

УДК 574.58:592 (282.247.114)

СООБЩЕСТВА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В СЕРОВОДОРОДНЫХ ИСТОЧНИКАХ КРАЙНЕГО СЕВЕРА (БАССЕЙН Р. УСА, РОССИЯ)

О. А. Лоскутова¹, О. Н. Кононова¹, Т. А. Кондратьева²,
Е. Б. Фефилова¹, М. А. Батурина¹, А. А. Кудрин¹, Ю. С. Рафикова¹

¹ Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, Сыктывкар, Россия

² Управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды Республики Татарстан, Казань, Россия

В конце июля 2018 г. исследованы химический состав воды и донные сообщества двух сероводородных источников в бассейне ручья Иска-Шор (левого притока р. Уса), а также зообентос и зоопланктон р. Уса в зоне впадения ручья. Вода в источниках отличалась от воды контрольного участка многократным превышением концентрации ионов хлора, натрия, кальция, сульфат-ионов, а также содержанием органических веществ, тяжелых металлов и ряда микроэлементов. Температура воды не превышала +6 °С. Численность и биомасса зообентоса источников были низкими. В составе зообентоса обнаружен 31 таксон беспозвоночных. Количественно доминировали личинки хирономид и гарпактикоиды. Хирономиды отличались наибольшим разнообразием и в ручье были представлены 20 таксонами, из них непосредственно в источниках обнаружено 17. Наиболее многочисленным был *Tanytarsus verralli* Goetghebuer, 1928. Кроме хирономид зарегистрированы и другие семейства двукрылых, а также нематоды, остракоды, ветвистоусые раки, личинки поденок, веснянок и ручейников первой возрастной стадии. На исследованных участках реки разнообразие планктонных и бентосных животных, как и состав доминирующих видов, варьировали незначительно. В донной фауне реки по численности преобладали виды хирономид из подсемейства хирономин: *Tanytarsus verralli*, *Cladotanytarsus (Cladotanytarsus) mancus* (Walker, 1856) и *Polypedilum (Pentapedilum) exsectum* (Kieffer, 1916). В составе зообентоса ниже устья ручья наблюдалось снижение доли круглых червей и увеличение доли циклопов и водяных клещей. В доминантном комплексе зоопланктона вниз по течению отмечено снижение роли коловратки *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1832 и увеличение доли ветвистоусых раков рода *Bosmina*. Непосредственно в зоне влияния минеральных вод в биомассе планктона возросло значение крупной эвпланктонной коловратки *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850 и веслоногих рачков *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857), а также численности и биомассы ювенильных форм *Cyclopoidea*. В результате проведенных исследований расширено представление об адаптивных возможностях беспозвоночных, а также об экологии водных сообществ, формирующихся в экстремальных условиях среды.

Ключевые слова: гидрохимия; зообентос; зоопланктон; биоразнообразие; адаптации; сульфидные воды; экстремальные условия; крайнесеверная тайга.

O. A. Loskutova, T. A. Kondratjeva, O. N. Kononova, E. B. Fefilova, M. A. Baturina, A. A. Kudrin, Yu. S. Rafikova. INVERTEBRATE COMMUNITIES IN HYDROGEN SULFIDE SPRINGS IN THE HIGH NORTH (USA RIVER CATCHMENT, RUSSIA)

In late July 2018, we studied the chemical composition of the water and benthic communities in two hydrogen sulfide springs in the catchment of the Iska-Shor Creek (left-hand tributary of the Usa River), as well as zoobenthos and plankton in the Usa River around the creek's mouth. Compared to the reference site, water in the springs contained manyfold higher concentrations of chlorine, sodium, calcium, sulfate ions, and differed in the content of organic matter, heavy metals, and several micro elements. Water temperature did not exceed +6 °C. Zoobenthos abundance and biomass was low, comprising 31 taxa of invertebrates. Chironomid larvae and harpacticoids prevailed. Chironomids were the most diverse group in the creek – 20 taxa, of which 17 were found directly in the springs. *Tanytarsus verralli* Goetghebuer, 1928 was the most numerous species. Apart from chironomids, we found nematodes, ostracods, cladocerans, first instar larvae of mayflies, stoneflies and caddisflies, and others Dipteran families. The diversity of planktic and benthic invertebrates, and the set of dominant species showed little variation among the sites surveyed in the Usa River. The dominants in terms of abundance in the river's benthic fauna were chironomid species from the subfamily Chironomini: *Tanytarsus verralli*, *Cladotanytarsus* (*Cladotanytarsus*) *mancus* (Walker, 1856), and *Polypedilum* (*Pentapedilum*) *exsectum* (Kieffer 1916). The share of roundworms decreased and the share of cyclops and water mites increased in the zoobenthos of the river downstream from the mouth of the creek. Among zooplankton dominants, the abundance of *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1832 decreased and the share of Cladocera from the genus *Bosmina* increased downstream the river. Inside the area directly affected by the mineral water springs, we found a high abundance of euplanktic rotifers *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850 and copepods *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857), as well as an increased abundance of juvenile Cyclopoida. The studies have expanded our knowledge of the adaptive capabilities of invertebrates, and the ecology of aquatic communities forming in this extreme environment.

Key words: hydrochemistry; zoobenthos; zooplankton; biodiversity; adaptation; sulfide waters; extreme environments; northernmost taiga.

Введение

Сероводородные источники – одна из форм экстремальных местообитаний, обнаруженных в водных экосистемах мира. Недостаток кислорода в сочетании с наличием сероводорода в воде сильно влияет на видовой состав сообществ, метаболические и репродуктивные процессы видов, поэтому сероводород токсичен для аэробных организмов даже в малых концентрациях [Oseid, Smith, 1974; Константинов, 1986; Bagarinao, 1992; Grieshaber, Völkel, 1998; Plath et al., 2007; Greenway et al., 2014]. Благодаря своей способности растворять липиды H_2S свободно проникает в клетки сквозь мембраны [Reiffenstein et al., 1992]. Сероводород естественного происхождения можно обнаружить в различных водных местообитаниях. Он продуцируется в бескислородных отложениях болот и маршей, а нарушение донных осадков приводит к высокой, но часто изменяющейся во времени концентрации сероводорода в толще воды [Muzyer, Stams, 2008]. Высокие и устойчивые концентрации H_2S могут встре-

чаться в водных средах, связанных с нефтяными месторождениями и геотермальной активностью [Van Dover, 2000]. H_2S наиболее распространен в морских экосистемах, поэтому адаптации беспозвоночных к богатым сульфидными водам изучены в большей степени применительно к морским и зависят в разных таксономических группах от поведения, физиологии и морфологических модификаций [Greenway et al., 2014].

В подземных пещерах по всему миру широко представлены также сульфидные ручьи. Установлено, что богатые сероводородом подземные воды населяют около 40 видов беспозвоночных, включая коловраток, плоских червей, нематод, пиявок, моллюсков, ракообразных и других [Summers, 2007]. Замечено, что некоторые сульфидные пещеры отличаются высоким уровнем эндемизма беспозвоночных.

Сероводородные источники в основном привлекают внимание микробиологов, так как бактерии и редуцирующие серу микробы составляют основу бактериальных матов [Overmann, van Gemerden, 2000]. Биоразнообразие

бактерий, населяющих сульфидные экосистемы, их физиология довольно хорошо изучены [Barton, Fauque, 2009].

