–1364.
- Vandenbosch K., Torrey J. The development of endophytic sporangia in field and laboratory-grown nodules of *Comptonia peregrina* and *Myrica gale* // Am. J. Bot. 1985. Vol. 72. P. 99–108.

## REFERENCES

- Barthelemy D., Caraglio Y. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny, *Ann. Bot.*, 2007, vol. 99, pp. 375–407.
- Berko I.N., Kozij B.I. On the method of modeling the morphological structure of the monocarpic shoot of herbaceous perennials. *V Al-Union School on Theoretical Plant Morphology (USSR)*. Lviv, LSU, 1987, pp. 29–33. [In Russian]
- Fatianova E.V., Antonova I.S. Variety of buds of shoots of different morphofunctional types in the crown systems of *Diospyros lotus* L. on the late generative stage. *Biological types of Raunkiaer C. and modern Botany: Materials of the All-Russian Scientific Conference "Biomorphological Readings on the 150th Anniversary of the Birth of C. Raunkiaer"*. Kirov, VyatSU, 2010, pp. 392–397. [In Russian]
- Halle F. Architectural variation at the specific level in tropical trees. *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, Cambridge. 1978, pp. 209–222.
- Hohryakov A.P. *Evoljucija biomorf rastenij* [Evolution of plant biomorphs]. M., Nauka, 1981, 168 p. [In Russian]
- Hohryakov A.P. *Zakonomernosti evoljucii rastenij* [Patterns of Plant Evolution]. Novosibirsk: Science, Siberian department, 1975, 202 p. [In Russian]
- Krasnaya kniga Rossijskoj Federacii (rastenija i griby) [Red Data Book of the Russian Federation (plants and mushrooms)]. M., KMK, 2008, 855 p. [In Russian]
- Kartesz J., Meacham C. *Myrica pensylvanica* *Synthesis of the North American Flora: Nomenclatural innovations, Version 1.0*. Chapel Hill, NC, 1999, vol. 18.
- Lapirov A., Belyakov E. On the applicability of a concept of modular and structural-functional organization of angiosperms to the analysis of shoots structure in certain groups of spore plants. *Journal of general biology*, 2019, vol. 80, no. 6, pp. 427–438. [In Russian]
- Maggia L., Bousquet J. Molecular phylogeny of the actinorhizal Hamamelidae and relationships with host promiscuity towards Frankia. *Mol. Ecol.*, 1994, vol. 3, pp. 459–467.
- Meloche C.G., Diggle P.K. Preformation, architectural complexity, and developmental flexibility in *Acomastylis rossii* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, 2001, vol. 88, no. 6, pp. 980–991.
- Nedoseko O.I., Viktorov V.P. Architecture types of male and female crowns of *Salix acutifolia* L. *Izv. vysshikh uchebnykh zavedenij. Povolzhskij region. Natural Sciences. PSU*, 2017, no. 1 (17), pp. 14–27. [In Russian]
- Nitta I., Ohsawa M. Bud and module of evergreen broad-leaved trees in Anaga cloud forests. *Anaga cloud forest. A comparative study on evergreen broad-leaved forests and trees of the Canary Islands and Japan*. Chiba, Laboratory of Ecology, Chiba University, 1999, pp. 139–146.
- Richards P.W. *The Tropical Rain Forest*. Cambridge, Cambridge University Press, 1952. 450 p.
- Robson R., Postgate J. Oxygen and hydrogen in biological nitrogen fixation. *Annu. Rev. Microbiol.*, 1980, vol. 34, pp. 183–207.
- Savinykh N.P. Application of the concept of modular organization to the description of plant structure. *Sovremennye podhody k opisaniyu struktury rastenij* [Modern approaches to the description of plant structure]. Kirov, Loban', 2008, pp. 47–69. [In Russian]
- Serebryakov I.G. *Ekologicheskaya morfologiya rastenij* [Ecological morphology of Plants]. M., Vysshaya shkola, 1962. 377 p. [In Russian]
- Serebryakov I.G. *Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rastenij* [Morphology of vegetative organs of higher plants]. M., Sovetskaya nauka, 1952. 391 p. [In Russian]
- Shaw B. Oxygen control mechanism in nitrogen-fixing systems. *Current developments in biological nitrogen fixation*. London, Cambridge University Press, 1984. pp. 111–134.
- Skene K., Sprent J., Raven J., Herdman L. Biological flora of the British Isles: *Myrica gale* L. *Journal of Ecology*, 2000, vol. 88, pp. 1079–1094.

- Sprent J., Scott R. The nitrogen economy of *Myrica gale* and its possible significance for the afforestation of peat soils. *Symbiotic nitrogen fixation in the management of temperate forests*. Cowallis, Forest Research Laboratory, Oregon State University, 1979, pp. 234–242.
- St-Laurent L., Lalonde M. Isolation and characterization of *Frankia* strains isolated from *Myrica gale*. *Can. J. Bot.*, 1987, vol. 65, pp. 1356–1363.
- Tjepkema J. Oxygen concentration within the nitrogen-fixing root nodules of *Myrica gale* L. *Am. J. Bot.*, 1983, vol. 70, pp. 59–63.
- Tjepkema J. The role of oxygen diffusion from the shoots and nodule roots in nitrogen fixation by root nodules of *Myrica gale*. *Can. J. Bot.*, 1978, vol. 56, pp. 1365–1371.
- Torrey J., Callaham D. Determinate development of nodule roots in actinomycete-induced root nodules of *Myrica gale*. *Can. J. Bot.*, 1978, vol. 56, pp. 1357–1364.
- Vandenbosch K., Torrey J. The development of endophytic sporangia in field and laboratory-grown nodules of *Comptonia peregrina* and *Myrica gale*. *Am. J. Bot.*, 1985, vol. 72, pp. 99–108.
- Vasilevskaja V.K. Shoot. *Plant Anatomy*. M., Soviet Science, 1954, 184 p. [In Russian]

## TO THE QUESTION OF MORPHOLOGY OF *MYRICA GALE* L. GENERATIVE PLANTS

I. O. Tolchennikova, I. S. Antonova

*St. Petersburg State University*

199034 St. Petersburg, Russia, e-mail: [ulmaceae@mail.ru](mailto:ulmaceae@mail.ru)

The distribution of *Myrica gale* on the coast of the Gulf of Finland is confined to regularly flooded coastal habitats, characterized by milder environmental conditions compared to the uplands and under the residual influence of the Gulf Stream. In Russia, *M. gale* is located on the northeastern border of the range. The study of the features of the species that contribute to the dispersal in the northern direction, and the properties of the environment that prevent such dispersal, is always of great interest. Growth in colder conditions in comparison with other members of the family, mainly inhabitants of the tropical and subtropical areas, affected the formation of such adaptations as deciduousness, changes in the structure of flowers and bark, as well as the presence of a large number of protective leaf organs. Their quantitative and qualitative analysis made it possible to establish the presence of 4 lignified parchment-like scales that do not fall completely and 6 membranous with partially lignified tops scales that stretch out while unfolding. An attempt was made for the first time to analyze the spatial structure of the shoots of the species. A sympodial growth of shoots and the phenomenon of acrotonia, as well as a spiral formation of lateral shoots, were established. In the structure of the mature generative branch of *M. gale* there were identified 3 types of shoots: long growth, medium and short, and also their leaf series were analyzed.

Leaf series of short and medium shoots are characterized by significant asymmetry compared to leaf series of long shoots and are incomplete. The curves were constructed on the basis of such characteristics of leaf organs as their total number, length along the central vein, including the petioles (if they are presented), and internode lengths. A large number of rudiments of leaf organs determines the gradual formation of the buds, and the imperfection of the structure of the scales reflects the weak protective ability of these organs. Both features indicate the deep ancientness of the species and the difficulty in adapting to cold environmental conditions. Mature generative branches of *M. gale* are similar in habit to small trees, which is of particular interest in the context of modeling possible directions of adaptation during the spread of species of subtropical origin to more northern regions.

**Keywords:** *Myrica gale*, morphology of shoots, protective leaf organs, vegetative buds, plant evolution, plant adaptation to the environment

## ПОЛИПЛОИДИЯ У ВОДНЫХ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ

Е. А. Андриянова, О. А. Мочалова

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,  
685000, г. Магадан, ул. Портовая, 18, e-mail: l\_chipmunk@mail.ru, mochalova@inbox.ru  
Поступила в редакцию 24.03.2021

Проанализированы хромосомные числа водных сосудистых растений, произрастающих на Северо-Востоке Азии, восточнее р. Лены. На основе опубликованных данных, в том числе собственных определений, сделан обзор имеющихся сведений о кариологических особенностях водной флоры в связи с таксономическим положением, распространением и экологическими особенностями видов. Хромосомные числа известны для 119 видов из 123, нет данных для *Zannichellia komarovii*, *Eleocharis termale*, *Stuckenia subretusa* и *Potamogeton sibiricus*. Доля полиплоидов в водной флоре Северо-Востока Азии (79%) выше, чем приводимая в литературе для всей флоры Берингской Арктики (69%). При анализе видов по наличию полиплоидии в зависимости от широтной группы ареала выявлено, что все арктические и гипоарктические виды водных растений являются полиплоидами. Минимальная доля полиплоидов – среди арктобореальных видов. При анализе видов по долготным группам самая низкая доля полиплоидов отмечена среди видов, встречающихся только в Евразии (65%), самая высокая – среди плейрорегиональных видов (96%). Виды семейств Сурепaceae, Lemnaceae, Ranunculaceae и Роaceae характеризуются высоким уровнем изменчивости числа хромосом. Наибольшее разнообразие хромосомных чисел наблюдается у полиморфных видов *Caltha palustris* s. l., *Agrostis stolonifera*, *Dupontia fisheri* s.l., *Phragmites australis*, у всех видов рода *Eleocharis*, у *Nymphaea tetragona*, *Acorus calamus*, *Calla palustris*. У *Hippuris vulgaris*, *Arctophila fulva* и *Beckmannia syzigachne* на крайнем северо-востоке, на северных границах ареалов, отмечались единичные случаи высоких уровней плоидности. У видов семейств Equisetaceae, Typhaceae, Zosteraceae флоры Северо-Востока Азии известны только диплоиды. У *Ranunculus gmelinii* и *Caltha palustris* (Ranunculaceae) в Магаданской области выявлено существование нескольких хромосомных рас, распределение которых связано с местообитаниями растений. Редкие кариотипы отмечены у водных форм этих видов с преимущественно вегетативным размножением, произрастающих в незамерзающих водотоках.

**Ключевые слова:** водные сосудистые растения, хромосомные расы, полиплоидия, уровни плоидности, Северо-Восток Азии.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-63-82

### ВВЕДЕНИЕ

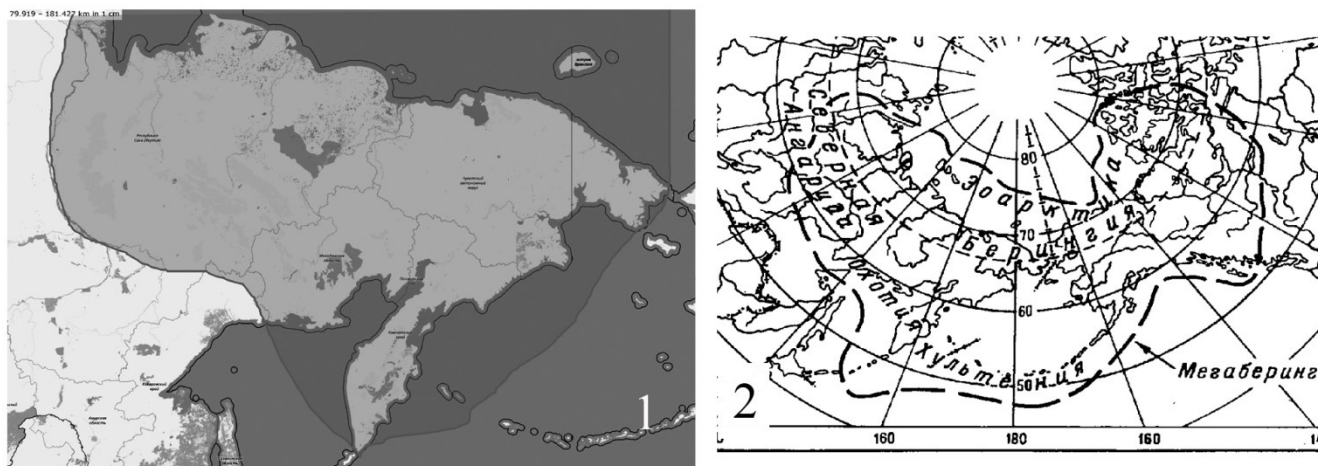
Крайний Северо-Восток Азии (СВА) – обширный малоизученный и малонаселенный район с суровым климатом и почти сплошной многолетней мерзлотой, территория которого является частью Мегаберингии. Западная (российская) часть Мегаберингии – регион со сложной историей развития флоры, ее флорогенез связан не только с близлежащими регионами, но и с удаленными территориями Азии и Северной Америки. Берингский сектор Голарктики – область становления автохтонной холодостойкой флоры и фауны, расселявшейся в Старый и Новый Свет через периодически возникавшую и исчезающую берингскую сушу, ему принадлежит огромная роль в формировании современной флоры и растительности [Юрцев, 1974 (Yurtsev, 1974); Yurtsev, 1994].

Рассматриваемая в данной работе территория простирается от долины рек Лена, Алдан на западе до восточного окончания Евразии, от побережья Северного Ледовитого океана и о. Врангеля до оконечности полуострова Камчатка на юго-востоке [Юрцев, 1974 (Yurtsev, 1974); Hultén, 1981]. Юго-западную

границу территории мы условно провели между долиной Алдана и побережьем Охотского моря по 59° с.ш., поскольку для этого района она обычно не уточняется. СВА включает Чукотский АО, Камчатский край, Магаданскую область, а также северо-восточную часть Республики Саха (Якутии) и самый север Хабаровского края (рис. 1).

В последние годы изучение водной флоры севера азиатской части России позволило на современном уровне выявить видовой состав водных сосудистых растений, в т.ч. сложные, ранее не идентифицировавшиеся восточноазиатские и североамериканские таксоны. В данной работе мы проводим обзор имеющихся на данный момент сведений о кариологических особенностях водной и прибрежно-водной флоры СВА в связи с таксономическим положением, распространением и экологическими особенностями видов. Информация о хромосомных числах (ХЧ) и уровнях плоидности (УП) помогает обозначить таксоны, в которых идут современные процессы видообразования и прояснить многие вопросы в области таксономии и флорогенеза.





**Рис. 1.** Карта-схема северо-востока Азии (1) и схематические границы Мегаберингии по Б.А. Юрцеву (1974) (2).

**Fig. 1.** Schematic map of the North-East Asia (1) and schematic boundaries of Megaberingia according to B.A. Yurtsev (1974) (2).

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Список водных сосудистых растений СВА, обсуждаемый в данной работе, подготовлен на основе:

- Собственных полевых сборов авторов и коллег из Института биологии внутренних вод РАН А.А. Боброва и Е.В. Чемерис из малоизученных районов Сибири и Дальнего Востока, проводившихся с начала 2000-х годов до 2020 г.;

- Просмотра гербарных коллекций из LE, MHA, MW, NS, NSK, VLA, SASY, KRAS, IRK, KAM, KEM, MAG, IBIW и др.; просмотра образцов и карт из цифровых гербариев MW (<https://plant.depo.msu.ru/>) и NSK (<http://herb.csbg.nsc.ru:8081/>);

- Флористических сводок [Арктическая флора..., 1960–1987 (Arkticheskaya flora..., 1960–1987); Сосудистые растения..., 1985–1996 (Sosudistye rasteniya..., 1985–1996); Флора Сибири, 1987–2003 (Flora Sibiri..., 1987–2003); Panarctic flora, 2020 и др.] и региональных “Флор” и “Определителей”.

В состав водной флоры включены таксоны, закономерно встречающиеся в водной среде, т.е. собственно водные и прибрежно-водные виды. Типы ареалов (широтные и долготные группы) рассмотрены в системе биогеографических координат, разработанных Б.А. Юрцевым с соавторами [Юрцев и др., 1979a, b (Yurtsev et al., 1979a, b)] и традиционно используемых в публикациях по арктическим флорам [Khitun et al., 2016]. Виды, объем которых в настоящий момент трактуется неоднозначно, приняты в широком смысле

(с включением географических и экологических рас).

Собственные данные по ХЧ были получены для 25 видов водных и прибрежно-водных растений (87 опубликованных определений и более 15 неопубликованных) из различных регионов СВА, в основном с юга Магаданской области [Andriyanova, Mochalova, 2016, 2017, 2020; Andriyanova et al., 2018; Andriyanova, 2019]. Для подсчета хромосом использовались кончики растущих корней, собранные в природе, в нескольких случаях – корни проростков, полученные в лабораторных условиях. Материал обрабатывался 0.02% колхицином в течение 2–4 ч, затем фиксировался в смеси уксуса и этилового спирта (1:3), окрашивание проводилось в уксуснокислом гематоксилине. Подсчет хромосом проводился на временных давленных препаратах [Смирнов, 1968 (Smirnov, 1968)].

При обобщении литературных данных по ХЧ были использованы более 140 литературных источников [Хромосомные числа, 1969 (Chromosome numbers, 1969); Крогулевич, Ростовцева, 1984 (Krogulevich, Rostovtseva, 1984); Агапова и др., 1990, 1993 (Agapova et al., 1990, 1993); Пробатова, 2014 (Probatova, 2014); Чепинога, 2014 (Cherpinoga, 2014); Roalson, 2008; Prancel et al., 2014 и др.] и международные базы данных “Index to plant chromosome numbers” [Goldblatt, Jonson, 1979] and “The Chromosome Counts Database” [Rice et al., 2015]. В спорных случаях мы, как правило, обращались к первоисточнику, но большая часть ссылок сделана на обзорные работы.



## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Флористическое разнообразие.** На СВА, в азиатской части Берингии, насчитывается 137 таксонов водных и прибрежно-водных сосудистых растений (123 вида и 16 гибридов), относящихся к 59 родам и 34 семействам (табл. 1). В состав водной флоры включены гигрофиты и гигромезофиты, закономерно встречаются в водной среде, например, растущие вдоль берегов *Comarum palustre*, *Stellaria crassifolia*, на обсыхающих участках озер *Epilobium palustre*, *Ranunculus reptans*, а также *Agrostis scabra*, *Galium trifidum*, *Tephrosia palustris* и другие виды, в высоких широтах часто произрастающие вдоль уреза воды и на редко обсыхающих мелководьях.

На СВА преобладают голарктические (55 видов, 45%) и плурирегиональные виды (27 видов, 22%), например, *Callitriche palustris*, *Hippuris vulgaris*, *Potamogeton gramineus*, *Sparganium angustifolium* и др. Участие амфи-пацифических (*Eleocharis kamtschatica*, *Myriophyllum ussuriense*, *Ruppia occidentalis*, *Scirpus microcarpus*), амфиберингийских (*Isoetes maritima*, *Ranunculus codyanus*) и берингийских (произрастающих в одном из секторов Берингии) (*Callitriche subanceps*, *Hippuris montana*, *Zannichellia komarovii*) видов низкое (9 видов, 7% флоры). Преимущественно американское распространение с небольшим фрагментом ареала в СВА характерно для *Elatine americana*, *Schoenoplectus acutus*, обратная картина наблюдается у *Agrostis clavata* и *Ranunculus mongolicus*. Состав водной флоры в азиатском и американском секторах Берингии довольно близок, он характеризуется преобладанием широко распространенных видов, а также существованием 11 пар близких аллопатрических видов.

Два вида водных злаков являются заносными на СВА, собиравшимися в единственных местонахождениях: *Glyceria notata* (Камчатка) и *Alopecurus geniculatus* (Чукотка). Несколько видов, аборигенных для флор Камчатки и Якутии, в северных районах СВА являются заносными, например, *Lemna minor* и *Typha latifolia* в Магаданской области.