Сведения о беспозвоночных пресных поверхностных вод с высоким содержанием H_2S немногочисленны. Показано, что сообщества макробеспозвоночных существенно менее разнообразны в сульфидных источниках, чем в сопредельных несulfидных местообитаниях [Greenway et al., 2014]. Доминируют в них двукрылые, преимущественно хирономиды, составляющие более 98 % всех особей, собранных в таких ручьях. Хирономиды известны своей толерантностью к гипоксии [Walshe, 1948; Connolly et al., 2004], особенно виды трибы Chironomini в состоянии противостоять неблагоприятным окружающим условиям. В ручьях Северной Америки для сульфидных вод указаны по нескольку видов двукрылых из семейств Ephydriidae, Psychodidae, Stratiomyidae; в Израиле и на Камчатке (Россия) – сем. Syrphidae [Greenway et al., 2014]. Личинки двукрылых обитают и питаются в бактериальных матах сульфидных ручьев, взрослые насекомые там не только питаются, но и размножаются. В литературе упоминается, что кроме двукрылых в сульфидных ручьях могут присутствовать гастроподы, клопы (Мексика) и ручейники (США) [Greenway et al., 2014]. Среди веслоногих раков известно немало видов, освоивших условия широкого диапазона солености воды с различным ионным составом, а также подземные воды и ключи в условиях пониженного содержания кислорода [Рылов, 1948]. Однако о составе видов веслоногих раков, обитающих при высоких концентрациях сероводорода, имеются лишь единичные указания. Так, в своей фундаментальной эколого-фаунистической сводке по Cyclozoidea СССР В. М. Рылов [1948] упоминает о находке в серных источниках Франции и придонном слое пруда с наличием сероводорода в окрестностях Москвы *Eucyclops serulatus* (Fischer, 1851). *Cyclops strenuus* Fischer, 1851 и *C. insignis* Claus, 1857 также способны жить некоторое время в присутствии H_2S .

В России донные сообщества изучались в солонатоводных карстовых озерах Среднего Поволжья, донные отложения в которых представлены преимущественно черными илами с запахом сероводорода разной степени [Уникальные..., 2001]. По видовому разнообразию здесь преобладали хирономиды (61 таксон), моллюски (34), олигохеты (24) и водные жуки (21). Для озер с повышенной концентрацией сероводорода отмечена более бедная фауна, чем для пресных карстовых водоемов региона. Установлено практически полное от-

сутствие водных насекомых непосредственно в зоне выхода сульфатных вод на поверхность и наличие в них лишь некоторых их видов при заилинии и активном выделении сероводорода. Этот факт заставляет предполагать, что разгрузочные воды еще более непригодны для жизни водных насекомых, чем насыщенная сероводородом среда полисапробных микроводоемов [Уникальные..., 2001].

Сероводородные воды различного состава и степени минерализации широко развиты в пределах всего Предуральяского прогиба [Митюшева, 2010]. Уникальными водными объектами Крайнего Севера являются многочисленные сероводородные источники комплексного заказника «Адак». Предыдущими исследованиями в этом заказнике были охвачены гидрохимический состав, диатомовые водоросли [Стенина, Вавилова, 2009] и особые биогеосистемы – водорослево-бактериальные маты ручья Иска-Шор [Митюшева, 2010]. Все проведенные исследования водных экосистем комплексного (ландшафтного) заказника «Адак», в том числе сероводородных источников, обобщены в монографии [Биологическое..., 2015]. Водные беспозвоночные на территории заказника ранее не изучались.

Цель наших исследований – охарактеризовать фауну беспозвоночных сероводородных источников, дать количественную оценку их населения и выявить изменение в составе водных организмов в русле реки ниже впадения сероводородного ручья по сравнению с фоновыми участками.

Материалы и методы

В конце июля 2018 г. исследован зообентос двух сероводородных источников в бассейне ручья Иска-Шор – левого притока р. Уса (66°28' с. ш. 59°34' в. д.). Кроме источников пробы зообентоса отобраны на участке ручья в 6 км от устья, выше всех зон разгрузки, выбранном в качестве контрольного, и в нижнем течении ручья. В русле р. Уса отобраны пробы зообентоса и зоопланктона выше и ниже устья ручья. Ручей Иска-Шор длиной около 10 км берет начало из болота в 6 км выше источников и формируется в значительной степени их водами. Воды до места впадения источников прозрачные, ниже – окрашены в молочно-белый цвет, обладают сильным запахом сероводорода. Ручей имеет ширину 1–5 м и глубину не более 1,5 м. На дне ручья наблюдается липкая беловато-желтая пленка, легко отделяющаяся и покрывающая черный ил. В воде тянутся белые «космы». Долина ручья местами сужа-

ется известковыми скалами, образуя ущелье, но большей частью заболочена. Всего существует пять зон выхода подземных сульфидных вод на поверхность (зон разгрузки), детально описанных в монографии [Биологическое..., 2015]. Из них нами исследованы две зоны разгрузки, условно названные «источник 1», расположенный в нижнем участке долины ручья на расстоянии 1,5 км от устья (первая и вторая зоны разгрузки), и «источник 2», находящийся за скальным выступом на левом берегу ручья на расстоянии 2,5 км от устья (третий выход сероводородных вод). Серный источник 1 состоит из нескольких небольших озерков без течения, поросших по берегам осокой и хвощом. Дно каменистое, покрытое водорослями, листовым опадом и песком. Фонтанирующие струи источника 2 образуют мелководный ручеек длиной 10 м и глубиной 10 см, вытекающий из-за скал. Дно каменистое, сплошь покрыто белыми хлопьями. Температура воды в источниках была низкой, +5,6...+5,7 °С (табл. 1).

На контрольном участке ручья, расположенном выше источников, хорошо развита водная растительность, многочисленны шаровидные колонии сине-зеленых водорослей, детрита мало. Температура воды 11,4 °С, течение слабое. Вода в устье ручья значительно теплее, чем в источниках, – 13,8 °С. Грунт каменистый с песком, детрита и листового опада почти нет. Вода в р. Уса была прогрета до 23,3 °С.

Пробы зообентоса отбирали скребком и промывали через сито с ячейей 0,23 мм, фиксировали 4%-м раствором формальдегида и разбирали в лабораторных условиях под биноклем МБС-10. Пробы зоопланктона отбирали в поверхностном слое воды посредством фильтрации 50 л воды через планктонную сеть, фиксировали 4%-м раствором формальдегида. Камеральную обработку проводили по стандартной методике [Ривьер, 1975]. Всего собрано и проанализировано 10 проб зообентоса и 10 проб зоопланктона. При обработке гидробиологических проб определяли видовой состав организмов, их численность и биомассу.

Определение количественного химического состава вод выполнено по аттестованным методикам измерений в экоаналитической лаборатории Института биологии Коми НЦ УрО РАН.

Результаты

Гидрохимия

На контрольном участке ручья Иска-Шор минерализация воды была низкая (0,2 г/дм³), реакция водной среды щелочная, вода прозрач-

ная, без запаха, удельная электропроводность невысокая (табл. 1). Состав основных ионов гидрокарбонатно-кальциевый. В источниках состав воды сульфатно-хлоридный гидрокарбонатно-натриевый; удельная электропроводность была выше контроля в 7 раз (табл. 1). Источники отличались от контроля превышением во много раз концентрации ионов хлора, натрия, кальция, сульфат-ионов, а также по содержанию органических веществ, тяжелых металлов и ряда микроэлементов, таких как стронций, бор, мышьяк (табл. 2). Воды сероводородных источников относятся к солоноватым с минерализацией 1,13–1,16 г/дм³, слабощелочным и характеризуются как β-мезогалинные солоноватые [Протасов, 2011].

Зообентос

Видовой состав. В составе зообентоса ручья Иска-Шор обнаружено 17 групп гидробионтов. Хирономиды были представлены 20 таксонами (табл. 3). Источник 1 отличался наибольшим их разнообразием (14 видов), в источнике 2 обнаружено всего 4 вида (табл. 3). Общим для сероводородных источников являлся лишь один вид *Metriocnemus (Metriocnemus) albolineatus* (Meigen, 1818). Самыми многочисленными в источнике 1 были три вида: *Cricotopus (Isocladius) trifasciatus* (Meigen, 1810), *C. (Cricotopus) bicinctus* (Meigen, 1818) и *Tanytarsus verralli* Goetghebuer, 1928, последний был также массовым в р. Уса. Из других двукрылых в источнике 2 в небольших количествах встречены личинки семейств Empididae, Limoniidae, Psychodidae.

Кроме двукрылых в источниках обитали ювенильные личинки веснянок Capniidae, поденок Baetidae и ручейников сем. Limnephilidae. На скалах у источника 2 обнаружены экзувии веснянок рода *Isoperla*. На контрольном участке найдено имаго ручейника *Limnephilus sarsus* (Curtis, 1834).

В сероводородных источниках на ручье Иска-Шор при повышенной минерализации немаловажную роль в донных сообществах играли также веслоногие раки (табл. 4). В одной из проб мы наблюдали присутствие в массе (в одной пробе 94 особи) единственного из копепод вида – *Bryocamptus pygmaeus* (Sars G. O., 1863) (табл. 3), причем в пробе преобладали самки с яйцевыми мешками, однако присутствовали и самцы. Кладоцеры в источнике 1 представлены одним видом – *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller, 1785), который составил здесь 52 % от всех ракообразных.

В источниках наблюдалось существенное развитие нематод, численность которых дости-

Таблица 1. Гидрохимическая характеристика ручья Иска-Шор (мг/дм³)

Table 1. Hydrochemical characteristics of the Iska-Shor Creek (mg/dm³)

Место отбора проб Sampling sites	t, °C	pH	Состав основных ионов Composition of basic ions								Общая минерализация, мг/дм ³ General mineralization, mg/dm ³	Удельная электропроводность, мкС/см Electrical conductivity, µs/cm
			HCO ₃ ⁻	Cl ⁻	SO ₄ ⁻²	Ca ²⁺	Mg ²⁺	K ⁺	Na ⁺	Mn ²⁺		
Контроль Control	11,4	7,56	142	4,1	4,0	28	9,4	0,44	4,4	1,1	193,4	241
Источник 1 Spring 1	5,7	7,19	221	280	210	117	28	5,8	200	70	1131,8	1670
Источник 2 Spring 2	5,6	7,20	190	340	230	125	29	8,4	220	21	1163,4	1860

Таблица 2. Состав органических и биогенных веществ ручья Иска-Шор (мг/дм³)

Table 2. Composition of organic and biogenic substances of the Iska-Shor Creek (mg/dm³)

Место отбора проб Sampling sites	Окисляемость Oxidability		S _{общ.} S _{ген.}	P _{общ.} P _{ген.}	Si	Микроэлементы Microelements		
	ПО PI	ХПК COD				Sr	B	As
Контроль Control	7,0	21	1,3	<0,020	3,9	106	9	<0,50
Источник 1 Spring 1	8,3	23	70	0,050	6,2	1889	350	1,4
Источник 2 Spring 2	2,24	9,3	77	<0,020	5,6	2200	380	2,2

гала 1,4–2,0 тыс. экз./м². Обнаружены круглые черви, относящиеся к семи родам, из которых количественно доминировали представители рода *Tobrilus* (табл. 3). Около 40 % всей численности нематод составили они и в р. Уса как выше, так и ниже впадения ручья Иска-Шор.

Олигохеты непосредственно в источниках не обнаружены; на контрольном участке ручья встречен лишь один вид из рода *Chernosvitoviella*, а в устье ручья – два таксона (*Propappus volki* и черви из сем. Enchytraeidae). Наиболее разнообразен состав видов олигохет в р. Уса в точке, расположенной выше устья ручья Иска-Шор (табл. 3). Здесь отмечено семь таксонов, наибольшей численностью отличались виды, широко распространенные в северных реках, предпочитающие песчаные или заиленно-песчаные грунты с камнями, низкую температуру воды: *Nais alpina*, *Propappus volki*, *Pristina aequiseti*, молодь *Tubificidae* sp.

Структура. На всех исследованных участках ручья как по численности, так и по биомассе доминировали личинки хирономид, составляя до 47,9 % по численности (в источнике 2) и до 98,6 % по биомассе в устье ручья (табл. 4). В сероводородных источниках значительного развития достигали также нематоды. На контрольном участке существенна по численности и биомассе доля личинок поденок (соответ-

венно 10 и 33 %) и по численности – доля остракод (8,3 %). Источник 2 отличается от источника 1 массовым развитием гарпактицид; здесь также встречены в незначительном количестве другие семейства двукрылых кроме хирономид, отсутствующие на других участках, за исключением толкунчиков (*Empididae*) в р. Уса.

Количественные характеристики. Зообентос сероводородных источников отличался низкой биомассой, не превышающей 0,6 г/м² (табл. 4). Численность его формировалась за счет личинок хирономид, нематод и (в источнике 2) гарпактицид. Контрольный участок на ручье Иска-Шор характеризовался еще более низким развитием зообентоса, чем источники, однако в устье ручья по количественным характеристикам бентос намного богаче (табл. 4), особенно в отношении биомассы, которая превышает среднюю биомассу источников в 8 раз. Биомасса зообентоса р. Уса была низкой, что отмечалось и ранее для песчано-гравийных грунтов этого участка реки [Зверева, 1962].

Зоопланктон

Всего на исследованном отрезке р. Уса найдено 28 видов и форм планктонных организмов, в том числе коловраток – 17 (61 %), ветвистоусых раков – 8 (29 %) и веслоногих – 3 (11 %) (табл. 3).

Таблица 3. Список беспозвоночных из проб зообентоса и зоопланктона

Table 3. List of invertebrates from the zoobenthos and zooplankton samples

Таксон Taxon	Руч. Иска-Шор Iska-Shor Creek				Р. Уса Usa River		
	Контроль Control	Источник 1 Spring 1	Источник 2 Spring 2	Устье Mouth	Выше устья ручья Above the Creek	У устья ручья Near the Creek mouth	Ниже устья ручья Below the Creek
ROTIFERA							
Notommatidae							
<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrenberg, 1832)	*	*	*	*	+	-	+
<i>C. catellina</i> (Müller, 1786)	*	*	*	*	+	-	-
Gastropodidae							
<i>Gastropus hyptopus</i> (Ehrenberg, 1838)	*	*	*	*	+	+	-
<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty, 1850	*	*	*	*	+	-	-
Synchaetidae							
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg, 1832	*	*	*	*	-	+	-
Asplanchnidae							
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	*	*	*	*	+	+	+
Lecanidae							
<i>Lecane</i> (s. str.) <i>luna</i> (Müller, 1776)	*	*	*	*	-	-	+
<i>L. (M.) lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	*	*	*	*	+	+	+
Trichotriidae							
<i>Trichotria pocillum</i> (Müller, 1776)	*	*	*	*	+	-	-
<i>T. truncata</i> (Whitelegge, 1889)	*	*	*	*	-	+	-
Euchlanidae							
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	*	*	*	*	+	+	+
Brachionidae							
<i>Brachionus quadridentatus</i> Hermann, 1783	*	*	*	*	-	-	+
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	*	*	*	*	+	-	-
<i>K. quadrata</i> (Müller, 1786)	*	*	*	*	+	-	-
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)	*	*	*	*	+	-	-
Filiniidae							
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	*	*	*	*	+	+	+
Bdelloidea n/det	*	*	*	*	+	+	-
NEMATODA							
<i>Tobrilus</i> sp.	-	+	+	-	+	*	+
<i>Mononchus</i> sp.	-	+	+	-	+	*	+
<i>Eudorylaimus</i> sp.	-	+	+	-	-	*	-
<i>Dorylaimus</i> sp.	-	-	+	-	+	*	+
<i>Plectus</i> sp.	-	-	+	-	+	*	+
<i>Tripula</i> sp.	-	-	+	-	-	*	-
<i>Achromadora</i> sp.	-	+	-	-	-	*	-
OLIGOCHAETA						*	
<i>Chaetogaster diastrophus</i> (Gruithuisen, 1828)	-	-	-	-	-	*	+
<i>Nais alpina</i> Sperber, 1948	-	-	-	-	+	*	+
<i>N. barbata</i> Müller, 1774	-	-	-	-	+	*	+
<i>Piguetiella blanci</i> (Piguet, 1906)	-	-	-	-	+	*	-
<i>Pristina aequiseta</i> Bourne, 1981	-	-	-	-	+	*	-
<i>Tubificidae</i> gen. sp.	-	-	-	-	+	*	-
<i>Propappus volki</i> Michaelsen, 1916	-	-	-	+	+	*	-
<i>Enchytraeidae</i> gen. sp.	-	-	-	+	+	*	-
<i>Cernosvitoviella</i> sp.	+	-	-	-	-	*	-