Три вида приводятся нами для СВА по указаниям, подтвердить которые до сих пор не удалось:

- *Isoetes echinospora* – циркумбореальный вид, похожий по вегетативным признакам на азиатский *I. asiatica*, но отличающийся от него как по размерам и строению макроспор, так и генетически. Сборы из Якутии, из Нерюнгринского района, оз. М. и Б. Токо (SASY) были опубликованы как *I. echinospora*, но со-

стояние гербария не позволяет однозначно определить их видовую принадлежность;

- *Hippuris montana* – североамериканский вид, приводимый для Командор и Нижнего Амура на основании старых сборов, гербарные сборы не найдены. На Командорах, несмотря на наши целенаправленные поиски, не обнаружен;

- *Potamogeton richardsonii* – североамериканский вид, указанный для океанических районов российского Дальнего Востока (ДВ), таксономическая принадлежность сборов, на основании которых вид приводится, сейчас уточняется, хотя большая часть просмотренного нами гербария относится к *P. perfoliatus*.

Еще несколько таксонов флоры СВА можно отнести к недостаточно изученным в систематическом и (или) в географическом плане: *Isoetes maritima*, *Caltha palustris* s.l., *Ranunculus hyperboreus* subsp. *tricrenatus*, *R. codyanus*, *Stuckenia subretusa*, *Zannichellia komarovii*, *Eleocharis termale*, *Utricularia* x *ochroleuca*. Название *Isoetes maritima* было предложено для американских популяций полушника, и к азиатским популяциям, которые ранее назывались *I. beringensis*, оно применено не так давно. До сих пор не понятно, имеет ли таксономическое значение экологическая и географическая дифференциация *Ranunculus hyperboreus*, к примеру, самостоятельность и таксономический статус описанного из Арктики *R. hyperboreus* subsp. *tricrenatus*, произрастающего в минерализованных водоемах на приморских маршах. Полиморфный вид *Caltha palustris* s.l., включает в себя несколько разноранговых таксонов и полиплоидных рас (*C. caespitosa*, *C. sibirica*, *C. renifolia*, *C. violacea* и др.), признаки большинства из них перекрываются и статус неясен. Не хватает данных, чтобы определить, самостоятелен ли эндемик Камчатки *Zannichellia komarovii* и каковы его взаимоотношения с американским *Z. intermedia*. Нуждаются в уточнении взаимоотношения двух близких гибридов *Utricularia ochroleuca* и *U. stygia*. *Stuckenia subretusa*, встречающийся только в низовьях и устьевых областях крупных рек Евразии, рядом авторов включается в *S. vaginata*, однако по нашим данным эти виды отличаются как экологически, так и морфологически и генетически [Бобров, Мочалова, 2017 (Bobrov, Mochalova, 2017)].

**Хромосомные числа водных растений СВА и их изученность.** ХЧ сосудистых растений на СВА активно изучались в 1970–80-е гг., но водные растения в этих исследованиях

охвачены слабо. На настоящий момент для 51 из 123 видов водных растений известны определения ХЧ, сделанные на СВА, в основном на Чукотке и в Магаданской области, из них 3 вида изучались только здесь (*Ranunculus codyanus*, *R. nipponicus* и *Callitriche subanceps*). Большинство не изученных и слабоизученных видов либо имеют мелкие, трудно различимые хромосомы (виды семейств Elatinaceae, Lentibulariaceae, Potamogetonaceae, Sparganiaceae), либо редки на рассматриваемой территории (*Persicaria amphibia*, *Nuphar pumila*, *Nymphaea tetragona*, *Ceratophyllum demersum*, *Tillaea aquatica*, *Nymphoides peltata*, *Limosella aquatica*, *Acorus calamus*, *Calla*

*palustris*, виды родов *Isoetes*, *Zannichellia* и др.). Для 116 видов известны определения ХЧ за пределами СВА. Отсутствует информация по ХЧ 4 видов: эндемикам Камчатки *Zannichellia komarovii* и *Eleocharis termale*, и арктическим видам *Stuckenia subretusa* и *Potamogeton sibiricus*.

Среди водных сосудистых растений на СВА наибольшее число видов приходится на 4 семейства: Potamogetonaceae (2 рода/19 видов), Ranunculaceae (4/15), Роaceae (11/14) и Сурегaceae (4/11). ХЧ большинства видов этих семейств достаточно подробно изучены в разных частях ареала, но на СВА изучались в основном виды Ranunculaceae и Роaceae (табл. 1).

**Таблица 1.** Видовой состав, хромосомные числа и ареалы водных и прибрежно-водных сосудистых растений Северо-Востока Азии

**Table 1.** Check list, chromosome numbers and geographical ranges of aquatic and semiaquatic vascular plants of North East Asia

Семейство / Вид Family / Species	Полиплоидия Polyploidy	Разные уровни плоидности Different ploidy levels	ХЧ, определенные на СВА (2n) Chromosome numbers identified in the North East Asia (2n)	ХЧ, определенные в остальной части ареала (2n) Chromosome numbers identified in another part of ranges (2n)	Ареал, долготная группа Longitudinal group of ranges	Ареал, широтная группа Latitudinal group of ranges
Isoetaceae	2	1				
<i>Isoetes asiatica</i> (Makino) Makino	–	–	n.d.	<b>22</b>	EAs	AB
<i>I. echinospora</i> Durieu (incl. <i>I. muricata</i> Durieu)	+	+	n.d.	<b>22, 33</b>	Holar	AB
<i>I. maritima</i> Underw. (incl. <i>I. beringensis</i> Kom.)	+	–	n.d.	<b>44</b>	Ber	H
Equisetaceae	0	0				
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	–	–	n.d.	<b>216</b>	Holar	Pz
<i>E. palustre</i> L.	–	–	n.d.	<b>216</b>	Holar	Pz
Polygonaceae	2	2				
<i>Rumex aquaticus</i> L.	+	+	n.d.	100, 140, 200	EA	AB
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S. F. Gray	+	+	n.d.	<b>66, 88, 96*</b>	Holar	B
Portulacaceae	1	0				
<i>Montia fontana</i> L.	+	–	18, <b>20</b>	18, <b>20</b>	Holar	AB
Caryophyllaceae	0	0				
<i>Stellaria crassifolia</i> Ehrh.	–	–	<b>26</b>	<b>26</b>	Holar	AB
Nymphaeaceae	1	1				
<i>Nuphar pumila</i> (Timm) DC.	–	–	n.d.	<b>34</b>	EA	AB
<i>Nymphaea tetragona</i> Georgi	+	+	n.d.	28, ca. 52, 66, 84, <b>112, 120</b>	Holar	AB
Ceratophyllaceae	1	1				
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	+	+	n.d.	<b>24, 28, 38</b>	Holar	Pz
Ranunculaceae	13	7				
<i>Caltha arctica</i> R. Br. ( <i>C. palustris</i> L. s.l., incl. <i>C. caespitosa</i> Schipcz.)	+	+	<b>32</b> , 52, 56, 60, 72	<b>32, 56, 60, ca. 80</b>	Holar	H

Семейство / Вид Family / Species	Полиплоидия Polyploidy	Разные уровни плоидности Different ploidy levels	ХЧ, определенные на СВА (2n) Chromosome numbers identified in the North East Asia (2n)	ХЧ, определенные в остальной час- ти ареала (2n) Chromosome numbers identified in another part of ranges (2n)	Ареал, долготная группа Longitudinal group of ranges	Ареал, широтная группа Latitudinal group of ranges
<i>C. palustris</i> L. (incl. <i>C. sibirica</i> (Regel) Tolm., <i>C. violacea</i> Khokhr., <i>C. palustris</i> subsp. <i>renifolia</i> (Tolm.) Luferov)	+	+	<u>32</u> , 34, <u>48</u> , 52, 56, 58, 60, <u>64</u> , 72	<u>32</u> , 48, 52, 56, 60, 64, 70	Holar	AB
<i>Halerpestes sarmentosa</i> (Adams) Kom.	+	+	<u>16</u>	<u>16</u> , 32, 46*, 48	As	Pz
<i>Ranunculus</i> ( <i>Batrachium</i> ) <i>ashibetsuensis</i> Wiegleb ( <i>R. kauffmannii</i> auct.)	+	+	18*, 24*, 36*, >40, <u>48</u>	16, 32	EAs	B
<i>R. codyanus</i> B. Boivin	+	?	<u>48</u> , > <u>36</u>	n.d.	Ber	A
<i>R. mongolicus</i> (Kryl.) Serg. ( <i>R. setosissimus</i> auct. p. p.)	+	—	n.d.	<u>32</u>	As-NA	AB
<i>R. nipponicus</i> (Makino) Nakai ( <i>R. setosissimus</i> auct. p. p.)	+	—	<u>32</u> , >40*	n.d.	EAs	B
<i>R. trichophyllus</i> Chaix ( <i>R. eradicatus</i> auct.)	+	+	<u>16</u> , >20*, 24, <u>32</u> , 36*, 48**	<u>16</u> , <u>32</u> , 48*	Pr	Pz
<i>R. subrigidus</i> W. B. Drew ( <i>R. circinatus</i> auct.)	—	—	<u>16</u>	<u>16</u>	As-NA	AB
<i>R. (Ranunculus) gmelinii</i> DC. (incl. <i>R. purshii</i> Richard)	+	+	<u>16</u> , <u>24</u> , <u>32</u>	<u>16</u> , 24, <u>32</u>	Holar	AB
<i>R. hyperboreus</i> Rottb. (incl. <i>R. hyperboreus</i> subsp. <i>tricrenatus</i> (Rupr.) A. Löve et D. Löve)	+	—	<u>32</u>	<u>32</u>	Holar	AB
<i>R. reptans</i> L.	+	—	<u>32</u>	<u>32</u>	Holar	AB
<i>R. (Coptidium) lapponicus</i> L.	—	—	<u>16</u>	<u>16</u>	Holar	AB
<i>R. pallasii</i> Schlecht.	+	—	<u>32</u>	<u>32</u>	Holar	H
<i>Thacla natans</i> (Pall. ex Georgi) Deyl et Sojak	+	+	<u>16</u> , <u>32</u>	<u>16</u> , <u>32</u>	As-NA	AB
Brassicaceae	3	3				
<i>Rorippa barbareifolia</i> (DC.) Kitag. ( <i>R. hispida</i> (Desv.) Britt)	+	+	<u>16</u>	<u>16</u> , 32*	Holar	B
<i>R. palustris</i> (L.) Bess.	+	+	<u>32</u>	16*, <u>32</u>	Pr	Pz
<i>Subularia aquatica</i> L.	+	+	n.d.	<u>28</u> , c.36	Holar	H
Crassulaceae	1	0				
<i>Tillaea aquatica</i> L.	+	—	n.d.	<u>42</u>	Holar	B
Rosaceae	1	1				
<i>Comarum palustre</i> L.	+	+	36*, <u>42</u>	<u>28</u> , 36*, <u>42</u>	Holar	AB
Callitrichaceae	3	1				
<i>Callitriche hermaphroditica</i> L.	+	+	<u>6</u>	<u>6</u> , 12*	Holar	Pz
<i>C. palustris</i> L.	+	—	<u>20</u>	<u>20</u>	Pr	Pz
<i>C. subanceps</i> Petrov ( <i>C. anceps</i> Fernald auct.??)	+	—	<u>20</u>	n.d.	WestBer	H
Elatinaceae	2	0				
<i>Elatine americana</i> (Pursh) Arn. ( <i>E. triandra</i> auct.?)	+	?	n.d.	70–72	Ber-NA	Pz
<i>E. orthosperma</i> Düben ( <i>E. spathulata</i> auct.)	+	?	n.d.	36	EA	B
Onagraceae	1	0				
<i>Epilobium palustre</i> L.	+	—	<u>36</u>	<u>36</u>	Holar	AB
Haloragaceae	3	2				
<i>Myriophyllum sibiricum</i> Kom.	+	—	n.d.	<u>28</u>	Holar	Pz
<i>M. ussuriense</i> (Regel) Maxim.	+	+	<u>14</u>	<u>14</u> , 21	Pac	B

Семейство / Вид Family / Species	Полиплоидия Polyploidy	Разные уровни плоидности Different ploidy levels	ХЧ, определенные на СВА (2n) Chromosome numbers identified in the North East Asia (2n)	ХЧ, определенные в остальной час- ти ареала (2n) Chromosome numbers identified in another part of ranges (2n)	Ареал, долготная группа Longitudinal group of ranges	Ареал, широтная группа Latitudinal group of ranges
<i>M. verticillatum</i> L.	+	+	<b>28</b>	14*, <b>28</b> , 42*	Pr	Pz
Hippuridaceae	2	1				
<i>Hippuris montana</i> Ledeb.	—	—		<b>16</b>	EastBer	B
<i>H. tetraphylla</i> L. f.	+	—	<b>32</b>	<b>32</b>	Holar	H
<i>H. vulgaris</i> L.	+	+	<b>32</b> , 48	<b>32</b>	Pr	Pz
Apiaceae	2	2				
<i>Cicuta virosa</i> L. (incl. <i>C. mackenzieana</i> Raup.)	+	+	<b>22</b>	<b>22</b> , 44	Holar	Pz
<i>Sium suave</i> Walt.	+	+	n.d.	<b>12</b> , 18*, 20*, 22*	As-NA	B
Primulaceae	1	1				
<i>Naumburgia thyrsoflora</i> (L.) Reichenb.	+	+	n.d.	20*, 36–38*, <b>40</b> , <b>42</b>	Holar	B
Menyanthaceae	2	1				
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	+	+	<b>54</b>	<b>54</b> , 108	Pr	Pz
<i>Nymphoides peltata</i> (S. G. Gmel.)	+	—	n.d.	<b>54</b>	Holar	B
O. Kuntze						
Scrophulariaceae	1	0				
<i>Limosella aquatica</i> L.	+	—	n.d.	36*, <b>40</b>	Pr	Pz
Lentibulariaceae	3	2				
<i>Utricularia intermedia</i> Hayne	+	+	n.d.	22, <b>44</b>	Holar	AB
<i>U. macrorhiza</i> Leconte	+	?	n.d.	<b>40</b>	As-NA	AB
<i>U. minor</i> L.	+	+	n.d.	34– <b>40</b> , 44	Holar	AB
Rubiaceae	1	0				
<i>Galium trifidum</i> L. (incl. <i>G. brandegei</i> A. Gray)	+	—	<b>24</b>	<b>24</b>	Holar	AB
Asteraceae	1	0				
<i>Tephrosia palustris</i> (L.) Reichenb. ( <i>Senecio congestus</i> (R. Br.) DC.)	+	—	<b>48</b>	<b>48</b>	Holar	H
Typhaceae	0	0				
<i>Sparganium angustifolium</i> Michx.	—	—	n.d.	<b>30</b>	Holar	AB
<i>S. emersum</i> Rehm.	—	—	<b>30</b>	<b>30</b>	Holar	Pz
<i>S. glomeratum</i> (Laest.) L. Neum.	—	—	n.d.	<b>30</b>	EA-Pac	B
<i>S. gramineum</i> Georgi	—	—	n.d.	<b>30</b>	EA	AB
<i>S. hyperboreum</i> Laest.	—	—	<b>30</b>	<b>30</b>	Holar	AB
<i>S. natans</i> L.	—	—	<b>30</b>	<b>30</b>	Holar	B
<i>Typha latifolia</i> L.	—	—	n.d.	<b>30</b>	Pr	Pz
Zosteraceae	0	0				
<i>Zostera angustifolia</i> (Hornem.) Reichenb. (incl. <i>Z. stenophylla</i> Rafin.?)	—	—	n.d.	<b>12</b>	Holar	AB
<i>Z. japonica</i> Asch. et Graebn.	—	—	n.d.	<b>12</b>	As	B
<i>Z. marina</i> L.	—	—	n.d.	<b>12</b>	Holar	Pz
Potamogetonaceae	13	7				
<i>Potamogeton alpinus</i> Balb. (incl. <i>P. tenuifolius</i> Rafin.)	+	+-	<b>26</b> *	<b>52</b>	Holar	AB
<i>P. berchtoldii</i> Fieb.	—	—	n.d.	<b>26</b>	Holar	Pz
<i>P. compressus</i> L.	+	+	n.d.	26*, <b>28</b> , 42	EA	Pz
<i>P. distinctus</i> A. Benn.	+	—	n.d.	<b>52</b>	As	B
<i>P. friesii</i> Rupr.	—	—	<b>26</b>	<b>26</b>	Holar	Pz
<i>P. fryeri</i> A. Benn.	+	—	n.d.	42*, 48*, <b>52</b>	As	B
<i>P. gramineus</i> L.	+	—	n.d.	<b>52</b>	Holar	Pz

Семейство / Вид Family / Species	Полиплоидия Polyploidy	Разные уровни плоидности Different ploidy levels	ХЧ, определенные на СВА (2n) Chromosome numbers identified in the North East Asia (2n)	ХЧ, определенные в остальной час- ти ареала (2n) Chromosome numbers identified in another part of ranges (2n)	Ареал, долготная группа Longitudinal group of ranges	Ареал, широтная группа Latitudinal group of ranges
<i>P. maackianus</i> A. Benn.	+	+-	n.d.	26*, <b>52</b> , 56*	As	B
<i>P. natans</i> L.	+	+-	n.d.	26*, с. 42*, <b>52</b>	Pr	Pz
<i>P. obtusifolius</i> Mert. et W. D. J. Koch	—	—	n.d.	<b>26</b>	Holar	AB
<i>P. perfoliatus</i> L.	+	+-	<b>52</b>	26*, с. 40*, с. 48*, <b>52</b> , 78*	Pr	Pz
<i>P. praelongus</i> Wulf.	+	—	n.d.	<b>52</b>	Holar	Pz
<i>P. pusillus</i> L.	+	+	n.d.	<b>26</b> , 39	Pr	Pz
<i>P. richardsonii</i> (A. Benn.) Rydb.	+	+-	n.d.	26*, <b>52</b>	Pac-NA	B
<i>P. rutilus</i> Wulf.	—	—	n.d.	<b>26</b>	EA	AB
<i>P. sibiricus</i> A. Benn.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	Holar	A
<i>Stuckenia filiformis</i> (Pers.) Börner	+	—	86**	<b>78</b> , 66*	Pr	Pz
<i>S. pectinata</i> (L.) Börner	+	—	86**	<b>78</b> , 66*, 84*	Pr	Pz
<i>S. subretusa</i> (Hagstr.) Holub ( <i>S. vaginata</i> (Turcz.) Holub s.l.)	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	Holar	A
Ruppiaceae	2	1				
<i>Ruppia maritima</i> L.	+	+	<b>40</b>	10, 16, 20, 24, <b>40</b>	Pr	Pz
<i>R. occidentalis</i> S. Wats. ( <i>R. spiralis</i> L. s.l.)	+	—	<b>40</b>	<b>40</b>	Pac	Pz
Zannicelliaceae	2	1				
<i>Zannichellia komarovii</i> Tzvel. ( <i>Z. palu-</i> <i>stris</i> L. s.l. ?)	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	WestBer	B
<i>Z. pedunculata</i> Reichenb.	+	+	n.d.	24, 36	EA	Pz
<i>Z. repens</i> Boenn. ( <i>Z. palustris</i> L. s.l.)	+	—	n.d.	<b>24</b>	Holar	Pz
Alismataceae	1	1				
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	+	+	<b>14</b>	<b>14</b> , 16*, 28	Pr	Pz
<i>Sagittaria natans</i> Pall.	—	—	<b>22</b>	<b>22</b>	EA	AB
Poaceae	13	8				
<i>Agrostis scabra</i> Willd.	+	—	<b>42</b>	<b>42</b>	Holar	Pz
<i>A. stolonifera</i> L. s.l. (incl. <i>A. jacutica</i> Schischkin)	+	+	n.d.	<b>28</b> , 29–35, 42, 44, 46	Pr	Pz
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol. (adv) <i>A. geniculatus</i> L.	+	+	<b>14</b>	<b>14</b> , 28	Holar	AB
<i>Arctophila fulva</i> (Trin.) Anders.	+	—	n.d.	<b>28</b>	Pr	B
<i>Beckmannia syzigachne</i> (Steud.) Fern.	+	+	<b>42</b>	<b>42</b> , 63	Holar	H
<i>Deschampsia borealis</i> (Trautv.) Roshev.	+	+	<b>14</b> , 28	<b>14</b>	Pr	H
<i>Deschampsia borealis</i> (Trautv.) Roshev.	+	+	<b>26</b> , 52	28	As	H
<i>Dupontia fisheri</i> R. Br. s.l. ( <i>D. aggr. fi-</i> <i>sheri</i> )	+	+	42, 84, 88	<b>44</b> , 80–85, 88, с. 105, с. 126	Holar	A
(adv) <i>Glyceria notata</i> Chevall.	+	—	n.d.	<b>40</b>	Pr	B
<i>G. triflora</i> (Korsh.) Kom.	+	—	<b>20</b>	<b>20</b>	EA	B
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud. s.l.	+	+	n.d.	<b>48</b> , 50, 52, 56, 72, 96, 120	Pr	Pz
<i>Pleuropogon sabinei</i> R. Br.	+	+	40, <b>42</b>	40, <b>42</b>	Holar	A
<i>Scolochloa festucacea</i> (Willd.) Link	+	—	<b>28</b>	<b>28</b>	Holar	B
<i>Torreyochloa natans</i> (Kom.) Church	—	—	<b>14</b>	<b>14</b>	As	B
Cyperaceae	9	8				
<i>Bolboschoenus planiculmis</i> (Fr. Schmidt) Egor. ( <i>B. maritimus</i> (L.) Palla s.l.)	+	+	n.d.	50, 52, 56	EA-Pac	B
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. et Schult.	+	+	n.d.	18, <b>20</b> , 36–38, 50–58	Pr	Pz

Семейство / Вид Family / Species	Полиплоидия Polyploidy	Разные уровни плоидности Different ploidy levels	ХЧ, определенные на СВА (2n) Chromosome numbers identified in the North East Asia (2n)	ХЧ, определенные в остальной части ареала (2n) Chromosome numbers identified in another part of ranges (2n)	Ареал, долготная группа Longitudinal group of ranges	Ареал, широтная группа Latitudinal group of ranges
<i>E. kamtschatica</i> (C. A. Mey.) Kom.	+	+	n.d.	12, 16, 38–40, 41, <b>42</b> –47, 56	Рас	AB
<i>E. mamillata</i> H. Lindb.	–	+	n.d.	14, 15, <b>16</b>	EA	B
<i>E. palustris</i> (L.) Roem. et Schult. s.l.	+	+	n.d.	5, 7, 8, 10, <b>16</b> , 14–20, 33–42, 46–51	Holar	Pz
<i>E. quinqueflora</i> (Hartm.) O. Schwarz	+	+	n.d.	50, 56, 80, 100, 136	Holar	Pz
<i>Eleocharis termale</i> (Hult.) Egor.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	EAs	B
<i>E. uniglumis</i> (Link) Schult. s. l.	+	+	n.d.	40, <b>46</b> , 49–51, 54, 56, 60–88, 92	Pr	Pz
<i>Schoenoplectus acutus</i> (Muhl. ex J. M. Bigelow) A. et D. Löve	+	+	n.d.	36, 38, 42, 84	Рас-NA	B
<i>S. tabernaemontani</i> (C. C. Gmel.) Palla	+	–	n.d.	<b>42</b>	Pr	Pz
<i>Scirpus microcarpus</i> J. Presl et C. Presl	+	–	n.d.	62, 66	Рас	B
Acoraceae	1	1				
<i>Acorus calamus</i> L.	+	+	n.d.	<b>24</b> , 33– <b>36</b> , 44–46, 48	Holar	B
Araceae	1	1				
<i>Calla palustris</i> L.	+	+	n.d.	<b>36</b> , 60, 63, 69, <b>72</b>	Holar	B
Lemnaceae	5	5				
<i>Lemna japonica</i> Landolt	+	+	n.d.	40, 50	As	B
<i>L. minor</i> L.	+	+	n.d.	20, 30, <b>40</b> , 42, 50, 66, 80	Pr	Pz
<i>L. trisulca</i> L.	+	+	n.d.	20, 40, <b>60</b> , 80	Pr	Pz
<i>L. turionifera</i> Landolt	+	+	n.d.	<b>40</b> , 42, 44, 50, 80	Pr	Pz
<i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.) Schleid.	+	+	n.d.	<b>40</b> , 42, 50, 80	Pr	Pz
Всего – 123 вида	94	59	51	116		

**Примечания.** (adv) – заносные виды; n.d. – нет информации; жирным шрифтом обозначены наиболее часто встречающиеся ХЧ; звездочкой\* – ХЧ, нуждающиеся в подтверждении; двумя звездочками \*\* – ХЧ, гербарные образцы которых были проверены и переопределены как другие таксоны (подробности в обсуждении); подчеркиванием – определения ХЧ, сделанные авторами, ? – невозможно определить, есть ли изменчивость уровней плоидности, так как известно всего одно определение ХЧ.

Ареалы: долготные группы: As – азиатский, As-NA – азиатско-североамериканский, Ber – амфиберингийский, Ber-NA – берингийско-североамериканский, EA – евразийский, EAs – восточноазиатский, EA-Рас – евразийско-пацифический, EastBer – восточноберингийский, Holar – голарктический (евразийско-североамериканский), Рас – амфипацифический, Рас-NA – пацифическо-североамериканский, Pr – плюрирегиональный, WestBer – западноберингийский; широтные группы: A – арктический, H – гипоарктический; AB – арктобореальный; B – бореальный; Pz – плюризональный.

**Note.** (adv) – adventive species, n.d. – no data, the most common chromosome numbers are in bold, an asterisk \* marks the chromosome numbers that need confirmation; underlining – definitions of chromosome numbers made by the authors, ? – it is impossible to determine whether there is variability in ploidy levels, since only one definition of chromosome numbers is known.

Geographical ranges: longitudinal groups: As – Asian, As-NA – Asian-North American, Ber – Amphi-Beringian, Ber-NA – Beringian-North American, EA – Eurasian, EAs – East Asian; EA-Pac – Eurasian-Pacific, EastBer – East Beringian, Holar – Holarctic, Pac – Amphi-Pacific, Pac-NA – Pacific-North American, Pr – Pluriregional, WestBer – West Beringian; latitudinal groups: A – Arctic, H – Hypoarctic, AB – Arctic boreal, B – Boreal, Pz – Plurizonal.

Всего сейчас известны ХЧ для 119 видов водных сосудистых растений СВА. Полиплоидия отмечена у 94 видов (79% изученных).

Здесь к полиплоидным мы отнесли виды, у которых хотя бы один раз был отмечен уровень плоидности выше диплоидного.

Постоянные УП характерны для 52 видов (42%), разные УП, по имеющимся данным, наблюдаются у 61 вида (50%). У нескольких видов наличие различных УП вызывает сомнения (см. ниже). Для 6 видов (*Ranunculus codyanus*, *Elatine americana*, *E. orthosperma*, *Utricularia macrorhiza*, *Sparganium gramineum*, *Zostera japonica*) известно только одно определение ХЧ, поэтому невозможно определить, существуют ли различные УП у этих видов. ХЧ гибридов нами не рассматривались в связи с малым количеством данных.

**Изменчивость УП в пределах отдельных семейств.** В семействе *Potamogetonaceae* обзор ХЧ и изменчивости УП проведен Z. Kaplan с соавторами [Kaplan et al., 2013], которые показали, что основное ХЧ для большинства видов этого семейства составляет  $x=13$ , а для нескольких видов –  $x=14$ . Разные УП, по мнению авторов, – крайне редкое явление в этом семействе. Приводятся лишь единичные случаи автотриплоидии в европейских популяциях 2 видов рдестов из 42 обсуждаемых – *Potamogeton compressus* ( $2n=42$ ) и *P. pusillus* ( $2n=39$ ). Для 4 видов *Potamogeton* приводятся только диплоидные ХЧ  $2n=26$  или  $2n=28$ , для 8 – только тетраплоидные  $2n=52$ , а для 2 видов *Stuckenia* – только гексаплоидные  $2n=78$ . Лишь для одного вида, *P. perfoliatus*, гексаплоидное ХЧ  $2n=78$ , приведенное по литературным данным, признано нуждающимся в проверке.

С российского ДВ известны определения ХЧ, которые авторы данной публикации [Kaplan et al., 2013] считают ошибочными. Так, диплоидный набор хромосом  $2n=26$  приводится Н.С. Пробатовой [Пробатова, 2014 (Probatova, 2014)] из Приморья для 4 видов рдестов: *P. maackianus*, *P. natans*, *P. perfoliatus*, *P. richardsonii*. Нами опубликовано  $2n=26$  для *P. alpinus* с Охотско-Колымского водораздела [Andriyanova, Mochalova, 2020]. По мнению Z. Kaplan [Kaplan et al., 2013], все эти виды могут быть только тетраплоидами ( $2n=52$ ), а определения  $2n=26$  ошибочны. Отметим, что определение  $2n=26$  для *P. richardsonii* из Приморья (пос. Рудная Пристань) на наш взгляд наиболее вероятно относится к *P. perfoliatus*, т.к. произрастание североамериканского вида *P. richardsonii* на территории России вызывает сомнения.

Редкое для рода определение  $2n=28$  приводится для *P. compressus* [Kaplan et al., 2013]. Для этого вида основное ХЧ –  $x=14$ , а определения  $2n=26$  для *P. compressus* [Хромосомные числа, 1969 (Chromosome numbers, 1969); Чепинога, 2014 (Chepinoga, 2014); Rice et al., 2015] являются, по мнению Z. Kaplan с соавто-

рами, ошибочными. Ошибка в подсчете ХЧ в данном случае вполне вероятна, так как хромосомы рдестов плохо различимы из-за небольших размеров. Определение  $2n=28$  известно также из Японии для *P. pusillus* [Nishikawa, 2008], это может быть связано с наличием сателлитов у 2 хромосом этого вида [Kaplan et al., 2013].

Для *P. sibiricus* из Японии приводится ХЧ  $2n=28$ , но, по более поздним данным, это определение относится к *P. compressus* [Nishikawa, 2008]. По мнению Z. Kaplan [Kaplan et al., 2013], ожидаемое ХЧ для *P. sibiricus* –  $2n=26$ , так как он гибридизирует с *P. berchtoldii*, для которого доказано постоянное ХЧ  $2n=26$  в разных точках ареала. Только из Японии известны три определения ХЧ для *P. fryeri* [Nishikawa, 2008] –  $2n=52$ ,  $2n=42$  и  $2n=48$ . По мнению Z. Kaplan с соавторами, все эти определения относятся к тетраплоидной хромосомной расе  $2n=52$ .

Наибольшие сомнения у видов рода *Potamogeton* вызывают ХЧ  $2n=40$ ,  $48$ ,  $56$ , так как они не кратны основным  $x=13$  и  $x=14$ . В связи с неопределенностью вопроса о наличии разных УП в роде *Potamogeton* нуждаются в подтверждении в первую очередь определения  $2n=40$ ,  $48$ ,  $56$ ,  $78$ , а также  $2n=26$  для *P. alpinus*, *P. maackianus*, *P. natans*, *P. perfoliatus* и *P. richardsonii*.

Для рода *Stuckenia* характерен гексаплоидный набор хромосом ( $2n=78$ ), основное ХЧ  $x=13$ , изменчивость УП, по мнению Z. Kaplan с соавторами [Kaplan et al., 2013], отсутствует. Определения  $2n=66$  сомнительны, так как не кратны основному ХЧ. С Гильмимлинейских термальных источников на восточной Чукотке опубликованы ХЧ  $2n=86$  для *Stuckenia filiformis* и *S. pectinata* [Жукова и др., 2009 (Zhukova et al., 2009)]. Без сомнения, оба этих определения относятся к произрастающей там *S. ×suecica* (*S. filiformis* × *S. pectinata*), которая ранее приводилась из этой точки и как *S. pectinata*, и как *S. filiformis* [Бобров и др., 2021 (Bobrov et al., 2021)]. Для этого гибрида термоминеральные источники – единственное местонахождение на Чукотке, других видов *Stuckenia* на Гильмимлинейских источниках нет. ХЧ  $2n=86$  [Жукова и др., 2009 (Zhukova et al., 2009)], возможно, является ошибочным, так как оно не кратно основному ХЧ рода *Stuckenia*. Однако нельзя полностью исключить возможность нетипичного для рода ХЧ у вегетативно размножающегося гибрида. Поэтому желательно повторное определение ХЧ *S. ×suecica* с Гильмимлинейских источников. Возможно, определение  $2n=84$  для *S. pectinata*

из Японии [Uchiyama, 1989] также относится к какому-то гибриду *Stuckenia*.

ХЧ *S. subretusa* неизвестно, наиболее вероятное –  $2n=78$ , как у *S. vaginata*.

Таким образом, есть данные о нетипичных ХЧ 5 видов *Potamogeton* и одного гибрида *Stuckenia* на российском Дальнем Востоке. Эти данные нуждаются в тщательной проверке. Наиболее часто используемый метод окраски хромосом гематоксилином имеет недостаток – плохое окрашивание мелких хромосом, характерных для рдестов, из-за чего возможны ошибки при подсчете в сторону уменьшения. Поэтому при изучении хромосом рдестов желательно использовать другие методы.

Для семейства *Ranunculaceae* характерны полиплоидия и высокий уровень изменчивости УП [Гриф, 2007 (Grif, 2007)]. В нашем случае полиплоидия встречается у 13 видов из 15. У 7 видов (*Caltha arctica*, *C. palustris*, *Ranunculus gmelinii*, *R. ashibetsuensis*, *R. trichophyllus*, *Halerpestes sarmentosus* и *Thacla natans*) отмечена внутривидовая изменчивость УП. У 2 видов, *Ranunculus subrigidus* и *R. lapponicus* отмечены только диплоиды ( $2n=16$ ), у 5 видов (*R. mongolicus*, *R. nipponicus*, *R. hyperboreus*, *R. pallasii*, *R. reptans*) только тетраплоиды ( $2n=32$ ).

Виды *Ranunculus* подрода *Batrachium* характеризуются значительной морфологической изменчивостью и частой внутривидовой гибридизацией. Для многих видов подрода *Batrachium*, изученных достаточно подробно, отмечено две или более хромосомных расы [Wiegand et al, 2017]. Наибольшее количество разных хромосомных рас обнаружено у 2 видов подрода *Batrachium* – *R. ashibetsuensis* и *R. trichophyllus*. *R. trichophyllus* – широко распространенный, приводимый в большинстве “Флор” вид, к которому нередко относят все “непонятные сборы”. *R. ashibetsuensis* – камчатско-японский речной вид, произрастающий на Камчатке, Сахалине и в Японии [Бобров и др., 2014 (Bobrov et al., 2014)], ранее определявшийся как *R. trichophyllus* или как *R. kauffmannii*. Для обоих видов неоднократно приводятся ди-, тетра- и гексаплоиды, реже триплоиды [Бобров и др., 2015 (Bobrov et al., 2015), Wiegand et al, 2017]. Очевидно, что определения  $2n=48$  для *R. trichophyllus* с восточной Чукотки (п. Янракинот) относятся к другому виду – *R. codyanus* [Бобров и др., 2021 (Bobrov et al., 2021)], а с Камчатки – к *R. ashibetsuensis* [Бобров и др., 2014 (Bobrov et al., 2014)]. Все 8 определений, сделанных авторами для *R. trichophyllus* из Якутии, Магаданской области и Чукотского АО, показали  $2n=32$

[Andriyanova et al., 2018, Andriyanova, Mochalova, 2020]. Некоторые определения ( $2n=18, 20, 36$ ), не кратные основному числу хромосом  $x=8$ , нуждаются в проверке. Вероятно, это единичные случаи анеуплоидии, либо ХЧ определены неверно.

Для 2 видов из подрода *Batrachium* характерны постоянные УП: у *R. subrigidus* – диплоидный ( $2n=16$ ) и у *R. mongolicus* – тетраплоидный ( $2n=32$ ). По нашему мнению, постоянный УП имеет и *R. nipponicus* ( $2n=32$ ). Для *R. nipponicus* опубликованных определений ХЧ четыре, все они сделаны в Магаданской области, одно – в бассейне р. Яма, остальные – в бассейне р. Ола. Из них 3 (из бассейнов рек Ола и Яма) показали  $2n=32$  [Бобров и др., 2015 (Bobrov et al., 2015); Andriyanova, Mochalova, 2016, 2020], и одно (из бассейна р. Ола)  $2n>40$  [Бобров и др., 2015 (Bobrov et al., 2015)]. Мы сомневаемся в правильности определения  $2n>40$ , так как все просмотренные нами 14 образцов этого вида из бассейна р. Ола, включая 12 неопубликованных, показали  $2n=32$ .

*R. codyanus* – амфиберингийский вид, распространенный на восточной Чукотке, Северо-Западе Канады и на Аляске. По нашим данным из окрестностей г. Анадырь, этот вид – гексаплоид ( $2n=48$ ) [Andriyanova et al., 2018]. Для второго образца этого вида, собранного в том же полевом сезоне в 300 м от первого, точное ХЧ определить не удалось, но оно было больше 36. Эти данные подтверждают высокий УП у *R. codyanus*, хотя делать выводы о постоянстве ХЧ у этого вида еще рано.

У *Ranunculus gmelinii* известно >60 определений ХЧ, диплоидные ( $2n=16$ ) и тетраплоидные ( $2n=32$ ) расы перекрываются на протяжении всего ареала. Диплоиды преобладают в южной части ареала, а тетраплоиды – на севере, большая часть тетраплоидных определений сделана на Чукотке. Октаплоидные растения ( $2n=64$ ), иногда выделяемые в отдельный вид *R. purshii*, встречаются только в Северной Америке.

В последние годы на СВА нами подробно изучаются ХЧ двух видов семейства *Ranunculaceae* с различными УП – *Caltha palustris* (9 определений ХЧ) и *Ranunculus gmelinii* (34 определения) [Andriyanova, Mochalova, 2016; 2017; 2020; Andriyanova et al., 2018]. У этих обычных на СВА видов было выявлено биотопическое разделение различных хромосомных рас. В зависимости от условий обитания *Ranunculus gmelinii* образует наземную, мелководную (на глубине <20 см) и глубоководную формы [Барыкина, Байкова, 1991 (Barykina, Baykova, 1991)]. По нашим наблюдени-



ям, наземная и водная формы существуют и у калужницы. Все наземные растения, обитающие по берегам стоячих водоемов и медленно текущих водотоков в Магаданской области, имели постоянное ХЧ:  $2n=16$  для *Ranunculus gmelinii* (19 определений) и  $2n=32$  для *Caltha palustris* (7 определений). На Чукотке, в верховьях р. Каральвеем, в небольшом водоеме антропогенного происхождения была собрана наземная форма *R. gmelinii* с  $2n=32$  [Andriyanova, Mochalova, 2016]. В Магаданской области ХЧ  $2n=32$  всего дважды отмечалось у водной формы *R. gmelinii* из крупных рек Ола и Кава [Andriyanova, Mochalova, 2016, 2020].

Все растения с редкими кариотипами ( $2n=24$  для *Ranunculus gmelinii*, и  $2n=48$ ,  $64$  для *Caltha palustris*) были представлены водной формой и произрастали в одном типе местообитаний – в незамерзающих круглый год водотоках, связанных на СВА с существованием подрусловых таликов [Михайлов, 2009 (Mikhailov, 2009)]. Все эти растения были полностью погружены в воду, росли на глубине 20–80 см на небольшом течении. По нашим наблюдениям, у водных форм *Caltha palustris* и *Ranunculus gmelinii* преобладает вегетативное размножение. Цветение водных форм этих видов наблюдалось редко, семена отмечались только у *R. gmelinii* (с  $2n=16$ ) при падении уровня воды в конце лета, которое случается не каждый год. Триплоидные растения *R. gmelinii* ( $2n=24$ ) стерильны, за 4 года наблюдений завязывания полноценных плодов не наблюдалось ни разу. До наших работ триплоиды *R. gmelinii* отмечались только однажды [Крогулевич, 1986 (Krogulevich, 1986), а по нашим данным, такие растения отмечены в 6 точках в долинах трех рек бассейна Охотского моря – Ола, Яма и Ойра.