Продолжение табл. 3

Table 3 (continued)

Таксон Taxon	Руч. Иска-Шор Iska-Shor Creek				Р. Уса Usa River		
	Контроль Control	Источник 1 Spring 1	Источник 2 Spring 2	Устье Mouth	Выше устья ручья Above the Creek	У устья ручья Near the Creek mouth	Ниже устья ручья Below the Creek
CLADOCERA							
Daphniidae							
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O. F. Müller, 1776)	*	*	*	*	+	+	-
Macrothricidae							
<i>Macrothrix</i> sp. juv.	*	*	*	*	+	-	-
Chydoridae							
<i>Chydorus sphaericus</i> (O. F. Müller, 1785)	-	+	-	-	+	-	+
<i>Alona</i> (s. stc.) <i>quadrangularis</i> (O. F. Müller, 1785)	*	*	*	*	+	-	+
<i>Coronatella rectangula</i> (Sars, 1862)	*	*	*	*	+	-	
<i>Alona</i> sp.	*	*	*	*	-	-	+
Bosminidae							
<i>Bosmina</i> (<i>B.</i>) <i>longirostris</i> (O. F. Müller, 1785)	*	*	*	*	+	+	+
<i>B. (E.)</i> cf. <i>longispina</i> Leydig, 1860	*	*	*	*	+	+	+
COPEPODA							
Cyclopidae							
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)	-	+	-	-	+	-	-
<i>Acanthocyclops</i> sp. juv.	*	*	*	*	-	+	-
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	*	*	*	*	-	+	-
Cyclopoida juv.	+	+	-	-	+	+	+
Canthocamptidae							
<i>Bryocamptus pygmaeus</i> (Sars G. O., 1863)	-	-	+	-	-	*	-
<i>B. vej dovskyi</i> (Mrazek, 1893)	-	+	-	-	-	*	-
<i>Pesceus schmeili</i> (Mrazek, 1893)	+	-	-	-	-	*	-
EPHEMEROPTERA							
Baetidae juv.	-	-	-	+	-	*	-
Ephemeroptera juv.	-	-	+	+	-	*	-
PLECOPTERA							
Capniidae juv.	-	-	+	-	-	*	+
Plecoptera juv.	-	+	-	-	-	*	-
TRICHOPTERA							
<i>Micrasema</i> sp.	+	-	-	-	-	*	-
<i>Limnephilus</i> juv.	-	+	-	-	-	*	-
COLEOPTERA							
<i>Oulimnius tuberculatus</i> (Müller, 1806)	-	-	-	-	+	*	-
CHIRONOMIDAE							
Diamesinae							
<i>Pagastia orientalis</i> (Chernovskii, 1949)	-	+	-	-	-	*	-
<i>Potthastia longimanus</i> Kieffer 1922	-	-	-	-	-	*	+
<i>Pseudodiamesa (Pseudodiamesa) nivosa</i> (Goetghebuer, 1933)	-	-	+	-	-	*	-
Prodiamesinae							
<i>Monodiamesa bathyphila</i> (Kieffer, 1918)	-	-	-	-	+	*	-
Tanypodinae							
<i>Clinotanypus nervosus</i> (Meigen, 1818)	-	+	-	-	-	*	-
<i>Procladius (Holotanypus) ferrugineus</i> (Kieffer, 1918)	-	+	-	-	-	*	-

Table 3 (continued)

Таксон Taxon	Руч. Иска-Шор Iska-Shor Creek				Р. Уса Usa River		
	Контроль Control	Источник 1 Spring 1	Источник 2 Spring 2	Устье Mouth	Выше устья ручья Above the Creek	У устья ручья Near the Creek mouth	Ниже устья ручья Below the Creek
<i>Trissopelopia longimana</i> (Saeter, 1839)	+	-	-	-	-	*	-
<i>Zavreliomyia melanura</i> (Meigen, 1830)	+	-	-	-	-	*	-
Orthoclaadiinae							
<i>Acricotopus longipalpus</i> , Reiss, 1968	-	+	-	-	-	*	-
<i>Corynoneura scutellata</i> (Winnertz, 1846)	-	+	-	+	+	*	-
<i>Cricotopus</i> (<i>Cricotopus</i> .) <i>bicinctus</i> (Meigen, 1818)	+	+	-	+	+	*	+
<i>C. (Isocladius) trifasciatus</i> (Meigen, 1810)	-	+	-	-	-	*	-
<i>Eukiefferiella claripennis</i> (Lundbeck, 1898)	-	-	-	+	-	*	-
<i>E. coerulea</i> (Kieffer, 1926)	+	+	-	+	+	*	+
<i>E. gracei</i> (Edwards, 1929)	-	+	-	-	-	*	-
<i>Metriocnemus albolineatus</i> (Meigen, 1818)	-	+	+	-	-	*	-
<i>Parakiefferiella bathophila</i> (Kieffer, 1912)	-	+	-	-	-	*	-
<i>Paracladius conversus</i> (Walker, 1856)	-	-	+	-	-	*	-
<i>Psectrocladius (Psectrocladius) sordidellus</i> (Zetterstedt, 1838)	+	+	-	-	-	*	-
<i>Psectrotanypus varius</i> (Fabricius, 1787)	-	+	-	-	-	*	-
<i>Pseudosmittia</i> sp.	-	-	+	-	-	*	-
Chironominae							
<i>Paracladopelma camptolabis</i> (Kieffer, 1913)	-	-	-	-	-	*	+
<i>Polypedilum (Pentapedilum) exsectum</i> (Kieffer 1916)	-	-	-	-	+	*	+
<i>P. (Tripodura) scalaenum</i> (Schrank, 1803)	-	-	-	-	+	*	-
<i>Cladotanytarsus (Cladotanytarsus) mancus</i> (Walker, 1856)	-	-	-	-	+	*	+
<i>Stempellinella minor</i> Edwards, 1929	-	-	-	-	+	*	+
<i>Tanytarsus verralli</i> Goetghebuer, 1928	-	+	-	+	+	*	+
EMPIDIDAE							
<i>Chelifera</i> sp.	-	-	+	-	-	*	-
<i>Hemerodromia</i> sp.	-	-	-	+	-	*	-
LIMONIIDAE							
<i>Antocha</i> sp.	-	-	+	-	-	*	-
CERATOPOGONIDAE							
	-	-	-	-	+	*	-

Примечание. «+» – таксон обнаружен; «-» – таксон не найден; «*» – нет данных.

Note. «+» – taxon was found; «-» – taxon was not found; «*» – no data.