Таким образом, незамерзающие водотоки в Магаданской области являются местом концентрации растений 2 видов *Ranunculaceae* с редкими кариотипами. Отметим, что круглогодичная вегетация в незамерзающих водотоках – редкое явление, но, возможно, существует в незамерзающих водотоках на Камчатке и в Якутии. Расширение географии подобного исследования на соседние регионы помогло бы прояснить роль факторов среды в распространении хромосомных рас водных видов семейства *Ranunculaceae*.

Высокая доля полиплоидов и значительная изменчивость УП у водных видов *Ranunculus* и *Caltha* может говорить об активных эволюционных процессах. Целесообразно проведение генетических исследований для выявления возможных гибридов и определения

таксономического статуса разных хромосомных рас.

Для семейства *Роасеае* характерен высокий уровень полиплоидии. Известно, что доля полиплоидов у видов данного семейства возрастает при расширении ареала и при обитании в нестабильных условиях среды [Пробатова, 2007 (Probatova, 2007); Пробатова и др., 2007 (Probatova et al., 2007)]. Среди водных видов семейства *Роасеае* на СВА полиплоидия присутствует у 13 видов из 14, постоянное ХЧ характерно для 6 видов, а разные УП наблюдаются у 8 видов.

Диплоидный УП отмечен у 4 видов:  $2n=14$  у *Alopecurus aequalis*, *Beckmannia syzigachne*, *Torreyochloa natans* и  $2n=20$  у *Glyceria triflora*, у двух последних известны только диплоидные ХЧ. У *Alopecurus aequalis* и *Beckmannia syzigachne* преобладают диплоидные растения (>30 определений), отмечены по 1–2 тетраплоида. Для *B. syzigachne* известно тетраплоидное определение  $2n=28$ , сделанное на Чукотке, оно является единственным из 45 опубликованных для этого широко распространенного вида и для всего рода *Beckmannia* [Цвелев, Пробатова, 2019 (Tsvelev, Probatova, 2019)].

Среди остальных видов преобладают тетра- и гексаплоиды, реже наблюдаются более высокие УП. У преимущественно гексаплоидного (более 10 определений  $2n=42$ ) *Arctophila fulva* с основным числом  $x=7$ , отмечен нонаплоид  $2n=63$  на о. Врангеля [Цвелев, Пробатова, 2019 (Tsvelev, Probatova, 2019)]. Интересно, что у *A. fulva* и *Beckmannia syzigachne* растения с наивысшими УП отмечены вблизи северных границ их ареалов (о. Врангеля и с. Погындено в среднем течении М. Анюя, Чукотка). Наибольшее разнообразие хромосомных рас наблюдается у *Agrostis stolonifera*. Это полиморфный вид, вероятно, состоящий из нескольких внутривидовых таксонов. На территории России отмечались ХЧ от  $2n=28$  до  $2n=35$  [Цвелев, Пробатова, 2019)], за пределами России приводятся  $2n=42$ ,  $44$ ,  $46$  [Хромосомные числа, 1969 (Hromosomnye chisla, 1969) и др.].

*Dupontia* – единственный эндемичный для Арктики род семейства *Роасеае*. Полиморфный комплекс *Dupontia fisheri* s. l. нередко рассматривают как 3 близкородственных вида или подвида с различными ХЧ: *D. psilosanta* Rupr. ( $2n=42$ ), *D. pelligera* ( $2n=88$ ), *D. fisheri* ( $2n=84$ ) [Цвелев, Пробатова, 2019 (Tsvelev, Probatova, 2019)].

Семейство *Суперасеае* характеризуется крайне высоким уровнем изменчивости ХЧ [Гриф, 2007 (Grif, 2007); Roalson, 2008]. Для 8 из

10 изученных видов отмечено более двух хромосомных рас и характерно отсутствие четких полиплоидных рядов. Лишь для 2 видов характерны постоянные ХЧ: *Schoenoplectus tabernaemontani* ( $2n=42$ ,  $n=21$ ), *Scirpus microcarpus* ( $2n=62$ ,  $n=ca.33$ ) [Хромосомные числа, 1969 (Chromosome numbers, 1969); Roalson, 2008]. С территории СВА известно по одному определению ХЧ для *Eleocharis acicularis* и *E. uniglumis* [Крогулевич, Ростовцева, 1984 (Krogulevich, Rostovtseva, 1984)].

В семействе *Typhaceae* все 7 видов, произрастающих на СВА – диплоиды с постоянными ХЧ  $2n=30$ . Полиплоидия в этом семействе – редкое явление, встречается только в роде *Typha* [Хромосомные числа, 1969 (Chromosome numbers, 1969); Goldblatt & Johnson, 1979; Nishikawa, 2008; Rice et al., 2015 и др.], но у *T. latifolia*, встречающейся на СВА, не обнаружена. Изменчивость УП у видов *Sparganium* не известна [Cook & Nichols, 1986].

Для видов семейства *Lemnaceae* отмечены полиплоидные ряды с основным ХЧ  $x=10$  (от 20 до 80). Определения ХЧ, не кратных 10, единичны. С СВА данных нет.

В семействе *Callitrichaceae* преобладают виды с постоянным УП. Есть мнение, что у *Callitriche* изменчивость УП отсутствует [Prancel et al., 2014]. У *C. palustris* и *C. subanceps* изменчивость УП не обнаружена ( $2n=20$ ). Но с Сахалина приводится тетраплоид *C. hermaphroditica* ( $2n=12$ ) [Пробатова и др., 2007 (Probatova et al., 2007)]. Это единственный случай полиплоидии, диплоидный набор хромосом ( $2n=6$ ) отмечался для этого вида не менее 12 раз в разных частях ареала. Ошибка в подсчете ХЧ и в определении образца маловероятна, т.к. хромосомы видов *Callitriche* крупные, а *C. hermaphroditica* хорошо определяется как по вегетативным, так и по генеративным признакам.

Информации по ХЧ видов рода *Utricularia* (*Lentibulariaceae*) немного, возможно из-за трудности их подсчета. Растения этого рода не имеют корней, что усложняет работу уже на этапе сбора материала, хромосомы у пузырчаток мелкие и плохо различимые. Тем не менее, у 2 видов флоры СВА, изученных более-менее подробно (4 и более определений ХЧ на вид), известно более одной хромосомной расы. У *U. intermedia* отмечались диплоиды и тетраплоиды ( $2n=22$  и  $2n=44$ ), а у *U. minor* четких полиплоидных рядов не наблюдается [Хромосомные числа..., 1969 (Chromosome numbers, 1969); Rice et al., 2015]. Данных по ХЧ видов этого рода с территории СВА нет.

В семействе *Hippuridaceae* для *Hippuris montana* известно только диплоидное ХЧ ( $2n=16$ ) с тихоокеанского побережья Северной Америки [Rice et al. 2015], а остальные виды *Hippuris* – в основном тетраплоиды. Внутри вида изменчивость УП наблюдается крайне редко. Известно единичное определение  $2n=48$  для *H. vulgaris* из п. Апателхино на севере Чукотки вблизи северной границы его ареала [Крогулевич, Ростовцева, 1984 (Krogulevich, Rostovtseva, 1984)], в то время как тетраплоиды ( $2n=32$ ) отмечались более 30 раз, в том числе в 11 точках на территории СВА.

В семействе *Haloragaceae* 2 вида, *Myriophyllum sibiricum* и *M. verticillatum*, являются тетраплоидами ( $2n=28$ ). Для *M. verticillatum* дважды отмечались диплоиды ( $2n=14$ ) в восточной Сибири [Чепинога, 2014 (Cherpinoga, 2014)]. На СВА отмечено стандартное для этого вида ХЧ ( $2n=28$ ) [Andriyanova, Mochalova, 2017]. Для *M. ussuriense* характерны диплоиды ( $2n=14$ ) в том числе и с СВА [Andriyanova, Mochalova, 2020], но нередки и триплоидные растения ( $2n=21$ ) [Ceska et al., 1986; Ueno et al., 1999].

В семействе *Isoetaceae* у видов с СВА представлены как диплоиды – *Isoetes asiatica*, *I. echinospora* с  $2n=22$ , так и тетраплоиды – *I. maritima* с  $2n=44$ . Изменчивость ХЧ (триплоид  $2n=33$ ) отмечена только однажды у *I. echinospora* в Британии [Rumsey et al., 1993]. Можно предположить, что триплоидное растение *I. echinospora* является гибридом. По данным Britton and Brunton [1996] триплоидное ХЧ отмечено у *I. × pseudotruncata* D.M. Britton et D.F. Brunt. (*I. echinospora* subsp. *muricata* (Durieu) Á. et D. Löve × *I. maritima*). Определения ХЧ видов этого семейства с СВА отсутствуют.

Полиплоидия отмечена для 3 видов семейства *Brassicaceae*. Для *Rorippa barbareifolia* известно не менее 10 диплоидов ( $2n=16$ ) и всего 2 тетраплоида ( $2n=32$ ). У *R. palustris* известны в основном тетраплоиды ( $2n=32$ ). Таксономическая принадлежность диплоидного образца *R. palustris* ( $2n=16$ ) из Приморского края вызывает сомнения у Н.С. Пробатовой [Пробатова, 2014 (Probatova, 2014)]. Возможно, разные уровни пloidности у видов *Rorippa* связаны с внутривидовым полиморфизмом. У *Subularia aquatica* известно 4 определения ХЧ:  $2n=28$  и  $2n=c.36$ .

Для видов семейства *Zosteraceae* флоры СВА известны только диплоиды ( $2n=12$ ), хотя в роде *Zostera* есть тетраплоидные виды [Хромосомные числа..., 1969 (Chromosome numbers..., 1969) и др.].

В семействе *Zannicelliaceae* у широко распространенного *Zannichellia repens*, рассматриваемого иногда как синоним *Z. palustris*, отмечались только тетраплоиды  $2n=24$ . У *Z. pedunculata*, включаемой некоторыми авторами в качестве подвида в полиморфный таксон *Z. palustris*, известны как тетраплоиды  $2n=24$ , так и гексаплоиды  $2n=36$  [Пробатова, 2014 (Probatova, 2014); Чепинога, 2014 (Cherinoga, 2014); Rice et al., 2015].

Таким образом, виды семейств Cyperaceae, Lemnaceae, Ranunculaceae и Poaceae характеризуются высокой изменчивостью ХЧ. Наибольшим уровнем изменчивости характеризуются полиморфные виды *Caltha palustris*, *Agrostis stolonifera*, *Dupontia fisheri*, *Phragmites australis*, все виды рода *Eleocharis*, а также *Nymphaea tetragona*, *Acorus calamus*, *Calla palustris*. Наличие изменчивости УП в семействе Potamogetonaceae требует дальнейшего исследования.

В семействах Equisetaceae, Typhaceae, Zosteraceae флоры СВА известны только диплоиды, хотя большинство их представителей имеют широкий ареал. У 4 преимущественно диплоидных видов (*Callitriche hermaphroditica*, *Cicuta virosa*, *Alopecurus aequalis*, *Beckmannia syzigachne*) полиплоиды отмечены только однажды, у *Beckmannia syzigachne* – на северной границе ареала. Единичные нетипично высокие УП отмечены у *Arctophila fulva* и *Hippuris vulgaris* также на северной границе ареала.

**Анализ распределения полиплоидных видов и видов с разными ХЧ.** Полиплоидия широко распространена в природе, ее значение, как одного из ведущих механизмов современной эволюции растений, обсуждается во многих работах [Гриф, 2007 (Grif, 2007); Камелин, 2009 (Kamelin, 2009); Masterson, 1994]. Наличие полиплоидии и различных УП маркирует таксоны, в которых идут современные процессы видообразования. Полиплоидия у растений часто возникает при ухудшении условий обитания растений и освоении новых экологических ниш. Повышенная доля полиплоидов наблюдается во флорах арктических районов, в высокогорных флорах, а также на нарушенных территориях [Пробатова, 2007 (Probatova, 2007); Brochmann et al., 2004; Parisod, 2009].

С. Brochmann с соавторами [Brochmann et al., 2004] была изучена доля полиплоидов во флорах разных регионов Арктики, основой для анализа послужили 1719 таксонов панарктической флоры [Elvebakk et al., 1999]. Авторы отдельно рассматривали виды, у которых встречаются и диплоиды и полиплои-

ды, и отдельно только диплоидные и только полиплоидные виды. Мы проанализировали распределение полиплоидов в зависимости от типа ареала среди 119 видов флоры СВА, для которых известны ХЧ (табл. 2, 3). Общая доля полиплоидов в водной флоре СВА по нашим данным составляет 79% (94 вида). Для 25 видов из этих 94 известны и диплоидные хромосомные расы.

По данным С. Brochmann с соавторами [Brochmann et al., 2004] в Берингийском секторе Голарктики доля полиплоидов среди видов, встречающихся только в Арктике (“arctic specialist taxa”), составляет 69%, в Атлантическом секторе Голарктики доля полиплоидов в этой же группе значительно выше – 87%. “Arctic specialist taxa” в общих чертах соответствуют рассматриваемым нами видам с арктическим и гипоарктическим распространением. Во флоре СВА все арктические и гипоарктические виды являются полиплоидами (100%). Самая низкая доля полиплоидов наблюдается среди арктобореальных видов. Участие видов с разными УП изменяется в пределах 39–67% и ниже всего у арктобореальных видов (табл. 2). Таким образом, при рассмотрении только водных флор на СВА доля полиплоидов получается выше, чем при анализе всей флоры.

В Арктике и на сопредельных территориях наблюдается четкий градиент повышения уровня пloidности и количества полиплоидных таксонов при сравнении арктических и арктоальпийских видов с видами с более южным распространением [Brochmann et al., 2004]. При рассмотрении видов водной флоры СВА закономерность выражена не столь четко, наименьшая доля полиплоидов отмечена у арктобореальных видов. Вероятно, сказывается аazonальный характер водных местообитаний на СВА, а также тот факт, что по долинам крупных рек многие южные виды водных растений проникают далеко на север [Бобров, Мочалова, 2017 (Bobrov, Mochalova, 2017)]. Т.е. изначально бореальные виды, заходя по речным долинам далеко в Заполярье, становятся по типу ареала арктобореальными.

При рассмотрении видов по долготным группам ареалов мы укрупнили группы с малым количеством видов. Оставив неизменными пльорирегинальные (1) и голарктические (2) группы, оставшиеся виды мы объединили в две группы: 3 – с ареалом только в восточном полушарии, объединенные евразийские ареалы и 4 – виды, встречающиеся в одной из областей Евразии и в Северной Америке (табл. 3).

**Таблица 2.** Распределение водных и прибрежно-водных сосудистых растений по наличию полиплоидии и разных уровней плоидности в зависимости от типа ареала – широтные группы**Table 2.** The distribution of aquatic and semiaquatic vascular plants by the presence of polyploidy and different levels of ploidy depending on latitudinal group of ranges

Группа ареалов Geographical group of ranges	Общее количество видов Total number of species	Количество видов с известными ХЧ Number of species with known chromosome numbers	Количество полиплоидных видов Number of polyploid species	Процент полиплоидов (%) Percentage of polyploids (%)	Количество видов с разными УП Number of species with various ploidy levels	Процент видов с разными УП (%) Percentage of species with various ploidy levels (%)
Арктический (А) Arctic	5	3	3	100	2	67
Гипоарктический (Н) Hypoarctic	10	10	10	100	5	50
Арктобореальный (АВ) Arctic-boreal	31	31	19	61	12	39
Бореальный (В) Boreal	32	30	24	80	14	47
Плюризональный (Pz) Plurizonal	45	45	38	84	26	58
Все виды All species	123	119	94	79	59	50

**Примечания.** В скобках приведены обозначения групп ареалов как в таблице 1.

**Note.** The designations of the geographical group of ranges are given in brackets as in table 1.

Преобладают по численности голарктические (евразиатско-североамери-канские) виды, из них 74% являются полиплоидами. Самая высокая доля полиплоидов (96%) наблюдается

среди плюрирегиональных видов, а наименьшая (65%) – среди евразиатских и азиатских видов, не встречающихся в Северной Америке.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На Северо-Востоке Азии, восточнее р. Лена, насчитывается 137 таксонов водных и прибрежно-водных сосудистых растений (123 вида и 16 гибридов), относящихся к 59 родам и 34 семействам, преобладают широко распространенные виды – голарктические и плюризональные. Хромосомные числа известны для 119 (97%) видов. Только за пределами Северо-Востока Азии определения хромосомных чисел проводились для 67 видов, а только на этой территории – для 3 видов. Для 48 видов известны определения чисел хромосом водных растений, сделанные как непосредственно на северо-востоке Азии, так и за его пределами. Для 6 видов известно одно определение числа хромосом.

Постоянные уровни плоидности характерны для 52 видов, разные уровни плоидности – для 59 видов. Высоким уровнем полиплоидии

и изменчивости числа хромосом характеризуются виды семейств Cyperaceae, Lemnaceae, Ranunculaceae и Poaceae. Наличие изменчивости уровней плоидности в семействе Potamogetonaceae требует дальнейшего исследования. Наибольшее разнообразие хромосомных чисел наблюдается у полиморфных видов *Caltha palustris* s. l., *Agrostis stolonifera*, *Dupontia fisheri* s. l., *Phragmites australis*, у всех видов рода *Eleocharis*, а также у *Nymphaea tetragona*, *Acorus calamus*, *Calla palustris*. У 3 видов – *Hippuris vulgaris*, *Arctophila fulva* и *Beckmannia syzigachne* на северо-востоке Азии, на северных границах ареалов, обнаружены единичные случаи высоких уровней плоидности. В семействах Equisetaceae, Typhaceae, Zosteraceae известны только диплоиды.

**Таблица 3.** Распределение водных сосудистых растений по наличию полиплоидии и разным уровням плоидности (УП) в зависимости от типа ареала – долготные группы**Table 3.** The distribution of aquatic vascular plants by the presence of polyploidy and different ploidy levels (PL) depending on longitudinal group of ranges

Группа ареалов Geographical group of ranges	Общее количество видов Total number of species	Количество видов с известными хромосомными числами Number of species with known chromosome numbers	Количество полиплоидных видов Number of polyploid species	Процент полиплоидных видов (%) Percentage of polyploid species (%)	Количество видов с разными УП Number of species with various ploidy levels	Процент видов с разными УП (%) Percentage of species with various ploidy levels (%)
Плюрирегиональный Pluriregional (Pr)	27	27	26	96	9	33
Голарктический Holarctic (Holar)	55	53	39	74	19	36
Объединенные евразийские ареалы United Eurasian group of ranges	22	20	13	65	9	45
Объединенные ареалы видов, встречающихся в Евразии и Северной Америке United group of ranges of species found in Eu- rasia and North America	19	19	15	79	9	47
Все виды All species	123	119	93	78	46	39

**Примечания.** Объединенные евразийские ареалы включают: азиатский (As), евразийский (EA), восточноазиатский (EAs); западноберингийский (WestBer) типы ареалов. Объединенные ареалы видов встречающихся в Евразии и Северной Америке включают: азиатско-североамериканский (As-NA), тихоокеанско-североамериканский (Pac-NA), евразийско-тихоокеанский (EA-Pac), амфиокеанский (Pac), берингийско-североамериканский (Ber-NA), амфиберингийский (Ber), восточноберингийский (EastBer) типы ареалов. Обозначения типов ареалов даны как в таблице 1.

**Note.** United Eurasian group of ranges include: Asian (As), Eurasian (EA), East Asian (EAs); West Beringian (West-Ber) type of areas. United group of ranges of species found in Eurasia and North America include: Asian-North American (As-NA), Pacific-North American (Pac-NA), Eurasian-Pacific (EA-Pac), Amphi-Pacific (Pac), Beringian-North American (Ber-NA), Amphi-Beringian (BER), East Beringian (EastBer). The designations of the types of areas are given as in table 1.

У *Ranunculus gmelinii* и *Caltha palustris* выявлено существование нескольких хромосомных рас, распределение которых определяется не столько географическим положением, сколько местообитаниями видов. Редкие кариотипы отмечены у водных форм этих видов с преимущественно вегетативным размножением, произрастающих в незамерзающих круглый год водотоках.