Наиболее разнообразно зоопланктон был представлен на участке, расположенном выше по течению от впадения ручья Иска-Шор. Вблизи от истока ручья и ниже по течению фауна была беднее (табл. 3). Из всего разнообразия видов только шесть отмечены во всех трех пунктах: это эвпланктонные *Asplanchna priodonta*, *Filinia longiseta*, *Bosmina longirostris*, *B. longispina* и литоральные *Lecane lunaris*, *Euchlanis dilatata*.

Количественное развитие зоопланктона в русле реки в период исследований было не-

высоким. Максимальные показатели отмечались выше по течению (в среднем 5,2 тыс. экз./м³ и 0,02 г/м³). По численности здесь преобладали коловратки (64,2%), в основном за счет массового развития *Euchlanis dilatata* (42% от общей численности), биомассу формировали ветвистоусые раки (46%) и коловратки (34%). В районе устья ручья Иска-Шор в водах р. Уса наблюдали снижение численности и биомассы планктонных организмов (в 13 и 10 раз соответственно). Доминировали ко-

Таблица 4. Состав и количественные характеристики зообентоса сероводородных источников в бассейне ручья Иска-Шор и реки Уса

Table 4. Composition and quantitative characteristics of zoobenthos of the hydrogen sulfide springs in the Iska-Shor and Usa River basin

Группы Taxon	Контроль Control		Источник 1 Spring 1		Источник 2 Spring 2		Устье ручья Creek mouth		Р. Уса выше ручья Usa River above the Creek		Р. Уса ниже ручья Usa River below the Creek	
	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
Nematoda	2,1	<0,1	20,3	0,4	8,5	0,2	0,6	<0,1	10,3	0,5	5,3	0,1
Oligochaeta	2,1	0,4	–	–	–	–	1,2	0,1	13,3	5,9	2,9	0,7
Cladocera	–	–	3,9	0,1	–	–	–	–	3,0	0,10	1,2	<0,1
Ostracoda	8,3	0,1	1,1	<0,1	1,4	<0,1	–	–	9,9	0,4	11,2	0,3
Harpacticoida	2,1	<0,1	0,4	<0,1	33,3	0,8	–	–	1,5	0,1	–	–
Другие Copepoda	0,9	<0,1	3,2	0,1	–	–	–	–	2,5	1,1	8,8	7,0
Hydracarina	4,1	0,7	0,7	0,1	5,0	1,2	–	–	1,0	0,4	1,8	13,9
Araneina	–	–	0,4	3,4	–	–	–	–	–	–	–	–
Ephemeroptera, lv.	10,0	33,0	–	–	0,7	8,5	1,4	1,1	–	–	–	–
Plecoptera, lv.	2,1	1,8	0,4	0,1	0,7	0,2	–	–	–	–	–	–
Coleoptera, lv.	–	–	–	–	–	–	–	–	0,5	1,1	–	–
Trichoptera, lv.	2,9	2,5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Simuliidae, lv.	–	–	–	–	–	–	0,2	<0,1	–	–	–	–
Chironomidae, lv.	65,4	61,3	69,4	95,8	47,9	86,2	96,6	98,6	56,7	77,1	67,6	76,6
Chironomidae, pp.	–	–	–	–	–	–	–	–	0,5	1,1	1,2	1,4
Empididae, lv.	–	–	–	–	0,4	0,9	–	–	0,5	1,1	–	–
Limoniidae, lv.	–	–	–	–	0,7	1,7	–	–	–	–	–	–
Psychodidae, lv.	–	–	–	–	1,5	0,3	–	–	–	–	–	–
Ceratopogonidae, lv.	–	–	–	–	–	–	–	–	0,5	11,0	–	–
Diptera n/det., lv.	–	–	0,4	0,1	–	–	–	–	–	–	–	–
Средняя численность, экз./м ² Average number, ind./m ²	5075,5		7025,0		13906,0		20224,5		8668,1		22661,0	
Средняя биомасса, мг/м ² Average biomass, mg/m ²	180,1		365,5		577,4		4120,7		193,9		957,1	

Примечание. N – доля группы по численности, %; B – доля по биомассе, %.

Note. N – taxon share by number, %; B – taxon share by biomass, %.

ловратки (50 % общей численности и 33 % общей биомассы) и веслоногие раки (34 и 46 % соответственно), представленные большей частью неполовозрелыми формами циклопов. Ниже по течению количественные показатели зоопланктона изменялись незначительно. Основу планктонных сообществ на этом участке составляли ветвистоусые ракообразные рода *Bosmina* (43 % общей численности и 57 % общей биомассы). Для исследованного отрезка реки в целом характерно высокое видовое разнообразие зоопланктона (индекс Шеннона – Уивера, рассчитанный по численности, варьировал от 2,6 до 2,9) и низкий уровень доминирования (индекс Симпсона составил 0,2).

Обсуждение результатов

Известно, что содержание сероводорода в воде даже в самых малых концентрациях смертельно для водных организмов [Oseid, Smith, 1974; Константинов, 1986; Bagarinao, 1992; Grieshaber, Völkel, 1998; Plath et al., 2007; Greenway et al., 2014], а концентрации 5–6 мг/л считаются очень высокими [Березина, 1963]. Как показали предыдущие [Митюшева, 2010] и наши исследования, подземные воды источников ручья Иска-Шор имеют неодинаковый состав и разную минерализацию (0,4–4,9 г/л), а содержание сероводорода достигает в некоторых источниках 83–92 мг/л. Следовательно,

воды сероводородных источников ручья Иска-Шор малоприспособлены для жизни многих гидробионтов. Толерантность к сульфидам широко варьирует среди обитателей водной среды, таких как мейофауна седиментов, полихеты, двустворчатые моллюски, ракообразные. В литературе имеются сведения, что полихеты и дафнии не переносят даже следов присутствия H_2S . Более толерантны к нему роющие формы, живущие среди гниющего ила [Smith et al., 1976; Константинов, 1986]. Так, полихеты могут жить 6 суток при концентрации сероводорода 8 мг/л, а черви – до 20,4 мг/л. Поденки рода *Baetis* чувствительны к концентрации H_2S 0,02 мг/л, рачки *Asellus* – к 1,07 мг/л [Smith et al., 1976]. С возрастом устойчивость к ядовитому действию H_2S у гидробионтов повышается.

Накопление сероводорода в донных отложениях препятствует развитию бентоса большую часть года [Чебанова, 2013]. Известно, что влияние H_2S на гидробионтов может радикально варьировать с изменением температуры. Максимальная концентрация сульфидных ионов приходится на летнее время, что вызвано усилением активности сульфатредуцирующих бактерий при повышении температуры [Замана, Борзенко, 2007]. Исследования вод сероводородных источников проводились в летний период, следовательно, можно предположить, что виды гидробионтов, выявленные в период наибольшего прогрева воды, кроме их особо чувствительных ювенильных стадий, смогут существовать в источниках и в другие сезоны года.

Численность макробеспозвоночных сильно варьирует среди отдельных участков сульфидных ручьев [Greenway et al., 2014]. Эти местообитания включают участки как с очень низкой, так и с очень высокой плотностью беспозвоночных. Высокая плотность, в основном хиромид, зарегистрирована в источниках с низкой и средней концентрацией сероводорода, непрерывно текущей водой. На контрольном участке ручья Иска-Шор и в сероводородных источниках развитие бентоса было невысоким. Только в устье ручья численность бентоса была выше по сравнению с источниками в 1,5–3 раза, а биомасса в 6–10 раз (табл. 4).

Донные сообщества контрольного участка отличались от таковых в источниках значительной численностью личинок поденок, которые в сульфидных водах или отсутствовали, или имелись в очень малых количествах. На контрольном участке в донных сообществах не обнаружены другие двукрылые кроме хиромид, тогда как в источниках найдены представители еще ряда семейств двукрылых. Особенностью источника 2 являлось наличие высокой

численности гарпактицид, имеющих на других исследованных участках незначительную долю в численности бентоса.

Фауна макробеспозвоночных сероводородных источников с повышенной минерализацией остается изученной фрагментарно. Известно, что увеличение минерализации приводит не только к уменьшению количества видов, но и к упрощению структуры сообществ донных и планктонных организмов [Алимов, 2008]. Видовой состав нематод также зависит от степени минерализации воды [Гагарин, 2001]. Нематоды рода *Tobrilus*, наиболее многочисленные в исследованных сероводородных источниках, входят в подгруппу истинных гидробионтов и тяготеют к пресноводным водоемам, реже встречаются в солоноватых водах. Они предпочитают заиленные пески побережья, питаются простейшими, диатомовыми водорослями, реже хищничают [Гагарин, 2001]. Поскольку в сероводородных источниках руч. Иска-Шор диатомовые водоросли достигают массового развития и достаточно разнообразны (195 таксонов рангом ниже рода) [Биологическое..., 2015], это создает благоприятные условия для питания и существования нематод. Обнаруженные в одном из источников представители рода *Achromadora* являются обычным компонентом донной фауны соленых озер и минеральных источников.

Виды пресноводных олигохет, которые отмечены в наших пробах, в большинстве относятся к реофильным, предпочитающим плотные грунты и хорошие условия аэрации вод [Попченко, 1988; Попченко и др., 2015]. Они встречаются преимущественно в текучих водоемах и широко распространены на европейском северо-востоке России [Baturina, 2007; Baturina et al., 2014]. Вид *Tubifex tubifex* считается устойчивым к дефициту кислорода, повышенной концентрации H_2S и метана [Milbrink, 1973], однако в наших пробах не был обнаружен. Большинство энхитреид и наидид чувствительны к сероводороду и гипоксии, а тубифициды часто более устойчивы, некоторые из них имеют специальные физиологические приспособления [Giere et al., 1988, 2017].

Из веслоногих раков непосредственно в исследованных источниках нами обнаружены представители Harpacticoida двух видов, ранее отмеченных для бассейна р. Уса [Фефилова, 2011, 2015]. Биология обоих видов достаточно хорошо изучена: *Bryocamptus vej dovskiyi*, найденный в источнике 1, является холодолюбивым эвритопным обитателем как крупных пресных водоемов, так и мелких временных (лесных луж) [Фефилова, 2015]; *B. pygmaeus*, представ-

ленный в источнике 2, помимо озер и рек [Фефилова, 2015] населяет местообитания, ассоциированные с грунтовыми и подземными водами: ключи, родники [Fefilova, 2010], пещеры [Боруцкий, 1972], водопроводные трубы [Reid, 2001]. Особенности распространения *B. pugmaeus* в Республике Коми – в небольших количествах, главным образом в южной ее части (Вычегодский, Ухтинский бассейны) – вероятно, связаны с редкостью такого рода пригодных для вида биотопов, особенно к северу республики. В источнике 2 рачок численно превалировал над другими беспозвоночными. Успеху его развития в экстремальных условиях (течение, повышенная минерализация, высокая концентрация некоторых ионов) способствовали малые размеры, форма тела и наличие интегументальных окон на цефалосоме и по бокам первого торакального сегмента. Механизмы функционирования этих органов у веслоногих раков изучены слабо, так же как и физиология выживания их в условиях дефицита кислорода, хотя известно, что кровь некоторых гарпактицид, населяющих, например, пазухи стеблей гниющих водных растений, содержит уникальный гемоглобин, обладающий высоким сродством к кислороду [Green, 1959]. Аналогичная адаптация установлена для личинок отдельных видов хирономид, обитающих на Крайнем Севере [Большаков, Фефилова, 2020].

Практически все обнаруженные нами в источниках личинки хирономид – эврибионты, обитатели илов и заиленных субстратов. Массовым в исследованных источниках был *Tanytarsus verralli* – палеарктический трансевразиатский вид, имеющий широкое распространение в различных водоемах и водотоках. Развиваясь на илистых и заиленных грунтах, среди водной растительности и на обрастаниях, этот вид имеет значительную толерантность к разным экологическим условиям, в частности к обитанию в сульфидных водах. В сероводородных источниках Среднего Урала ранее было отмечено 20 видов хирономид [Крашенинников, 2011], из которых в исследованных нами источниках встречено четыре: *M. albolineatus*, *Eukiefferiella gracei* (Edwards, 1929), *Paracladius conversus* (Walker, 1856), *Pseudosmittia* sp. Такие различия связаны, вероятно, с небольшим объемом выборки и меньшей территорией исследований.

Для источников в среднем течении р. Волги показано, что сообщества макрозообентоса сероводородных источников включают лишь 7 видов, наиболее разнообразно представлено семейство Syrphidae (4 вида), другие обнаруженные виды двукрылых отмечены в двух

из трех обследованных источников [Чужекова, 2015]. В источниках ручья Иска-Шор встречены личинки из других семейств двукрылых: Empididae, Limoniidae, Psychodidae.

Ранее, при изучении озерной системы на Камчатке, было показано, что развитие хирономид зависит от концентрации сероводорода в воде [Чебанова, 2013]. При концентрации H_2S в источниках 52,9 мг/л личинки хирономид отсутствуют вовсе [Чужекова, 2015]. В районе со слабым запахом сероводорода наблюдалось разнообразие и обилие хирономид [Чебанова, 2013]. Район с сильным запахом сероводорода отличался слабым развитием зообентоса – численность не превышала 0,3 тыс. экз./м², биомасса – 1,2 г/м². Хирономиды здесь встречались единично. Пока неясно, возрастает ли толерантность хирономид в целом к присутствию H_2S . Некоторые авторы отмечают высокую восстановительную способность хирономид после временного воздействия сульфидов [Magni et al., 2008], другие указывают на их поведенческие реакции избегать токсичных вод, а также на высокую смертность, вызванную сульфидами [Takagi et al., 2005]. Необходимо детальное изучение, подтверждающее либо присутствие в сульфидных ручьях локально адаптированных популяций хирономид, либо наличие у группы в целом высокого уровня толерантности, позволяющего им развиваться в токсичной и бескислородной среде сероводородных ручьев [Greenway et al., 2014].

Ювенильные поденки рода *Baetis* обнаружены нами лишь в устье сероводородного ручья, а неопределимые личинки веснянок и поденок первой возрастной стадии, личинки ручейников рода *Limnephilus* обнаружены непосредственно в источниках. Возможно, они не смогут завершить полный жизненный цикл и в скором времени погибнут в токсичной воде источников, т. к. более зрелых личинок из этих отрядов насекомых не обнаружено. Известно, что личинки *Baetis*, обитающие в холодной, хорошо аэрируемой воде, выдерживают лишь малую концентрацию H_2S [Smith et al., 1976]. Беспозвоночные выживают в воде с высокой концентрацией H_2S , избегая токсичных микростообитаний, переключаясь на анаэробный метаболизм, исключая сульфиды из чувствительных тканей или окисляя сульфиды в более мягкие формы [Plath et al., 2007]. Клопы и личинки некоторых двукрылых имеют возможность дышать атмосферным воздухом благодаря респираторным сифонам или тубам.