Доля полиплоидов в водной флоре Северо-Востока Азии (79%) выше приводимой в литературе [Brochmann et al., 2004] для всей фло-

ры Берингийского сектора Арктики (69%). При анализе видов по наличию полиплоидии в зависимости от типа ареала выявлено, что все арктические и гипоарктические виды водных растений являются полиплоидами. Минимальная доля полиплоидов наблюдается среди арктобореальных видов. При анализе видов по долготным группам самая низкая доля полиплоидов отмечена среди видов, встречающихся в разных регионах Евразии и отсутствующих в Северной Америке (65%), а самая высокая – среди плюрирегиональных видов (96%).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Большая часть полевых исследований проводилась совместно с сотрудниками лаборатории систематики и географии водных растений Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН А.А. Бобровым и Е.В. Чемерис. Авторы признательны за помощь в проведении полевых работ сотрудникам разных лабораторий ИБПС ДВО РАН, заповедника Магаданский, национального парка

Берингия, Северо-Восточной базы ТИГ ДВО РАН (пос. Черский), а также рыбакам, охотникам, речникам, жителям поселков различных районов российского Северо-Востока, где проводились полевые исследования. При написании статьи неоценимую помощь и консультации оказали А.А. Бобров и М.Г. Хорева.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 15-29-02498-офи\_м, 19-04-01090-а, 19-05-00133-а) и в рамках госзадания (тема № АААА-А17-117122590002-0).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агапова Н.Д., Архарова К.Б., Вахтина Л.И., Земскова Е.А., Тарвис Л.В. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. Асераеae–Menyanthaceae. Л.: Наука, 1990. 509 с.
- Агапова Н.Д., Архарова К.Б., Вахтина Л.И., Земскова Е.А., Тарвис Л.В. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. Морасеae–Zygophyllaceae. СПб.: Наука, 1993. 429 с.
- Арктическая флора СССР. Вып. 1–10. Л.: Наука, 1960–1987.
- Барыкина Р.П., Байкова Е.В. Анатомо-морфологический анализ экологических форм *Ranunculus gmelinii* DC. В ходе онтоморфогенеза // Биологические науки. 1991. № 1. С. 115–124.
- Бобров А.А., Мочалова О.А. Водные сосудистые растения долины Колымы: разнообразие, распространение, условия обитания // Бот. журн. 2017. Т. 102. № 10. С. 1347–1378. <https://doi.org/10.1134/S0006813617100015>
- Бобров А.А., Мочалова О.А., Чемерис Е.В. Водные сосудистые растения и состояние популяций охраняемых видов в национальном парке “Берингия” (восточная Чукотка) // Бот. журн. 2021. Т. 106. № 1. С. 101–119. DOI: 10.31857/S0006813621010026
- Бобров А.А., Мочалова О.А., Чемерис Е.В. Заметки о водных и прибрежно-водных сосудистых растениях Камчатки // Бот. журн. 2014. Т. 99. № 9. С. 1025–1043.
- Бобров А.А., Эрст А.С., Анькова Т.В., Мовергоз Е.А. Числа хромосом водяных лютиков (*Ranunculus* секция *Batrachium*, Ranunculaceae) флоры России // Бот. журн. 2015. Т. 100. № 6. С. 595–601.
- Гриф В.Г. Мутагенез и филогенез растений // Цитология. 2007. Т. 49. № 6. С. 433–441.
- Жукова П.Г., Коцеруба В.В., Петровский В.В. Числа хромосом видов растений севера Евразии // Бот. журн. 2009. Т. 94. № 12. С. 1855–1867.
- Камелин Р.В. Особенности видообразования у цветковых растений // Труды Зоологического института РАН. Приложение 1. 2009. С. 141–149.
- Крогулевич Р.Е. Роль полиплоидии в генезисе флоры Путорана // Флора Путорана. Новосибирск: Наука, 1976. С. 217–235.
- Крогулевич Р.Е., Ростовцева Т.С. Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1984. 285 с.
- Михайлов В.М. Пойменные талики северо-востока России. Новосибирск: ГЕО, 2013. 244 с.
- Пробатова Н.С. Хромосомные числа сосудистых растений Приморского края (Дальний Восток России). Владивосток, Дальнаука, 2014. 343 с.
- Пробатова Н.С., Баркалов В.Ю., Рудыка Э.Г. Кариология флоры Сахалина и Курильских островов. Числа хромосом, таксономические и фитогеографические комментарии. Владивосток: Дальнаука, 2007. 392 с.
- Пробатова Н.С. Хромосомные числа в семействе Роасеae и их значение для систематики, филогении и географии (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. 2007. Вып. 55. С. 9–101.
- Смирнов Ю.А. Ускоренный метод исследования соматических хромосом плодовых // Цитология. 1968. Т. 10. № 12. С. 1601–1602.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1–8. Л., СПб.: Наука, 1985–1996.
- Флора Сибири. Т. 1–14. Новосибирск: Наука. 1987–2003.
- Хромосомные числа цветковых растений. Под ред. А. А. Федорова. Л.: Наука. 1969. 926 с.
- Цвелев Н.Н., Пробатова Н.С. Злаки России. Москва: КМК, 2019. 646 с.
- Чепинога В.В. Хромосомные числа растений флоры Байкальской Сибири. Новосибирск: Наука, 2014. 419 с.
- Юрцев Б.А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 159 с.
- Юрцев Б.А., Петровский В.В., Коробков А.А., Королева Т.М., Разживин В. Ю. Обзор географического распространения растений Чукотской тундры. Сообщение 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979б. Т. 84. № 6. С. 74–83.
- Юрцев Б.А., Петровский В.В., Коробков А.А., Королева Т.М., Разживин В.Ю. Обзор географического распространения растений Чукотской тундры. Сообщение 1 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979а. Т. 84. № 5. С. 111–122.
- Andriyanova E.A. Chromosome numbers of some vascular plants from North of Russian Far East: Magadan Region, Chukotka Autonomous Area // Botanica Pacifica. 2019, Vol. 7. № 2. P. 119–122. DOI:10.17581/bp.2019.08214
- Andriyanova E.A., Mochalova O.A. IAPT/IOPB chromosome data 21 // Taxon. 2016. Vol. 65. № 3. P. 673. <http://dx.doi.org/10.12705/653.44>
- Andriyanova E.A., Mochalova O.A. IAPT/IOPB chromosome data 26 // Taxon. 2017. Vol. 66. № 6. P. 1487. <https://doi.org/10.12705/666.30>

- Andriyanova E.A., Mochalova O.A. IAPT Chromosome Data 32 // Taxon. 2020. Vol. 69. № 5. P. 1127. DOI: 10.1002/tax.12322
- Andriyanova E.A., Mochalova O.A., Movergoz E.A., Kapustina N.V., Bobrov A.A. IAPT/IOPB chromosome data 27 // Taxon. 2018. Vol. 67. № 5. P. 1041–1047. <https://doi.org/10.12705/675.24>
- Britton, D. M., Brunton D. F. *Isoetes x pseudotruncata*, a new triploid hybrid from western Canada and Alaska // Canad. J. Bot. 1996. № 74. P. 51–59.
- Brochmann C., Brysting A.K., Alsos I.G., Borgen H.H., Grundt H.H., Scheen A.C., Elven R. Polyploidy in arctic plants // Biological Journal of the Linnean Society. 2004. № 82. P. 521–536.
- Ceska, O., Ceska A., Warrington P. D. *Myriophyllum quitense* and *Myriophyllum ussuriense* (Haloragaceae) in British Columbia, Canada // Brittonia. 1986. № 38. P. 73–81.
- Cook C.D.K., Nichols M.S. A monographic study of the genus *Sparganium* // Botanica Helvetica. 1986. Vol. 96. № 2. P. 213–266. <http://dx.doi.org/10.5169/seals-67202>
- Elvebakk A., Elven R., Razzhivin V.Yu. Delimitation, zonal and sectorial subdivision of the Arctic for the Panarctic Flora Project. Det Norske Videnskaps-Akademi. I. Matematisk-Naturvitenskapelig Klasse, Skrifter, 1999. № 38. P. 375–386.
- Goldblatt P., Johnson D.E. Index to plant chromosome numbers (IPCN). 1979. Available from: <http://www.tropicos.org/Project/IPCN>. Last accessed 20 January 2021
- Hultén E. Flora of Alaska and neighboring territories. A manual of the vascular plants. 2nd ed. Stanford: Stanford Uni. Press, 1981. 1008 p.
- Kaplan Z., Jarolímová V., Fehrer J. Revision of chromosome numbers of Potamogetonaceae: A new basis for taxonomic and evolutionary implications // Preslia. 2013. Vol. 85. № 4. P. 421–482.
- Khitun O.V., Koroleva T.M., Chinenko S.V., Petrovsky V.V., Pospelova E.B., Pospelov I.N., Zverev A.A. Applications of local floras for floristic subdivision and monitoring vascular plant diversity in the Russian Arctic // Arctic Science. 2016. Vol. 2. P. 103–126
- Masterson J. Stomatal size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of angiosperms // Science. 1994. Vol. 264. P. 421–423.
- Nishikawa T. Chromosome atlas of flowering plants in Japan. Tokyo: National Science Museum, 2008. 706 p.
- Panarctic flora. Annotated checklist of the Panarctic flora. Vascular plants. 2020. <http://panarcticflora.org/>
- Parisod C., Holderegger R., Brochmann C. Evolutionary consequences of autopolyploidy // New Phytologist. 2010. № 186. P. 5–17. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2009.03142.x
- Prancel J., Kaplan Z., Travnicek P., Jarolímová V. Genome size as a key to evolutionary complex aquatic plants: polyploidy and hybridization in *Callitriche* (Plantaginaceae) // PloS ONE. 2014. Vol. 9. № 9. P. 1–15. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0105997>
- Rice A., Glick L., Abadi S., Einhorn M., Kopelman N.M., Salman-Minkov A., Mayzel J., Chay, O., Mayrose I. The Chromosome Counts Database (CCDB) – a community resource of plant chromosome numbers // New Phytologist. 2015. № 206. P. 19–25.
- Roalson E.H. A synopsis of chromosome number variation in the Cyperaceae // Bot. Rev. 2008. V. 74 P. 209–393. DOI: 10.1007/s12229-008-9011-y
- Rumsey, F. J., Thompson P., Sheffield E. Triploid *Isoetes echinospora* (Isoetaceae: Pteridophyta) in northern England // Fern Gaz. 1993. № 14. P. 215–221.
- Uchiyama H. Karyomorphological studies on some taxa of the Helobiae // J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, Div. 2, Bot., 1989. Vol. 22. P. 271–352.
- Ueno, S., Nakamura T., Kadono Y. Chromosome numbers of *Myriophyllum ussuriense* Maxim. (Haloragidaceae) in Japan // Acta Phytotax. Geobot. 1999. Vol. 50. P. 225–228.
- Wieggleb G., Bobrov A.A., Zalewska-Galosz J. A taxonomic account of *Ranunculus* section *Batrachium* (Ranunculaceae) // Phytotaxa. 2017. Vol. 319. № 1. P. 1–55.
- Yurtsev B.A. Floristic division of the Arctic // J. Veg. Sci. 1994. Vol. 5. № 6. P. 765–776.

## REFERENCES

- Agapova N.D., Arkharova K.B., Vakhtina L.I., Zemskova E.A., Tarvis L.V. *Chisla khromosom tsvetkovykh rasteniy flory SSSR. Aceraceae–Menyanthaceae* [Chromosome numbers of flowering plants of the flora of the USSR. Aceraceae–Menyanthaceae]. Leningrad, Nauka, 1990. 509 p. (In Russian)
- Agapova N.D., Arkharova K.B., Vakhtina L.I., Zemskova E.A., Tarvis L.V. *Chisla khromosom tsvetkovykh rasteniy flory SSSR. Moraceae–Zygophyllaceae* [Chromosome numbers of flowering plants of the flora of the USSR. Moraceae–Zygophyllaceae]. Leningrad: Nauka, 1993. 429 p. (In Russian)
- Andriyanova E.A., Mochalova O.A. IAPT/IOPB chromosome data 21. *Taxon*, 2016, vol. 65, no. 3, pp. 673. doi: 10.12705/653.44
- Andriyanova E.A., Mochalova O.A. IAPT/IOPB chromosome data 26. *Taxon*, 2017, vol. 66, no. 6, pp. 1487. doi: 10.12705/666.30
- Andriyanova E.A. Chromosome numbers of some vascular plants from North of Russian Far East: Magadan Region, Chukotka Autonomous Area. *Botanica Pacifica*, 2019, vol. 7, no. 2, pp. 119–122. doi: 10.17581/bp.2019.08214
- Andriyanova E.A. Chromosome numbers of some vascular plants from North of Russian Far East: Magadan Region, Chukotka Autonomous Area. *Botanica Pacifica*, 2019, vol. 7, no. 2, pp. 119–122. doi: 10.17581/bp.2019.08214

- Andriyanova E.A., Mochalova O.A. IAPT Chromosome Data 32. *Taxon*, 2020, vol. 69, no. 5, pp. 1126–1132. doi: 10.1002/tax.12322
- Andriyanova E.A., Mochalova O.A., Movergoz E.A., Kapustina N.V., Bobrov A.A. IAPT/IOPB chromosome data 27. *Taxon*, 2018, vol. 67, no. 5, pp. 1041–1047. doi: 10.12705/675.24
- Arkticheskaya flora SSSR* [Arctic flora of USSR]. Vols. 1–10. Leningrad: Nauka, 1960–1987. (In Russian)
- Barykina R.P., Baykova E.V. Anatomical and morphological analysis of ecological forms of *Ranunculus gmelinii* DC. during ontomorphogenesis. *Biologicheskije nauki* [Biological Science], 1991, no. 1, pp. 115–124. (In Russian)
- Bobrov A.A., Erst A.S., Ankova T.V., Movergoz E.A. Chromosome numbers of water buttercups (*Ranunculus* section *Batrachium*, *Ranunculaceae*) of the flora of Russia. *Botanicheskij Zhurnal* [Bot. Journ.], 2015, vol. 100, no. 6, pp. 595–601. (In Russian)
- Bobrov A.A., Mochalova O.A. Aquatic vascular plants of the Kolyma river valley: diversity, distribution, habitat conditions. *Botanicheskij Zhurnal* [Bot. Journ.] 2017 vol. 102, no. 10, pp. 1347–1378. doi: 10.1134/S0006813617100015 (In Russian)
- Bobrov A.A., Mochalova O.A., Chemeris E.V. Aquatic vascular plants and status of protected species population in the national park “Beringia” (eastern Chukotka). *Botanicheskij Zhurnal* [Bot. Journ.], 2021, vol. 10, no. 1, pp. 101–119. doi: 10.31857/S0006813621010026 (In Russian)
- Bobrov A.A., Mochalova O.A., Chemeris E.V. Notes on aquatic vascular plants of Kamchatka. *Botanicheskij Zhurnal* [Bot. Journ.], 2014, vol. 99, no. 9, pp. 1025–1043.
- Britton, D. M., Brunton D. F. *Isoetes x pseudotruncata*, a new triploid hybrid from western Canada and Alaska. *Canad. J. Bot.* 1996, no. 74, pp. 51–59.
- Brochmann C., Brysting A.K., Alsos I.G., Borgen H.H., Grundt H.H., Scheen A.C., Elven R. Polyploidy in arctic plants. *Biological J. of the Linnean Society*, 2004, no. 82, pp. 521–536.
- Ceska, O., Ceska A., Warrington P.D. *Myriophyllum quitense* and *Myriophyllum ussuriense* (Haloragaceae) in British Columbia. Canada, *Brittonia*, 1986, no. 38, pp. 73–81.
- Chepinoga V.V. *Khromosomnyye chisla rasteniy flory Baykal'skoy Sibiri* [Chromosome numbers of plant species from Baikal Siberia]. Novosibirsk, Nauka, 2014, 419 p. (In Russian)
- Cook C.D.K., Nichols M.S. A monographic study of the genus *Sparganium*, *Botanica Helvetica*, 1986, vol. 96, no. 2, pp. 213–266. doi: 10.5169/seals-67202
- Elvebakk A., Elven R., Razzhivin V.Yu. *Delimitation, zonal and sectorial subdivision of the Arctic for the Panarctic Flora Project*. Det Norske Videnskaps-Akademi. I. Matematisk-Naturvitenskapelig Klasse, Skrifter, 1999. no. 38, pp. 375–386.
- Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Vol. 1–14. Novosibirsk, Science. 1987–2003. (In Russian)
- Goldblatt P., Johnson D.E. *Index to plant chromosome numbers (IPCN)*. 1979. Available from: <http://www.tropicos.org/Project/IPCN>. Last accessed 20 January 2021
- Grif V.G. Mutagenesis and phylogenesis of plant. *Tsitologiya* [Cytology], 2007, vol. 49, no. 6, pp. 433–441. (In Russian)
- Hultén E. *Flora of Alaska and neighboring territories. A manual of the vascular plants*. 2nd ed. Stanford: Stanford Uni. Press, 1981. 1008 p.
- Kaplan Z., Jarolímová V., Fehrer J. Revision of chromosome numbers of Potamogetonaceae: A new basis for taxonomic and evolutionary implications, *Preslia*, 2013, vol. 85, no. 4, pp. 421–482.
- Khitun O.V., Koroleva T.M., Chinenko S.V., Petrovsky V.V., Pospelova E.B., Pospelov I.N., Zverev A.A. Applications of local floras for floristic subdivision and monitoring vascular plant diversity in the Russian Arctic, *Arctic Science*, 2016, vol. 2, pp. 103–126.
- Khitun O.V., Koroleva T.M., Chinenko S.V., Petrovsky V.V., Pospelova E.B., Pospelov I.N., Zverev A.A. Applications of local floras for floristic subdivision and monitoring vascular plant diversity in the Russian Arctic. *Arctic Science*, 2016, vol. 2, pp. 103–126.
- Khromosomnyye chisla tsvetkovykh rasteniy* [Chromosome numbers of flowering plants]. Leningrad, Nauka, 1969. 926 p. (In Russian)
- Krogulevich R.E., Rostovtseva T.S. *Khromosomnyye chisla tsvetkovykh rasteniy Sibiri i Dal'nego Vostoka*. [Chromosome numbers of flowering plants in the Siberia and the Far East]. Novosibirsk, Nauka, 1984. 285 p. (In Russian)
- Masterson J. Stomatal size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of angiosperms, *Science*, 1994, vol. 264, pp. 421–423.
- Mikhailov V.M. *Poymennyye taliki severo-vostoka Rossii* [Flood-plain taliks in Northeastern Russia]. Novosibirsk, GEO, 2013. 244 p. (In Russian)
- Nishikawa T. *Chromosome atlas of flowering plants in Japan*. Tokyo, National Science Museum, 2008. 706 p.
- Panarctic flora. Annotated checklist of the Panarctic flora. Vascular plants*. 2020. <http://panarcticflora.org/>
- Parisod C., Holderegger R., Brochmann C. Evolutionary consequences of autopolyploidy, *New Phytologist.*, 2010, no. 186, pp. 5–17. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.03142.x
- Pranc J., Kaplan Z., Travnicek P., Jarolímová V. Genome size as a key to evolutionary complex aquatic plants: polyploidy and hybridization in *Callitriche* (Plantaginaceae). *PLoS ONE*, 2014, vol. 9, no. 9, pp. 1–15. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0105997>