Зоопланктон на рассматриваемом отрезке р. Уса, в сравнении с исследованиями, проведенными ранее [Зверева, 1962], отличался

относительно высоким видовым богатством и количественным развитием. Планктонная фауна была представлена комплексом видов, обычных для северных территорий [Пидгайко, 1984]. Полученные результаты не позволяют в полной мере судить о влиянии стоков холодных минеральных источников на зоопланктон р. Уса, однако можно отметить некоторые закономерности в его распределении по продольному профилю исследованного участка. Несмотря на значительную разницу в распределении количественного развития зоопланктона (максимальные показатели отмечены выше по течению от впадения ручья Иска-Шор), разнообразие планктонных животных, как и состав доминирующих видов, варьировали незначительно. В доминантном комплексе вниз по течению отмечено снижение роли коловратки *Euchlanis dilatata* и увеличение – *Bosmina longirostris* и *B. longispina*. Непосредственно в зоне влияния минеральных вод в биомассе планктона возрастало значение крупной эвпланктонной коловратки *Asplanchna priodonta*, веслоногих рачков *Mesocyclops leuckarti* и представителей рода *Acanthocyclops*, а также численности и биомассы ювенильных форм Cyclopoida.

Заключение

Данные исследования расширили представления об экологии водных сообществ, формирующихся в экстремальных условиях (холодной воде, повышенной минерализации, наличии сероводорода), а также об экологии некоторых видов гидробионтов, в частности хирономид и гарпактикоид, их адаптивных возможностях. Показано, что эти сообщества, обедненные по составу, имеют своеобразную структуру, низкое количественное развитие и характеризуются численным доминированием хирономид либо гарпактикоид.

Авторы благодарят Г. Л. Накула, Т. Н. Конакову и А. А. Таскаеву за отбор проб в полевых условиях.

Исследование выполнено в рамках госзадания № АААА-А17-117112850235-2, при финансовой поддержке Комплексной Программы УрО РАН № 18-4-4-37, РФФИ и Республики Коми в рамках научного проекта № 18-44-110017.

Литература

Алимов А. Ф. Связь биологического разнообразия в континентальных водоемах с их морфометрией и минерализацией вод // Биол. внутр. вод. 2008. № 1. С. 3–8.

Березина Н. А. Гидробиология. М.: Высшая школа, 1963. 439 с.

Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Вып. 8. Комплексный ландшафтный заказник «Адак» / Отв. ред. С. В. Дегтева, Е. М. Лаптева. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2015. 200 с.

Большаков В. В., Фефилова Е. Б. Особенности кариотипа и состав гемоглобинов комара-звонца *Chironomus* sp. Ya3 (Diptera, Chironomidae) из дельты реки Печора // Зоол. журн. 2020. Т. 99, № 1. С. 39–44. doi: 10.1134/S0044513419110035

Боруцкий Е. В. Сорепода Harpacticoida грунтовых вод побережья оз. Иссык-Куль и южной части Кызылкумов // Фауна грунтовых вод Средней Азии. Тр. ЗИН РАН. Т. 51. Л.: Наука, 1972. С. 98–119.

Гагарин В. Г. Свободноживущие нематоды пресных вод России и сопредельных стран: Фауна и пути ее формирования, экология, таксономия, филогения. М.: Наука, 2001. 170 с.

Замана Л. В., Борзенко С. В. Сероводород и другие восстановленные формы серы в кислородной воде озера Доронинское (Восточное Забайкалье) // ДАН. 2007. Т. 417, № 2. С. 232–235.

Зверева О. С. Гидробиологическая изученность р. Усы и озер ее долины // Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы. М.; Л.: АН СССР, 1962. С. 38–87.

Константинов А. С. Общая гидробиология. М.: Высшая школа, 1986. 240 с.

Крашенинников А. Б. Фауна и систематика хирономид (Diptera, Chironomidae) Урала и Приуралья: Дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2011. 227 с.

Митюшева Т. П. Сероводородные источники на севере Предуральяского прогиба // Вестник Института геологии Коми НЦ УрО РАН. 2010. № 9–2(189). С. 48–49.

Пидгайко М. Л. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. М.: Наука, 1984. 208 с.

Попченко В. И. Водные малощетинковые черви (Oligochaeta limicola) Севера Европы. Л.: Наука, 1988. 287 с.

Попченко В. И., Головатюк Л. В., Зинченко Т. Д., Попченко Т. В. Малощетинковые черви (Oligochaeta: Annelida) соленых рек аридной зоны юга России: эколого-фаунистическая характеристика // Рос. журн. прикл. экол. 2015. № 4. С. 3–9.

Протасов А. А. Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии. Киев: Академперіодика, 2011. 704 с.

Ривьер И. К. Зоопланктон и нейстон // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. С. 138–157.

Рылов В. М. Cyclopoida пресных вод // Фауна СССР. Ракообразные. М.-Л.: АН СССР, 1948. Т. 3, вып. 3. 319 с.

Стенина А. С., Вавилова С. В. Экологическая характеристика диатомовых комплексов в ручье Иска-Шор (бассейн реки Уса, заказник «Адак») // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2009. № 8. С. 2–6.

Уникальные экосистемы солонатоводных карстовых озер Среднего Поволжья / Под ред. А. Ф. Алимова и Н. М. Мингазовой. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 2001. 256 с.

Фефилова Е. Б. Зоопланктон // Сообщества гидробионтов нефтезагрязненных акваторий бассейна реки Печора / Ред. М. М. Долгин. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2011. С. 60–95.

Фефилова Е. Б. Фауна европейского Северо-Востока России. Веслоногие раки (Copepoda). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2015. Т. XII. 319 с.

Чебанова В. В. Динамика распределения и обилия макрозообентоса в озерной системе Нерпичье-Култучное (эстуарий р. Камчатки) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2013. Вып. 31. С. 89–97.

Чужекова Т. А. Структурно-функциональные свойства сообществ макрозообентоса родниковых ручьев бассейна Средней Волги: Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2015. 242 с.

Bagarinao T. Sulfide as an environmental factor and toxicant: Tolerance and adaptations in aquatic organisms // *Aquat. Toxicol.* 1992. No. 24. P. 21–62.

Barton L. L., Fauque G. D. Biochemistry, physiology and biotechnology of sulfate-reducing bacteria // *Adv. Appl. Microbiol.* 2009. Vol. 68. P. 41–98. doi: 10.1016/S0065-2164(09)01202-7

Baturina M., Timm T., Loskutova O. Oligochaete (Annelida, Clitellata) communities in lakes of the Ural Mountains (Russia) // *Zoosymposia.* 2014. Vol. 9. P. 077–094. Proceed. of the 12th Int. Symp. on Aquatic Oligochaeta. A. Pinder, N. Arslan and M. Wetzel (Eds). doi: 10.11646/zoosymposia.9.1.13

Baturina M. Oligochaeta of the Pechora River Basin, Russia // *Acta Hydrobiol. Sin.* 2007. Vol. 31. P. 36–46.

Connolly N. M., Crossland M. R., Pearson R. G. Effect of low dissolved oxygen on survival, emergence, and drift of tropical stream macroinvertebrates // *J. N. Am. Benthol. Soc.* 2004. Vol. 23. P. 251–270. doi: 10.1899/0887-3593(2004)023<0251:EOLDOO>2.0.CO;2

Fefilova E. On the Estonian fauna of Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) // *Estonian J. of Ecol.* 2010. Vol. 59, no. 4. P. 281–295. doi: 10.3176/eco.2010.4.03

Giere O., Christian S., Wirkner C. S., Steinmann D., Fend S., Hoeger S. Structural and physiological characteristics of *Limnodrilus sulphurens* (Oligochaeta, Annelida) thriving in high sulphide conditions // *Hydrobiol.* 2017. Vol. 790. P. 109–123. doi: 10.1007/s10750-016-3023-0

Giere O., Rhode B., Dubilier N. Structural peculiarities of the body wall of *Tubificoides benedii* (Oligochaeta) and possible relations to its life in sulphidic sediments // *Zoomorphology.* 1988. Vol. 108. P. 29–39.