- Probatova N.S. Chromosome numbers in family Poaceae and their value for taxonomy, phylogeny and geography (on the example of grasses of the Russian Far East). *Komarovskie chtenia* [Komarov readings], 2007, iss. 55, pp. 9–101. (In Russian)
- Probatova N.S. *Khromosomnyye chisla sosudistykh rasteniy Primorskogo kraya (Dal'niy Vostok Rossii)*. [Chromosome numbers of vascular plants of Primorsky Krai (Far East of Russia)]. Vladivostok, Dalnauka, 2014. 343 p. (In Russian)
- Probatova N.S., Barkalov V.Yu., Rudyka E.G. *Kariologiya flory Sakhalina i Kuril'skikh ostrovov. Chisla khromosom, taksonomicheskiye i fitogeograficheskiye kommentarii*. [Cariology of the flora of Sakhalin and Kuril Islands. Chromosome numbers, taxonomic and phytogeographic comments]. Vladivostok, Dalnauka, 2007, 392 p. (In Russian)
- Rice A., Glick L., Abadi S., Einhorn M., Kopelman N.M., Salman-Minkov A., Mayzel J., Chay, O., Mayrose I. The Chromosome Counts Database (CCDB) – a community resource of plant chromosome numbers, *New Phytologist.*, 2015, no. 206. pp. 19–25.
- Roalson E. H. A synopsis of chromosome number variation in the Cyperaceae. *Bot. Rev.*, 2008, no. 74, pp. 209–393. doi: 10.1007/s12229-008-9011-y
- Rumsey, F. J., Thompson P., Sheffield E. Triploid Isoetes echinospora (Isoetaceae: Pteridophyta) in northern England, *Fern Gaz.*, 1993, no. 14, pp. 215–221.
- Smirnov Yu.A. Accelerated method for the study of somatic chromosomes of fruit. *Tsitologiya* (Cytology), 1968, vol. 10, no. 12, pp. 1601–1602. (In Russian)
- Sosudistyye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka*. [Vascular plants of the Soviet Far East]. Vols. 1–8. Leningrad, St. Petersburg: Nauka, 1985–1996. (In Russian)
- Tselev N.N., Probatova N.S. *Zlaki Rossii*. [Grasses of Russia]. Moscow, KMK, 2019. 646 p. (In Russian)
- Uchiyama H. Karyomorphological studies on some taxa of the Helobiae, *J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, Div. 2, Bot.*, 1989, vol. 22, pp. 271–352.
- Ueno S., Nakamura T., Kadono Y. Chromosome numbers of *Myriophyllum ussuriense* Maxim. (Haloragaceae) in Japan, *Acta Phytotax. Geobot.*, 1999, vol. 50, pp. 225–228.
- Wiegand G., Bobrov A.A., Zalewska-Galosz J. A taxonomic account of *Ranunculus* section *Batrachium* (Ranunculaceae), *Phytotaxa*, 2017, vol. 319, no. 1, pp. 1–55.
- Yurtsev B.A. *Problemy botanicheskoy geografii Severo-Vostochnoy Azii* [Problems of Botanical Geography of North-East Asia]. Leningrad: Nauka, 1974. 159 p. (In Russian)
- Yurtsev B.A. Floristic division of the Arctic. *J. Veg. Sci.*, 1994, vol. 5, no. 6, pp. 765–776.
- Yurtsev B.A., Petrovskii V.V., Korobkov A.A., Korolyova T.M., Razzhivin V.Yu. Overview of the geographical distribution of plants of the Chukotka tundra. Part 1. *Byulleten. MOIP. Otd. biol.* [Bull. Moscow Society of Naturalists. Ser. Biological], 1979a, vol. 84, no. 5, pp. 111–122. (In Russian)
- Yurtsev B.A., Petrovskii V.V., Korobkov A.A., Korolyova T.M., Razzhivin V.Yu. Overview of the geographical distribution of plants of the Chukotka tundra. Part 2. *Byulleten. MOIP. Otd. biol.* [Bull. Moscow Society of Naturalists. Ser. Biological], 1979b, vol. 84, no. 6, pp. 74–83. (In Russian)
- Zhukova P.G., Kotseruba V.V., Petrovsky V.V. Chromosome numbers of plant species in northern Eurasia. *Botanicheskij Zhurnal* [Bot. Journ.], 2009, vol. 94, no. 12. pp. 1855. (In Russian)

## POLYPLOIDY OF NORTH EAST ASIA AQUATIC AND SEMIAQUATIC VASCULAR PLANTS

E. A. Andriyanova, O. A. Mochalova

*Institute of biological problems of the North Far East Branch of Russian Academy of Sciences  
685000, Portovaya str., 18, Magadan, Russia, e-mail: l\_chipmunk@mail.ru, mochalova@inbox.ru*

The chromosome numbers of aquatic and semiaquatic vascular plants growing in extreme North-East Asia, east of the Lena River, were analyzed. We have reviewed the information about the karyological peculiarity of the aquatic flora based on published data, including our own definitions. The karyological data are considered depending on the taxonomic position, distribution and ecological characteristics of the species. The chromosome numbers are known for 119 out of 123 species. There is no data on *Zannichellia komarovii*, *Eleocharis termale*, *Stuckenia subretusa* and *Potamogeton sibiricus*. In the aquatic flora of North-East Asia, the proportion of polyploids is higher (79%) than that reported for the entire Beringian flora (69%). We analyzed species for the presence of polyploidy depending on the type of area. Analysis by latitudinal groups revealed that all Arctic and hyparctic species of aquatic plants are polyploids. The minimum proportion of polyploids is observed among arc-toboreal species. Analysis by longitudinal groups revealed that the lowest proportion of polyploids was noted among species found only in Eurasia and absent in North America (61%), and it was the highest among pluriregional species (96%). The species of the families Cyperaceae, Lemnaceae, Ranunculaceae and Poaceae are characterized by a high level of variability in the number of chromosomes. The greatest variety of chromosome numbers is observed in the polymorphic species *Caltha palustris* s. l., *Agrostis stolonifera*, *Dupontia fisheri* s. l., *Phragmites australis*, in all species of the genus *Eleocharis*, and in *Nymphaea tetragona*, *Acorus calamus*, *Calla palustris*. The isolated cases of a high level of ploidy were found in the extreme northeast, at the northern bor-

ders of ranges, in 3 species – *Hippuris vulgaris*, *Arctophila fulva* and *Beckmannia syzigachne*. Only diploids are known in the families Equisetaceae, Typhaceae, Zosteraceae from the flora of North East Asia. We revealed the existence of several chromosomal races in *Ranunculus gmelinii* and *Caltha palustris* (Ranunculaceae) in the Magadan region; the distribution of chromosomal races is partly related to geographic location and partly to plant habitats. Rare karyotypes in these species are observed in aquatic forms with mainly vegetative reproduction, growing in non-freezing watercourses.

*Keywords:* aquatic vascular plants, chromosomal races, polyploidy, ploidy levels, North-East Asia, Russia

## Биоиндикация и биотестирование

УДК. 574.633(470.111)

### ЗООИНДИКАЦИЯ ВОДОЕМОВ НА ТЕРРИТОРИИ НЕФТЯНЫХ МЕСТОРОЖДЕНИЙ БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ

Т. Г. Шихова<sup>1</sup>, А. Е. Скопин<sup>1,2</sup>, Р. Г. Большаков<sup>2</sup>

<sup>1</sup>ФГБНУ ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б.М. Житкова,  
610020, г. Киров, ул. Преображенская, 79, e-mail: biota.vniioz@mail.ru

<sup>2</sup>ООО “Эконорд”, 166000, г. Нарьян-Мар, ул. Ленина, 37

Поступила в редакцию 23.01.2021

Приведены данные по изменению качества воды в пяти озерах и малом водотоке, расположенных на территории нефтяных месторождений в бассейне р. Печора (Ненецкий автономный округ). На основе биоиндикации по организмам зообентоса дана оценка состояния водных объектов на водосборе р. Колва и р. Лая по сборам 2012 и 2019 гг. Отмечено невысокое таксономическое разнообразие донных беспозвоночных – 5–20 таксонов ранга семейств и отрядов. В большинстве озер вода соответствует III классу качества (“умеренное загрязнение”), но в двух водных объектах фиксируется биогенное загрязнение. За рассмотренный период в озерах произошли несущественные таксономические перестройки. В целом состояние водных объектов сохраняет относительную стабильность.

*Ключевые слова:* зообентос, качество вод, тундровые озера, бассейн р. Колва, бассейн р. Лая.

DOI: 10.47021/0320-3557-2021-83-92

#### ВВЕДЕНИЕ

Современное состояние водных экосистем печорского бассейна формируется под влиянием масштабного промысла и транспортировки углеводородного сырья. Интенсивное развитие нефтегазовой отрасли и аварийные ситуации на нефтепроводах провоцируют экологическую напряженность в этом регионе. Совокупное действие природных и антропогенных факторов влияет на качество поверхностных вод Большеземельской тундры, способствуя концентрации загрязняющих веществ в донных отложениях рек и озер [Даувальтер, Кашулин, 2017 (Dauwalter, Kashulin, 2017)]. Освоение нефтегазовых месторождений сопровождается изменением физико-химических [Захаров и др., 2011 (Zakharov et al., 2011); Решетняк и др., 2019 (Reshetnyak et al., 2019); Bryzgalo, Ivanova, 2009] и биологических параметров водных объектов, вызывая структурные перестройки в сообществах гидробионтов [Скопин, 2012 (Scopin, 2012); Шихова, 2012 (Shikhova, 2012); Новоселов, Студенов, 2014 (Novosyolov, Studenov, 2014); Фролова, Ибрагимова, 2015 (Frolova, Ibragimova, 2015); Fefilova, 2011; Nazarova et al., 2017; Lapteva et al., 2019].

Ситуация усугубляется естественной повышенной уязвимостью к внешним воздействиям и замедленным восстановлением водных экосистем тундровой зоны [Израэль, 1999 (Israel, 1999); Bryzgalo et al., 2015]. Водосборные территории правобережных притоков Печоры – р. Уса (р. Колва) и р. Лая – входят в число опорных зон экологического мониторинга Российской Арктики [Брызгалов и др., 2018 (Bryzgalo et al., 2018)]. Длительное поступление углеводородных поллютантов и их накопление в донных отложениях актуализирует необходимость мониторинга качества вод в бассейнах этих рек. Цель исследования – уточнение влияния процесса нефтедобычи и транспортировки на состояние водоемов Большеземельской тундры. Комплексное использование различных показателей зообентосных сообществ в сочетании с методами, основанными на индикаторной значимости видов, позволяет достаточно объективно оценить биологическую полноценность водных экосистем.

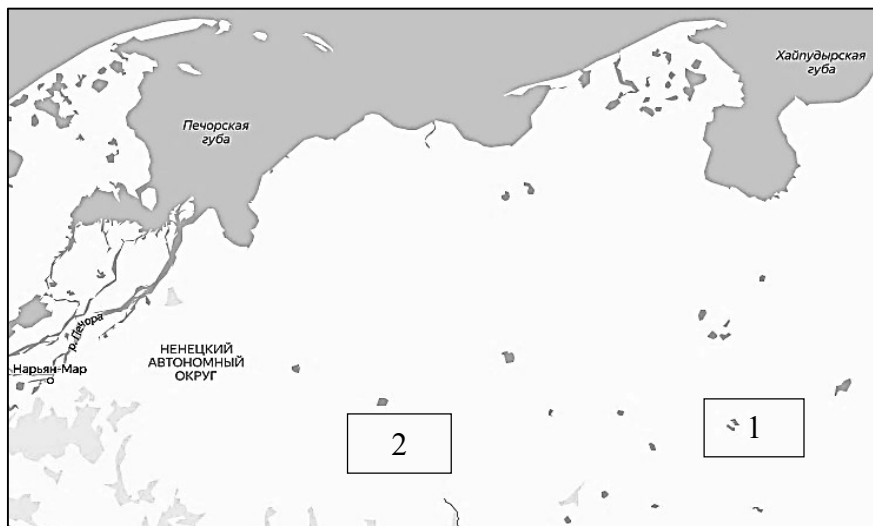
#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В составе комплексных экспедиций 2012 и 2019 гг. проведены основанные на зообентосных показателях биоиндикационные исследования водоемов Большеземельской тундры, расположенных в границах Колвинского, Средне-Харьягинского и Леххьягинского месторождений Ненецкого автономного округа. В данной работе рассмотрены результаты

качественной оценки экологического состояния шести водных объектов. На водосборе среднего течения р. Колва – ледниково-аккумулятивные крупные и относительно глубокие (до 20 м) оз. Колваты (67°26'40" с.ш., 59°22' 49" в.д.) и оз. Нерчейты (67°25'52" с.ш., 59°27'22" в.д.), которые на мелководье имеют рыхлые песчано-галечные грунты с илом и

детритом. На водосборе р. Лая исследованы: термокарстовое гидрологически связанное с рекой оз. Круглое (67°35'00" с.ш., 56°16'30" в.д.), имеющее глубину <8 м и песчано-илистый грунт с детритом; очень мелководное оторфованное оз. Безымянное (67°24'55" с.ш.,

56°25'38" в.д.) с глубиной <1 м, песчаным грунтом и большим количеством органики; мелководное оз. Безымянное № 2 (67°22'39" с.ш., 56°35'41" в.д.) с глубиной <1,5 м и ручей Безымянный №3 (67°19'55" с.ш., 56°39'25" в.д.) – приток р. Лекхарьяга (рис. 1).



**Рис. 1.** Регион исследования и места отбора проб зообентоса: 1 – в бассейне р. Колва, 2 – в бассейне р. Лая.

**Fig. 1.** Region of study and sampling sites of zoobenthos: 1 – in the Kolva River basin, 2 – in the Laya River basin.

Отбор 28 количественных макро- и мей-озообентосных проб проведен в прибрежной зоне озер по стандартной методике [Мордухай-Болтовской, 1975 (Mordukhay-Boltovskoy, 1975)] водным сачком с площади 1 м<sup>2</sup> двукратно на каждом объекте в июле 2012 и 2019 гг. Для определения экологического состояния водных объектов применены стандартные методики биологического анализа вод [Руководство..., 1992 (Rukovodstvo..., 1992); Шитиков и др., 2005 (Shitikov et al., 2005)], согласно которым в качестве биоиндикационных критериев использованы основанные на количественных характеристиках отдельных групп, таксономическом составе и индикаторной значимости видов индексы: доминирования Бергера-Паркера (D, %), биоразнообразие Шеннона

(H', бит/экз.), биотический Вудивисса (W, баллы), сапробности Пантле-Букка в модификации Сладечека (S, баллы); хирономидный Балушкиной (K<sub>ch</sub>). Статистическая обработка данных проводилась с использованием компьютерных пакетов Excel 10 и Statistica 10. Итоговая оценка качества вод дана по совокупности гидробиологических показателей с учетом экологических и зоогеографических особенностей водного объекта. Класс качества воды устанавливался согласно рекомендациям ГОСТ 17.1.3.07-82. Таксономическая идентификация пресноводных беспозвоночных проведена по определителям [Определитель зоопланктона и зообентоса..., 2010; 2016 (Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa..., 2010; 2016) и др.].

#### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Достаточно надежными индикаторами долговременных процессов трансформации водоемов под влиянием освоения и эксплуатации нефтяных и газовых месторождений служат рео- и лимнобионты. По мнению многих специалистов [Шитиков и др., 2005 (Shitikov et al., 2005); Rosenberg, 1993; Bakanov, 2004; Yakovlev, 2004 и др.], зообентос, как долгоживущий и стационарный компонент гидроценоза, наиболее четко отражает степень хронического загрязнения не только водной экосистемы, но и его водосборной территории. Однако влияние

нефтяных углеводородов на организмы зообентоса неоднозначно. По данным ряда исследований [Захаров и др., 2011 (Zakharov et al., 2011); Тарасова, Карыгина, 2014 (Tarasova, Karygina, 2014); Vinogradov et al., 2002; Fefilova et al., 2012], интенсивное загрязнение водной среды нефтяными углеводородами действует негативно на видовое разнообразие и количественные характеристики бентоса, а умеренное загрязнение может способствовать росту численности устойчивых к загрязнению организмов.

Биологическая индикация изменчивости водных экосистем эффективна применительно к водотокам. Стоячие водоемы теснее связаны с локальными загрязнениями, поэтому их сапробность в большей степени определяется внутренними продукционно-деструкционными процессами. В более устойчивых к внешним условиям крупных озерах показателем нарушений служат изменения таксономической структуры сообществ в их временных сукцессиях [Николаев, 1981 (Nikolaev, 1981)]. Применительно к тундровым озерам надежные критерии реакции донных сообществ на воздействие различных антропогенных факторов еще не разработаны. Состав зообентоса изменяется в широких пределах не только под влиянием антропогенного загрязнения, но и в ходе естественных (сукцессионных) процессов. Поэтому результаты вычисления средней сапробности озер оказались неоднозначны. В виду того, что для многих субарктических видов ракообразных печорского бассейна данные об индивидуальной сапробности отсутствуют, для расчета индекса Пантиле-Букка (S) использован список видов-индикаторов сапротоксобиоты для водоемов и водотоков Кольского Севера [Яковлев, 1988 (Yakovlev, 1988)]. Во всех рассмотренных водных объектах сапробность ( $S=1.51-2.13$ ) соответствовала умеренному загрязнению, но другие индикационные показатели диаметрально различались. Например, в оз. Колваты значения индексов Вудивисса и биоразнообразия соответствовали классу “загрязненные воды”, а хирономидного – “чистые”. Поэтому состояние водных объектов оценивалось по совокупности гидробиоло-

гических данных [Руководство..., 1992 (Rukovodstvo..., 1992); Шитиков и др., 2005 (Shitikov et al., 2005)].

Исследованные водные объекты печорского бассейна отличались низкими количественными и качественными показателями зообентоса, состав и структура которого за анализируемый период претерпели некоторые изменения.

Обедненным видовым разнообразием ( $H' < 2$ ) отличается оз. Колваты, где за период исследования обнаружено 12 видов – представителей Hirudinea, Mollusca, Crustacea, Arachnoidea, Insecta (личинки ручейников и двукрылых) (см. таблицу). В 2012 г. в озере доминировала пиявка *Glossiphonia complanata* ( $D=56\%$ ) – индикатор загрязнения, встречались амфиподы (*Monoporeia affinis*), копеподы (*Mesocyclops leuckarti*, *Heterocope borealis*) и моллюски (*Euglesa subtruncata*). В 2019 г. В пробах отмечены только двусторчатые моллюски и хирономиды с доминированием  $\beta$ - $\alpha$ -мезосапроба *Psectrocladius psilopterus* ( $D=55\%$ ). Хирономиды подсем. Orthoclaadiinae относительно устойчивы к нефтяному загрязнению [Захаров и др., 2011 (Zakharov et al., 2011)]. Из-за отсутствия основных индикаторных видов, биотический индекс сохранился на уровне загрязненных вод, кроме того в 2019 г. не обнаружены представители рачкового комплекса и личинки ручейников. Снижение видового разнообразия в этом крупном озере, возможно, вызвано аномально холодными и дождливыми условиями лета 2019 г. Качество воды сохранилось на переходной степени загрязнения (III–IV класс).

Таксономические группы зообентоса водных объектов

Taxonomic composition of zoobenthos of water bodies

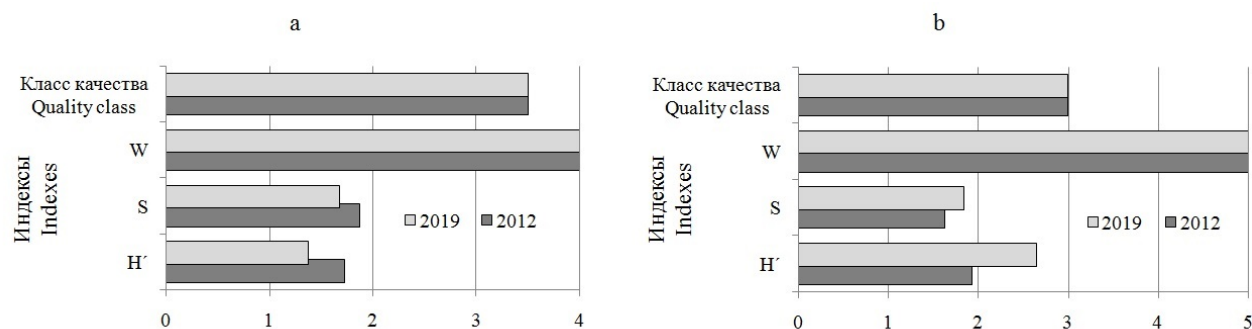
Таксономические группы Taxonomic groups	Бассейн р. Колва Kolva River basin		Бассейн р. Лая / Laya River basin			
	оз. Колваты Kolvaty Lake	оз. Нерчей-ты Nercheity Lake	оз. Круглое Krugloe Lake	оз. Безымянное Bezemyan-noe Lake	оз. Безымянное № 2 Bezemyannoe №2 Lake	руч. Безымянный №3 Bezemyannyi №3 Stream
<b>Gastrotrichi</b> n/det	–	–	–	1	–	–
<b>Rotifera</b>						
Synchaetidae	–	–	–	–	1	–
<b>Tardigrada</b> n/det	–	–	–	1	–	–
<b>Oligochaeta</b>						
Aelosomatidae	–	1	1	1	–	–
Naidae	–	–	–	–	1	1
Enchytraeidae	–	–	–	–	1	–
Tubificidae	–	–	–	–	1	–
<b>Hirudinea</b>						
Erpobdellidae	–	–	–	1	1	–
Glossiphoniidae	1	–	1	1	1	–
<b>Mollusca</b>						
Unionidae	1	–	–	–	–	–

Таксономические группы Taxonomic groups	Бассейн р. Колва Kolva River basin		Бассейн р. Лая / Laya River basin			
	оз. Колваты Kolvaty Lake	оз. Нерчей- ты Nercheity Lake	оз. Круглое Krugloe Lake	оз. Безы- мянное Bezumyan- ное Lake	оз. Безымян- ное № 2 Bezumyan- ное №2 Lake	руч. Безы- мянный №3 Bezumyannyi №3 Stream
Sphaeriidae	2	1	–	1	1	–
Lymnaeidae	–	1	–	–	–	–
<b>Cladocera</b>						
Sididae	–	–	1	–	–	–
Bosminidae	–	1	1	–	–	–
Chydoridae	–	2	1	2	1	–
Daphniidae	–	–	–	2	3	1
Polyphemidae	–	–	–	–	1	–
<b>Copepoda</b>						
Temoridae	1	–	2	3	–	–
Cyclopidae	1	2	1	2	2	2
<b>Ostracoda</b> n/det	–	1	–	1	–	–
Cypridae	–	–	–	–	1	–
<b>Amphipoda</b>						
Pontoporeiidae	1	–	–	–	–	–
<b>Arachnidea</b>	–					
Hydrachnidia	–	1	2	–	–	–
<b>Ephemeroptera</b>						
Baetidae	–	–	–	1	1	–
<b>Coleoptera</b>						
Dytiscidae	–	–	1	1	–	–
Haliplidae	–	–	–	–	1	–
<b>Megaloptera</b>						
Sialidae	–	–	–	–	–	1
<b>Trichoptera</b>						
Leptoceridae	1	–	–	–	1	–
Limnephilidae	–	–	1	–	1	–
<b>Diptera</b> n/det						
Chaoboridae	–	–	–	–	1	–
Chironomidae	3	7	2	1	1	4
Ceratopogonidae	1	–	–	2	1	–
Simuliidae	–	1	–	–	1	–
Количество видов Number of species	12	18	15	21	22	9
Количество се- мейств Number of families	9	10	11	15	20	5

Озеро Нерчейты характеризуется средним биоразнообразием ( $H'=1.9$ ; 2.6) – 18 таксонов 10 семейств. Видовое разнообразие в 2019 г. возросло, в тоже время повысилось и значение средней сапробности зообентосных организмов, изменился комплекс доминирующих видов. В 2019 г. по численности преобладали низшие ракообразные ( $D=47$ –51%), включая индикатора чистых вод ветвистоусого рачка *Eurycerus lamellatus*, а в 2012 г. – личинки хирономид *Ablabesmyia monilis* ( $D=44\%$ ) – показатели органического загрязнения. Chironomidae представлены преимущественно видами Chironominae (*Endochironomus tendens*, *E. impar*, *Dicrotendipes* (*E.*) *tritonus*, *Parachiro-*

*nomus pararostratus*) и  $\beta$ - $\alpha$ -мезосапробным видом Tanypodinae (*Ablabesmyia monilis*). Значение индекса Балушкиной ( $K_{ch}=6.73$ ) соответствовало "загрязненным" водам, а индексов Вудивисса ( $W=5$ ) и сапробности ( $S>1.5$ ) – "умеренно загрязненным".

В целом гидробиологические показатели водных объектов бассейна р. Колва в 2019 г. по сравнению с данными 2012 г. изменились незначительно, качество вод в оз. Нерчейты сохранилось III класса качества – "умеренно загрязненные", а в оз. Колваты – переходного III–IV класса – "умеренно-загрязненные – загрязненные" (рис. 2).



**Рис. 2.** Изменение значений биоиндикационных показателей в 2012, 2019 гг. в водоемах бассейна р. Колва: а – оз. Колваты, б – оз. Нерчейты.

**Fig. 2.** Changes in the values of bioindication indexes in 2012, 2019 in water bodies in the Kolva River basin: а – Kolvaty Lake, б – Nercheity Lake.

Биоиндикационные показатели расположенных на водосборе р. Лая озер – термокарстового оз. Круглое и очень мелководного торфяного оз. Безымянное – претерпели некоторые изменения, свидетельствующие об улучшении состояния этих водоемов. К наиболее характерным группам донных сообществ рассмотренных тундровых озер относятся низшие ракообразные (ветвистоусые, веслоногие, ракушко-вые) и хирономиды.

В мелководном оз. Круглое возросло видовое разнообразие ( $H' > 2$ ) с доминированием олиго-β-мезосапробных видов кладоцер ( $D=65\%$ ). Гидробионты представлены олигохетами, пиявками, ракообразными, личинками насекомых (поденок, ручейников, хирономид и др.) (см. таблицу). Из индикаторов чистой воды отмечены: ручейник *Limnephilus stigma*, рачки ветвистоусые *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Sida crystallina* и веслоногие *Cyclops scutifer*, *Heterocope appendiculata*. Хирономиды представлены β-мезосапробными видами Chironominae – *Endochironomus impar*, *Chironomus tentans*, *Paratanytarsus lauterborni*. По совокупности показателей вода в озере сохраняет степень “умеренно загрязненной”.

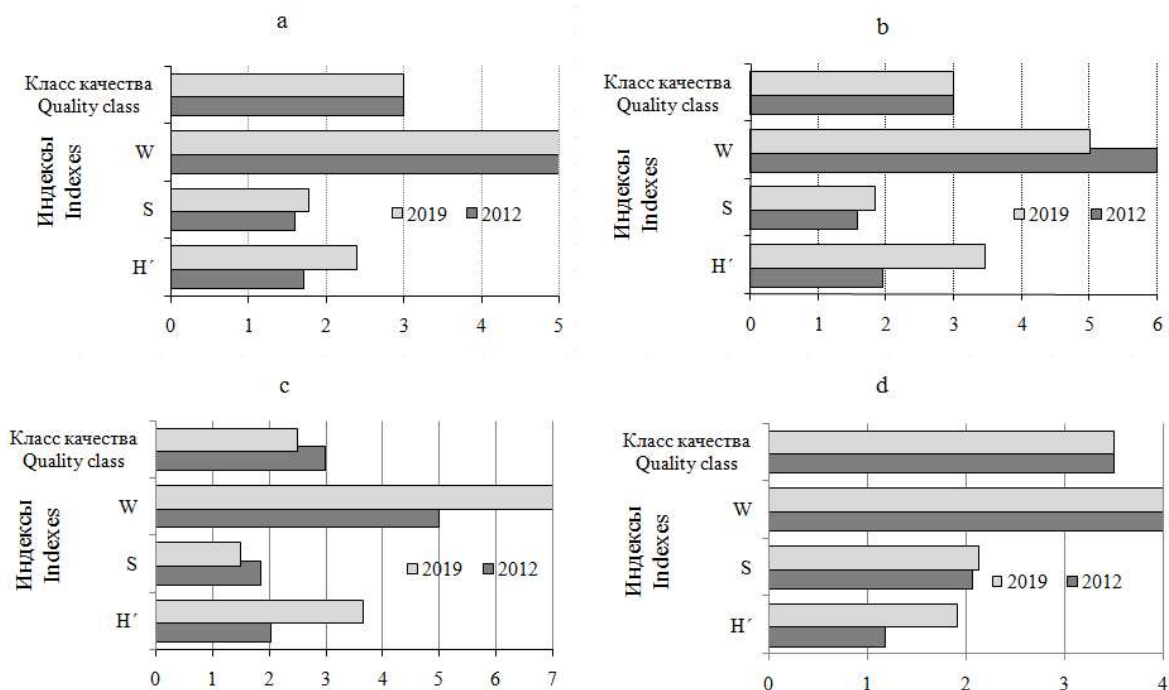
В зообентосе контрольного створа оз. Безымянное, расположенного вблизи нефтяных скважин Средне-Харьягинского месторождения, в 2019 г. существенно увеличилось биоразнообразие (с 1.9558 до 3.4656 бит/экз.). Таксономический состав включает 21 вид 15 семейств с доминированием циклопид – *Mesocyclops leuckarti*. Встречаются остракоды – индикаторы, реагирующие даже на слабое загрязнение водной среды. В тоже время повысилась средняя сапробность с закономерным снижением значения

биотического индекса в пределах β-мезосапробного уровня (рис. 3).

Из индикаторов чистых вод в обоих озерах встречаются о-β-мезосапробные виды Cladocera, а также веслоногие рачки холодных олиготрофных озер – *Heterocope appendiculata* и *Heterocope borealis*. В оз. Круглое отмечен ручейник *Limnephilus stigma*.

Принимая во внимание преобладание в обследованных водоемах олиго- и о-β-мезосапробных видов и отсутствие индикаторов сильного загрязнения (α-мезо- и полисапробов), вода озер по комплексу гидробиологических показателей оценивается как “умеренно загрязненная” (III класс).

Биоиндикационные показатели оз. Безымянное № 2 на территории Лекхарьягинского нефтяного месторождения отражают соответствие качества вод в 2019 г. о-β-мезосапробному уровню (рис. 3). Понижилась сапробность до  $S=1.51$ , а значение биотического индекса стало соответствовать “чистым водам”. Бентофауна представлена 22 видами (коловратки, олигохеты, пиявки, моллюски, ракообразные, личинки амфибионтных насекомых – поденок, жуков, ручейников, двукрылых) (табл.). Возросло биоразнообразие (с 2.0384 до 3.6606 бит/экз.), количество таксонов увеличилось с 7 до 17 с доминированием β-мезосапробных копепоид *Macrocyclus albidus* ( $D=41.7\%$ ). Однако, если в 2012 г. в рачковом комплексе по численности и разнообразию преобладали чувствительные к нефтяному загрязнению Cladocera, то в 2019 г. – Copepoda. Из индикаторов чистой воды отмечены коловратка *Polyarthra euryptera* и поденка *Centroptilum luteolum*. Качество воды в озере улучшилось до переходного II–III класса – “чистая–умеренно загрязненная”.



**Рис. 3.** Изменение значений биоиндикационных показателей в 2012, 2019 гг. в водоемах бассейна р. Лая: а – оз. Круглое, б – оз. Безымянное, с – оз. Безымянное № 2, д – ручей Безымянный № 3.

**Fig. 3.** Changes in the values of bioindication indexes in 2012, 2019 in water bodies in the Laya River basin: а – Krugloye Lake, б – Bezymyannoe Lake, с – Bezymyannoe № 2 Lake, д – Bezymyanny № 3 Stream.

По состоянию зообентосных сообществ явных последствий нефтяного загрязнения озер бассейна р. Лая не обнаружено, однако в ручье Безымянном № 3 сохраняется низкое качество воды. Несмотря на то, что в ручье видовое разнообразие донных гидробионтов возросло (с 1.175 до 1.910 бит/экз.) количественные показатели остались низкими (3.5 тыс. экз./м<sup>2</sup>). Зообентос представлен девятью видами пяти семейств – олигохеты, ветвистоусые и веслоногие рачки, личинки вислоккрылок и хирономид (см. таблицу). Доминируют хирономиды (D=74%). Качество воды водотока сохраняет промежуточное состояние – “умеренно загрязненная – загрязненная” (III–IV класс). Здесь отсутствует характерный для ручьев комплекс оксифильных видов (личинки ручейников, веснянок и др.) при доминировании хирономид загрязненных вод *Chironomus cingulatus* (α-р-сапробов).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Гидробиологические показатели рассмотренных тундровых озер печорского бассейна в границах нефтяных месторождений за 2012–2019 гг. существенных изменений не претерпели. Бентоценозы находятся в относительно стабильном состоянии. Наши результаты согласуются с данными других исследователей [Fefilova et al., 2012; Loskutova et al., 2015] об адаптационной устойчивости озерных

Эвтрофирование северных водоемов не всегда приводит к их деградации, особенно при умеренном загрязнении. На всех этапах сукцессии (от олиготрофного до эвтрофного) водная экосистема способна адаптироваться, изменяя структурно-функциональную организацию [Яковлев, 2005 (Yakovlev, 2005)]. В настоящее время зообентос озер, расположенных на территории нефтяных месторождений в бассейнах Колвы и Лаи, характеризуется невысоким, но относительно стабильным таксономическим разнообразием беспозвоночных – 9–20 таксонов ранга семейств и отрядов. Избыточное поступление нефтяных углеводородов приводит к повышению трофического статуса водоемов и изменению его таксономического состава с преобладанием устойчивых к загрязнению видов и выпадением чувствительных групп.

биоценозов при умеренном поступлении органических загрязнителей и возрастании разнообразия толерантных к загрязнителям донных организмов.

Состояние крупных озер в бассейне р. Колва за рассматриваемый период изменилось незначительно. Вода в оз. Нерчейты сохранилась на уровне III класса качества – “умеренно загрязненная” на фоне роста био-



разнообразия за счет увеличения качественного состава и численности хирономид. Вода оз. Колваты соответствует переходному классу качества III–IV (“умеренно-загрязненная–загрязненная”) со снижением видового разнообразия при выпадении низших ракообразных и ручейников.

Тундровым мелководным озерам свойственна естественная повышенная эвтрофность. В озерах бассейна р. Лая (оз. Безымянное, оз. Безымянное № 2) по численности и разнообразию стали преобладать более устойчивые к органическому загрязнению копеподы

при сокращении таксономического состава кладоцер, что свидетельствует об эвтрофировании этих водных объектов. Но по совокупности показателей вода озер Безымянное и Круглое сохраняет III класс качества “умеренно загрязненная”, а вода оз. Безымянное № 2 – улучшилась до II–III класса “чистая–умеренно загрязненная”. Низкое качество воды ручья Безымянного № 3 может быть вызвано не только антропогенными факторами, но и естественным фоном заболоченного водосбора. В целом состояние водных объектов сохраняет относительную стабильность.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брызгалов В.А., Третьяков М.В., Румянцев Е.В., Шестакова Е.Н., Муждаба О.В. Реки опорных зон Российской Арктики и их современное состояние // Проблемы Арктики и Антарктики. 2018. Т. 64, № 4. С. 365–379. DOI: 10.30758/0555-2648-2018-64-4-365-379
- Восстановление экосистем малых озер / отв. ред. В.Г. Дробкова, М.Я. Прыткова, О.Ф. Якушко. СПб.: Наука. 1994. 143 с.
- Дауэальтер В.А., Кашулин Н.А. Гидрохимия озер Большеземельской тундры // Метеорология и гидрология. 2017. № 8. С. 93–104.
- Захаров А.Б., Лоскутова О.А., Фефилова Е.Б., Хохлова Л.Г., Шубин Ю.П. Сообщества гидробионтов нефтезагрязненных акваторий бассейна реки Печора. Сыктывкар. 2011. 268 с.
- Израэль Ю.А. Арктика и экологически устойчивое развитие // Антропогенное воздействие на природу Севера и его экологические последствия / Под ред. Ю.А. Израэля и др. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 1999. С. 7–16.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Особенности водных биогеоценозов и методы их изучения // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука. 1975. С. 5–11.
- Николаев И.И. Определение качества вод озер по гидробиологическим показателям // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеиздат. 1981. С. 43–58.
- Новоселов А.П., Студенов И.И. Динамика современного состояния сиговых рыб в бассейне р. Печора // Труды ВНИРО. 2014. Т. 151. С. 141–150.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон. М.; СПб.: Товарищество науч. изданий КМК. 2010. 495 с.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос. М.; СПб.: Товарищество науч. изданий КМК. 2016. 457 с.
- Решетняк О.С., Кондакова М.Ю., Даниленко А.О., Косменко Л.С., Решетняк В.Н. Тенденции изменчивости химического состава речных вод европейской части арктической зоны России // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. 2019. № 1 (201). С. 86–94.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу поверхностных экосистем / под ред. В.А. Абакумова. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 318 с.
- Скопин А.Е. Современное состояние ихтиофауны реки Колвы в районе Харьягинского нефтегазового месторождения (Ненецкий автономный округ) // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров. 2012. № 1. С. 464–465.
- Собко Е.И., Манасыпов Р.М., Забелина С.А., Чупаков А.В., Чупакова А.А., Шорина Н.В. Состав и структура зоопланктона термокарстовых озер Большеземельской тундры (Ненецкий автономный округ) // Труды ИБВВ РАН. 2017. Вып. 79(82). С. 214–217. DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10051
- Тарасова О.Г., Карыгина Н.В. Зообентос русла Волги в условиях современного нефтяного загрязнения // Вестник Астраханского гос. тех. ун-та. Серия: Рыбное хозяйство. 2014. №3. С. 71–77.
- Фролова Л.А., Ибрагимова А.Г. Карцинологический анализ донных отложений озер Километровое и Котово Харьейской системы (Большеземельская тундра) // Тр. Карельского науч. центра РАН. 2015. № 5. С. 5–17. DOI: 10.17076/lim34
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения: в 2 кн. Кн. 1. М.: Наука. 2005. 280 с.
- Шихова Т.Г. Биоиндикация состояния нефтезагрязненных водоемов бассейна р. Колва // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: мат. IV Всерос. науч. конф. с междунар уч. Апатиты. 2012. С. 155–157.
- Яковлев В.А. Оценка качества поверхностных вод Кольского Севера по гидробиологическим показателям и данным биотестирования (практические рекомендации). Апатиты, 1988. 27 с.
- Яковлев В.А. Пресноводный зообентос северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика). Апатиты: Изд. Кольского НЦ РАН. 2005. Ч. 2. 145 с.

- Bakanov A.I. Assessment of water and sediment quality in fresh water bodies based on characteristics of benthic communities // *Russian Journal of Ecology*. 2004. Vol. 35. № 6. P. 417–420. DOI: 10.1023/B:RUSE.0000046980.42702.af
- Bryzgalov V.A., Ivanova I.M. Anthropogenic transformations of the hydrological state of rivers in the Russian Arctic // *Water Resources*. 2009. Vol. 36. № 3. P. 261–272. DOI: 10.1134/S0097807809030026
- Bryzgalov V.A., Kondakova M.Y., Nikanorov A.M., Reshetnyak O.S. Pollutant transport in large rivers of the European north and Siberia // *Water Resources*. 2015. Vol. 42. № 3. P. 322–330. DOI: 10.1134/S0097807815010091
- Fefilova E.B. The State of a River in Pechora Basin after an Oil Spill: Assessment of Changes in Zooplankton Community // *Water Resources*. 2011. Vol. 38, № 5. P. 637–649. DOI: 10.1134/S0097807811050058
- Fefilova E.B., Kononova O.N., Khokhlova L.G., Dubovskaya O.P. The Current State of Zooplankton in the Lake System of Bol'shezemel'skaya Tundra // *Inland Water Biology*. 2012. Vol. 5. № 4. P. 333–341. DOI: 10.1134/S1995082912040074
- Lapteva E.M., Loskutova O.A., Kholopov Y.V. Environmental state of a small northern river after an emergency discharge of oil products // *Water Resources*. 2019. T. 46. № 5. P. 738–747. DOI: 10.1134/S0097807819050130
- Loskutova O.A., Zelentsov N.I., Shcherbina G.K. Fauna of chironomids (Diptera, Chironomidae) of the Kolva River (Pechora basin) in conditions of oil pollution // *Inland Water Biology*. 2015. T. 8. № 3. P. 276–286. DOI: 10.1134/S1995082915030104
- Nazarova L.B., Self A.E., Brooks S.J., Solovieva N., Syrykh L.S., Dauvalter V.A. Chironomid fauna of the lakes from the Pechora River basin (East of European part of Russian Arctic): ecology and reconstruction of recent ecological changes in the region // *Contemporary Problems of Ecology*. 2017. Vol. 10. № 4. P. 350–362. DOI: 10.15372/SEJ20170403
- Rosenberg D.M. Freshwater biomonitoring and Chironomidae // *Neth. J. Aquat. Ecol.*, 1993. Vol. 26. № 2–4. P. 101–122.
- Vinogradov G.A., Berezina N.A., Lapteva N.A., Zharikov G.P. Use of structural characteristics of bacterio- and zoobenthos for assessing the quality of bottom deposits: case study of water bodies in the upper Volga basin // *Water Resources*. 2002. Vol. 29. № 3. P. 299–305. DOI: 10.1023/A:1015680329937
- Yakovlev V.A. Quality appraisal of surface waters on Fennoscandian territory // *Water Resources*. 2004. Vol. 31. № 3. P. 307–315. DOI: 10.1023/B:WARE.0000028701.88336.1a

## REFERENCES

- Bakanov A.I. Assessment of water and sediment quality in fresh water bodies based on characteristics of benthic communities. *Russian Journal of Ecology*, 2004, vol. 35, no. 6, pp. 417–420. doi: 10.1023/B:RUSE.0000046980.42702.af
- Bryzgalov V.A., Ivanova I.M. Anthropogenic transformations of the hydrological state of rivers in the Russian Arctic. *Water Resources*, 2009, vol. 36, no. 3, pp. 261–272. doi: 10.1134/S0097807809030026
- Bryzgalov V.A., Kondakova M.Y., Nikanorov A.M., Reshetnyak O.S. Pollutant transport in large rivers of the European north and Siberia. *Water Resources*, 2015, vol. 42, no. 3, pp. 322–330. doi: 10.1134/S0097807815010091
- Bryzgalov V.A., Tret'yakov M.V., Rummyantseva Ye.V., Shestakova Ye.N., Muzhdaba O.V. Reki opornykh zon Rossiyskoy Arktiki i ikh sovremennoye sostoyaniye [Rivers in the Russian Arctic support zones and their current status]. *Problemy Arktiki i Antarktiki* [Arctic and Antarctic Research], 2018, vol. 64, no. 4, pp. 365–379. [In Russian]. doi: 10.30758/0555-2648-2018-64-4-365-379
- Dauval'ter V.A., Kashulin N.A. Gidrokimiya ozer Bol'shezemel'skoy tundry [Hydrochemistry of Lakes in Bol'shezemel'skaya Tundra]. *Meteorologiya i gidrologiya* [Russian Meteorology and Hydrology], 2017, no. 8, pp. 93–104. [In Russian]
- Fefilova E.B. The State of a River in Pechora Basin after an Oil Spill: Assessment of Changes in Zooplankton Community. *Water Resources*, 2011, vol. 38, no. 5, pp. 637–649. doi: 10.1134/S0097807811050058
- Fefilova E.B., Kononova O.N., Khokhlova L.G., Dubovskaya O.P. The Current State of Zooplankton in the Lake System of Bol'shezemel'skaya Tundra. *Inland Water Biology*. 2012, vol. 5, no. 4, pp. 333–341. doi: 10.1134/S1995082912040074
- Frolova L.A., Ibragimova A.G. Kartsinologicheskiy analiz donnykh otlozheniy ozer Kilometrovoye i Kotovo Kharbeykoy sistemy (Bol'shezemel'skaya tundra) [Cladocera remains from sediments of Kilometrovoe and Kotovo Lakes, Kharbey system (Bolshezemelskaya tundra)]. *Tr. Karelskogo nauch. tsentra RAN*, 2015, no. 5, pp. 5–17. doi: 10.17076/lim34 [In Russian]
- Izrael' Yu.A. Arktika i ekologicheski ustoychivoye razvitiye [The Arctic and Environmentally Sustainable Development]. *Antropogennoye vozdeystviye na prirodu Severa i yego ekologicheskiye posledstviya* [Anthropogenic Impact on the Nature of the North and Its Environmental Consequences]. Apatity: Izd-vo KNTS RAN, 1999, pp. 7–16. [In Russian]
- Lapteva E.M., Loskutova O.A., Kholopov Y.V. Environmental state of a small northern river after an emergency discharge of oil products. *Water Resources*, 2019, vol. 46, no. 5, pp. 738–747. doi: 10.1134/S0097807819050130
- Loskutova O.A., Zelentsov N.I., Shcherbina G.K. 2015. Fauna of chironomids (Diptera, Chironomidae) of the Kolva River (Pechora basin) in conditions of oil pollution. *Inland Water Biology*, 2019, vol. 8, no. 3, pp. 276–286. doi: 10.1134/S1995082915030104
- Mordukhay-Boltovskoy F.D. Osobennosti vodnykh biogeotsenozov i metody ikh izucheniya [Features of aquatic biogeocenoses and methods of their study]. *Metodika izucheniya biogeotsenozov vnutrennikh vodoyemov*. M., Nauka, 1975, pp. 5–11. [In Russian]
- Nazarova L.B., Self A.E., Brooks S.J., Solovieva N., Syrykh L.S., Dauvalter V.A. Chironomid fauna of the lakes from the Pechora River basin (East of European part of Russian Arctic): ecology and reconstruction of recent ecological changes in the region. *Contemporary Problems of Ecology*, 2017, vol. 10, no. 4, pp. 350–362. doi: 10.15372/SEJ20170403

- Nikolayev I.I. Opredeleniye kachestva vod ozer po gidrobiologicheskim pokazatelyam [Determination of the water quality of lakes by hydrobiological indicators]. *Nauchnyye osnovy kontrolya kachestva poverkhnostnykh vod po gidrobiologicheskim pokazatelyam*. L., Gidrometeoizdat, 1981, pp. 43–58. [In Russian]
- Novoselov A.P., Studenov I.I. Dinamika sovremennogo sostoyaniya sigovykh ryb v bassejne r. Pechora [Dynamics of the current state of whitefish in the basin of the Pechora]. *Trudy VNIRO*, 2014, vol. 151, pp. 141–150. [In Russian]
- Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnykh vod Yevropeyskoy Rossii [Keys to zooplankton and zoobenthos of fresh waters in European Russia]. M.; SPb., Tova-rishchestvo nauch. izdaniy KMK, 2010, vol. 1. Zooplankton., 495 p. [In Russian]
- Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnykh vod Yevropeyskoy Rossii [Keys to zooplankton and zoobenthos of fresh waters in European Russia]. M.; SPb., Tovarishchestvo nauch. izdaniy KMK, 2016, vol. 2. Zoobentos, 457 p. [In Russian]
- Reshetnyak O.S. Kondakova M.YU., Danilenko A.O., Kosmenko L.S., Reshetnyak V.N. Tendentsii izmenchivosti khimicheskogo sostava rechnykh vod yevropeyskoy chasti arkticheskoy zony Rossii [Trends in the chemical composition of river waters of the European part of the Arctic zone, Russian Federation]. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Severo-Kavkazskiy region. Yestestvennyye nauki*, 2019, no. 1 (201), pp. 86–94. [In Russian]
- Rosenberg D.M. Freshwater biomonitoring and Chironomidae. *Neth. J. Aquat. Ecol.*, 1993, vol. 26, no. 2–4, pp. 101–122.
- Rukovodstvo po gidrobiologicheskomu monitoringu poverkhnostnykh ekosistem [Guidelines for hydrobiological monitoring of surface ecosystems]. SPb., Gidrometeoizdat, 1992, 318 p. [In Russian]
- Shikhova T.G. Bioindikatsiya sostoyaniya neftezagryaznennykh vodoyemov basseyna r. Kolva [Bioindication of the state of oil-contaminated water bodies of the Kolva River]. *Ekologicheskiye problemy severnykh regionov i puti ikh resheniya: mat. IV Vseros. nauch. konf. s mezhdunar uch. Apatity*, 2012, pp. 155–157. [In Russian]
- Shitikov V.K., Rozenberg G.S., Zinchenko T.D. *Kolichestvennaya gidroekologiya: metody, kriterii, resheniya* [Quantitative hydroecology: methods, criteria, solutions]: v 2 kn. M., Nauka, 2005, kn. 1, 281 p. [In Russian]
- Scopin A.Ye. Sovremennoye sostoyaniye ikhtiofauny reki Kolvy v rayone Khar'yaginskogo neftegazovogo mestorozhdeniya (Nenetskiy avtonomnyy okrug) [The current state of the ichthyofauna of the Kolva River in the area of the Kharyaga oil and gas field (Nenets Autonomous Okrug)]. *Sovremennyye problemy prirodopol'zovaniya, okhotovedeniya i zverovodstva*, 2012, no. 1, pp. 464–465. [In Russian]
- Sobko Ye.I., Manasypov R.M., Zabelina S.A., Chupakov A.V., Chupakova A.A., Shorina N.V. Sostav i struktura zooplanktona termokarstovykh ozer Bol'shezemel'skoy tundry (Nenetskiy avtonomnyy okrug) [Composition and structure of zooplankton in thermokarst lakes of Bolshezemelskaya tundra (Nenets Autonomous Okrug)]. *Trudy IBVV RAN*, 2017, vol. 79(82), pp. 214–217. doi: 10.24411/0320-3557-2017-10051 [In Russian]
- Tarasova O.G., Karygina N.V. Zoobentos rusla Volgi v usloviyakh sovremennogo neftyanogo zagryazneniya [Zoobenthos of the native riverbed of the Volga River in the conditions of the present oil]. *Vestnik Astrkhanskogo gos. tekhn. un-ta. Seriya: Rybnoye khozyaystvo* [Vestnik of Astrakhan State Technical University. Series: Fishing Industry]. 2014, no. 3, pp. 71–77. [In Russian]
- Vinogradov G.A., Berezina N.A., Lapteva N.A., Zharikov G.P. Use of structural characteristics of bacterio- and zoobenthos for assessing the quality of bottom deposits: case study of water bodies in the upper Volga basin. *Water Resources*, 2002, vol. 29, no. 3, pp. 299–305. doi: 10.1023/A:1015680329937
- Vosstanovleniye ekosistem malykh ozer [Restoration of ecosystems of small lakes]. SPb., Nauka, 1994, 143 p. [In Russian]
- Yakovlev V.A. Otsenka kachestva poverkhnostnykh vod Kol'skogo Severa po gidrobiologicheskim pokazatelyam i dannym biotestirovaniya (prakticheskiye rekomendatsii) [Evaluation of the surface water quality of the Kola North by hydrobiological indicators and biotesting data (practical recommendations)]. Apatity, 1988, 27 p. [In Russian]
- Yakovlev V.A. Quality appraisal of surface waters on Fennoscandian territory. *Water Resources*, 2004, vol. 31, no. 3, pp. 307–315. doi: 10.1023/B:WARE.0000028701.88336.1a
- Yakovlev V.A. *Presnovodnyy zoobentos severnoy Fennoskandii (raznoobraziye, struktura i antropogennaya di-namika)* [Freshwater zoobenthos of northern Fennoscandia (diversity, structure and anthropogenic dynamics)]. Apatity, Izd. Kol'skogo NTS RAN, 2005, kn. 2, 145 p. [In Russian]
- Zakharov A.B., Loskutova O.A., Fefilova Ye.B., Khokhlova L.G., Shubin Yu.P. *Soobshchestva gidrobiontov neftezagryaznennykh akvatoriy basseyna reki Pechora* [Communities of hydrobionts of oil-polluted waters of the Pechora River basin]. Syktyvkar, 2011, 268 p. [In Russian]

## ZOOINDICATION OF WATER BODIES WITHIN PETROLEUM INDUSTRIAL TERRITORIES OF THE BOLSHEZEMELSKAYA TUNDRA

T. G. Shikhova<sup>1</sup>, A. E. Scopin<sup>1,2</sup>, R. G. Bolshakov<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming,  
610020, Kirov, 79 Preobrazhenskaya St., e-mail: biota.vniioz@mail.ru

<sup>2</sup>ООО “Econord”, 166000, Naryan-Mar, 37 Lenin St.

Intensive development of the oil and gas industry and accidents on oil pipelines become the reason of the environmental tension in the Pechora River basin (Nenets Autonomous District). Data on changes in water quality in five lakes and a small watercourse in the territory of oil fields of the Bolshezemelskaya tundra are presented. The bioindication indices (Berger-Parker (D), Shannon biodiversity (H'), Woodiwiss (W), Pantle-Buck (S), Ba-

lushkina ( $K_{ch}$ ) were applied. The assessment of the state of water bodies in the Kolva River Basin (large lakes - Kolvaty and Nercheity), in the Laya River Basin (shallow lakes - Krugloye, Bezmyannoe 1, Bezmyannoe 2, stream) was done. The 28 samples of zoobenthos was processed by the standard method in July 2012 and 2019. A low diversity of benthic invertebrates was revealed for 5–20 taxa of the rank of families and orders. During the considered period, the changes have occurred in the structure and composition of the zoobenthos of water bodies. In 2019, the species diversity decreased in Kolvaty Lake ( $H' < 2$ ). There are no species of the crustacean complex (*Monoporeia affinis*, *Mesocyclops leuckarti*, *Heterocope borealis*) and larvae of Trichoptera. Only Sphaeriidae and Chironomidae with a predominance of *Psectrocladius psilopterus* ( $D = 55\%$ ) were recorded. The species diversity in Nercheity Lake increased ( $H' > 2$ ) with a change in the dominant taxa: the larvae of the chironomids *Ablabesmyia monilis* ( $D = 44\%$ ) were found in 2012, the lower crustaceans ( $D = 47–51\%$ ) - in 2019. However, according to the totality of hydrobiological indicators, the quality of water in the lakes of the Kolva River Basin in 2019 compared to 2012 did not change significantly. The quality of water in the Krugloye and Bezmyannoe 1, Bezmyannoe 2 lakes (the Laya River Basin) has improved that is confirmed by a significant increase of species diversity. The most characteristic groups of benthic communities in these lakes are lower crustaceans (Cladocera, Copepoda, Ostracoda) and Chironomidae. The indicators of clean waters are  $\alpha$ - $\beta$ -mesosaprobic species Cladocera, Copepoda *Heterocope appendiculata*, *Heterocope borealis* (in the oligotrophic lakes), caddisfly *Limnephilus stigma* (in the Krugloe Lake), rotifer *Polyarthra euryptera* (in the Bezmyannoe 2 Lake), mayfly larvae *Centroptilum luteolum*. More resistant to organic pollution Copepoda began to prevail in abundance and diversity in Bezmyannoe 1 and Bezmyannoe 2 lakes, with a decrease in the taxonomic composition of Cladocera, which indicates the eutrophication of these water bodies. In most lakes, the water corresponds to the III quality class ("moderate pollution"), but in the Kolvaty lake and in the Bezmyanny stream (the Laya River basin) was recorded the biogenic pollution. Totally, insignificant taxonomic changes in zoobenthos structure took place in the lakes and the state of water bodies of the surveyed tundra remains relatively stable.

**Keywords:** zoobenthos, water quality, tundra lakes, Kolva River, Laya River

---

# ПАМЯТИ НАШИХ КОЛЛЕГ

---





**ПАМЯТИ ВЛАДИМИРА БОРИСОВИЧА ВЕРБИЦКОГО**  
(1952–2020)

17 декабря 2020 г. ушел из жизни доктор биологических наук, заведующий лабораторией экспериментальной экологии Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН Владимир Борисович Вербицкий.

Владимир Борисович родился 24 апреля 1952 г. в г. Днепропетровске. После окончания школы служил в войсках Западного пограничного округа. Затем, после обучения на подготовительных курсах, поступил в Днепропетровский государственный университет, который закончил в 1978 г., получив диплом с отличием. Свою научную деятельность Владимир Борисович начал в Горьковской лаборатории ГосНИОРХ, где работал на должности младшего научного сотрудника (1978–1981 гг.). С 1981 по 1984 гг. он обучался в аспирантуре ВНИИ прудового рыбного хозяйства и, закончив ее, поступил на работу в Институт биологии внутренних вод РАН (Борок). В 1985 г. Владимир Борисович успешно защитил кандидатскую диссертацию на тему “Биолого-продукционная характеристика и эколого-физиологические аспекты культивирования *Bosmina longirostris* O.F. Müller как стартового корма для личинок рыб”. В область научных интересов Владимира Борисовича входило изучение популяционных, физиологических и поведенческих реакций водных беспозвоночных на действие абиотических и антропогенных факторов среды; термобиология гидробионтов; биология и экология инвазионных видов; разработка методов отбора и введения в аквакультуру новых видов организмов. В 2011 г. состоялась защита его докторской диссертации “Температурный оптимум, преферендум и термотолерантность пресноводных ракообразных (Cladocera, Isopoda, Amphipoda)”. Владимир Борисович увлеченно и плодотворно работал. Его работы были поддержаны грантами РФФИ, ФЦП “Биоразнообразие” и ФЦП “Интеграция”. Он автор более 70 научных публикаций. Его статьи публиковались в высокорейтинго-

вых российских и зарубежных журналах. На протяжении 17 лет (с 2003 г.) В. Б. Вербицкий возглавлял лабораторию экспериментальной экологии ИБВВ РАН.

Помимо работы в Институте, Владимир Борисович много времени посвящал преподавательской деятельности и экологическому образованию студентов и школьников. Он был одним из организаторов системы экологического образования в г. Рыбинске и Рыбинском районе и Муниципального учебного центра “Эколог” (п. Борок). Он участвовал в проведении летних экологических школ-лагерей для школьников региона. Владимир Борисович разработал авторскую программу и курс лекций по экологии для классов углубленного изучения экологии в средних школах и написал учебное пособие “Основы биоэкологии”. На протяжении ряда лет он преподавал курс экологии в межшкольных классах углубленного изучения биологии и экологии Рыбинского естественно-научного экологического центра и проводил учебную практику по зоологии водных организмов и биомониторингу у студентов Международного университета г. Дубны. Владимир Борисович с удовольствием работал с детьми, передавая им экологические знания. Он автор замечательной научно-популярной книги “Подзеркалье или таинственный мир водоема”.

Владимир Борисович был творческим человеком. Трудно назвать область, в которой не проявился бы его талант. Он писал стихи, увлекался художественной фотографией, издавал образовательные и популярные книги. Многие жители Борка помнят замечательные календари с его фотоработами.

Владимир Борисович был веселым, жизнерадостным и отзывчивым человеком, от которого исходило внутреннее душевное тепло. Он был прост и открыт в общении, одинаково доброжелателен со всеми людьми независимо от их положения в обществе и возраста. Владимир Борисович был разносторонним собеседником и верным другом, добрым и любящим мужем, отцом и дедушкой.

Светлая память о Владимире Борисовиче Вербицком навсегда сохранится в сердцах тех, кому довелось с ним общаться, а его научные работы долгие годы будут востребованы гидробиологами.

*Коллеги и друзья*



## **CORRIGENDUM**

### **СООБЩЕСТВА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЗАРОСЛЕЙ МАКРОФИТОВ РАЗНОТИПНЫХ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ**

**К. Н. Ивичева, А. С. Комарова, Е. В. Угрюмова, И. В. Филоненко**

Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 2021. Вып. 94(97).  
С. 94–104.

В статье обнаружена ошибка.

В разделе “БЛАГОДАРНОСТИ” текст “Работа выполнена в рамках государственного задания ИБВВ РАН (АААА-А18-118012690106-7). Авторы благодарят Д. А. Филиппова (ИБВВ РАН) за ценные советы при подготовке статьи.”

следует читать:

“Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБНУ "ГосНИОРХ" № 076-00005-18-00 и государственного задания ИБВВ РАН (АААА-А18-118012690106-7). Авторы благодарят Д. А. Филиппова (ИБВВ РАН) за ценные советы при подготовке статьи.”

Научное издание

**Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,  
вып. 95(98), 2021 г.**

*Рекомендуемый вариант цитирования статей:*

... // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 2021, Вып. 95(98). С. ...

*Recommended option for citing articles:*

... // Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, 2021. Is. 95(98). P. ...

Подписано в печать 20.09.2021. Формат 60×90 1/8.

Усл. печ. л. 12,25. Заказ № 21179. 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)