Green J. Hemoglobin and the habitat of the harpacticoid copepod *Elaphoidella gracilis* (Sars) // *Nature (Engl.)*. 1959. Vol. 183, no. 4678. 1834 p.

Greenway R., Arias-Rodriguez L., Diaz P., Tobler M. Patterns of macroinvertebrate and fish diversity in freshwater sulphide springs // *Diversity.* 2014. Vol. 6. P. 597–632. doi: 10.3390/d6030597

Grieshaber M. K., Völkel S. Animal adaptations for tolerance and exploitation of poisonous sulfide // *Ann. Rev. Physiol.* 1998. Vol. 60. P. 33–53. doi: 10.1146/annurev.physiol.60.1.33

Magni P., Rajagopal S., van der Velde G., Fenzi G., Kassenberg J., Vizzini S., Mazzola A., Guiordani G. Sediment features, macrozoobenthic assemblages and trophic relationships ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis) following a dystrophic event with anoxia and sulphide development in the Santa Giusta Lagoon (western Sardinia, Italy) // *Mar. Pollut. Bull.* 2008. 57. P. 125–136. doi: 10.1016/j.marpolbul.2007.10.015

Milbrink G. On the use of indicator communities of Tubificidae and some Lumbriculidae in the assessment of water pollution in Swedish lakes // *Zoon.* 1973. Vol. 1(2). P. 125–139.

Muyzer G.; Stams A. J. M. The ecology and biotechnology of sulphate-reducing bacteria // *Nat. Rev. Microbiol.* 2008. Vol. 6. P. 441–454. doi: 10.1038/nrmicro1892

Oseid D. M., Smith L. L. Factors influencing acute toxicity estimates of hydrogen sulfide to freshwater invertebrates // *Water Res.* 1974. Vol. 8. P. 739–746.

Overmann J., van Gemerden H. Microbial interactions involving sulfur bacteria: Implications for the ecology and evolution of bacterial communities // *Fems Microbiol. Rev.* 2000. Vol. 24. P. 591–599.

Plath M., Tobler M., Riesch R. Survival in an extreme habitat: the roles of behaviour and energy limitation. *Naturwissenschaften.* 2007. Vol. 94. P. 991–996. doi: 10.1007/s00114-007-0279-2

Reid J. W. A human challenge: Discovering and understanding continental copepod habitats // *Hydrobiologia.* 2001. Vol. 453/454. P. 201–226. doi: 10.1023/A:1013148808110

Reiffenstein R., Hulbert W., Roth S. Toxicology of hydrogen sulfide // *Ann. Rev. Pharmacol. Toxicol.* 1992. Vol. 32. P. 109–134. doi: 10.1146/annurev.pharmtox.32.1.109

Smith L. L., Oseid D. M., Adelman I. R., Broderius S. J. Effects of hydrogen sulfide on fish and invertebrates, Part 1: Acute and chronic toxicity studies; EPA-600/3-76-062a; US Environmental Protection Agency: Duluth, MN, USA. 1976. P. 218–252.

Summers E. A. Observations on the biodiversity of sulfidic karst habitats // *J. Cave Karst Stud.* 2007. Vol. 69. P. 187–206.

Takagi S., Kikuchi E., Doi H., Shikano S. Swimming behavior of *Chironomus acerbiphilus* larvae in Lake Katanuma // *Hydrobiol.* 2005. Vol. 548. P. 153–165. doi: 10.1007/s10750-005-5196-9

Van Dover C. L. The ecology of deep-sea hydrothermal vents. NJ, USA: Princeton University Press, 2000. 352 p. doi: 10.4319/lo.2001.46.8.2094

Walshe B. M. The oxygen requirements and thermal resistance of chironomid larvae from flowing and still waters // *J. Exp. Biol.* 1948. Vol. 25. P. 35–44.

Поступила в редакцию 19.09.2019

References

- Alimov A. F. Svyaz' biologicheskogo raznoobraziya v kontinental'nykh vodoemakh s ikh morfometrii i mineralizatsiei vod [Relation of biological diversity in continental water bodies with their morphometry and mineralization]. *Biol. vnutr. vod* [Inland Water Biol.]. 2008. No. 1. P. 3–8.
- Berezina N. A. *Gidrobiologiya* [Hydrobiology]. Moscow: Vysshaya shkola, 1963. 439 p.
- Biologicheskoe raznoobrazie osobo okhranyaemykh prirodnykh territorii Respubliki Komi. Kompleksnyi landsaftnyy zakaznik "Adak"* [Biological diversity of protected areas of the Republic of Komi. Adak complex landscape reserve]. S. V. Degteva, E. M. Lapteva (eds.). Syktyvkar: Komi NTs UrO RAN, 2015. 200 p.
- Bol'shakov V. V., Fefilova E. B. Osobennosti kariotipa i sostav gemoglobinov komara-zvontsa *Chironomus* sp. Ya3 (Diptera, Chironomidae) iz del'ty reki Pechora [Karyotype features and hemoglobin composition of the mosquito *Chironomus* sp. Ya3 (Diptera, Chironomidae) from the Pechora River delta]. *Zool. zhurn.* [Zool. J.]. 2020. Vol. 99, no. 1. P. 39–44. doi: 10.1134/S0044513419110035
- Borutskii E. V. Copepoda Harpacticoida gruntovykh vod poberezh'ya oz. Issyk-Kul' i yuzhnoi chasti Kyzylkumov. Fauna gruntovykh vod Srednei Azii [Copepoda Harpacticoida of the groundwater of Lake Issyk-Kul and the southern part of Kyzylkum. Fauna of groundwater in Central Asia]. *Trudy ZIN RAN* [Proceed. Zool. Inst. RAS]. Leningrad: Nauka, 1972. Vol. 51. P. 98–119.
- Chebanova V. V. Dinamika raspredeleniya i obiliya makrozoobentosa v ozernoi sisteme Nerpich'e-Kultuchnoe (estuarii r. Kamchatki) [Dynamics of distribution and abundance of macrozoobenthos in the Nerpichye-Kultuchnoye lake system (Kamchatka estuary)]. *Issled. vodn. biol. resursov Kamchatki i severo-zapad. chasti Tikhogo okeana* [Studies of aquatic biol. resources of Kamchatka and the North-Western Pacific Ocean]. 2013. Vol. 31. P. 89–97.
- Chuzhekova T. A. Strukturno-funktsional'nye svoistva soobshchestv makrozoobentosa rodnikovykh ruch'ev basseina Srednei Volgi [Structural and functional properties of macrozoobenthos communities of spring streams of the Middle Volga Basin]: PhD (Cand. of Biol.) thesis. St. Petersburg, 2015. 242 p.
- Fefilova E. B. Zooplankton [Zooplankton]. *Soobshchestva gidrobiontov neftezagryaznennykh akvatorii bass. reki Pechora* [Communities of hydrobionts of oil-contaminated waters of the Pechora river basin]. Syktyvkar: Komi NTs UrO RAN, 2011. P. 60–95.
- Fefilova E. B. Fauna evropeiskogo Severo-Vostoka Rossii. Veslonogie raki (Copepoda) [Fauna of the European North-East of Russia. Copepods (Copepoda)]. Vol. XII. Moscow: KMK, 2015. 319 p.
- Gagarin V. G. Svobodnozhivushchie nematody presnykh vod Rossii i sopredel'nykh stran: Fauna i puti ee formirovaniya, ekologiya, taksonomiya, filogeniya [Free-living nematodes of fresh waters of Russia and neighboring countries: Fauna and ways of its formation, ecology, taxonomy, phylogeny]. Moscow: Nauka, 2001. 170 p.
- Konstantinov A. S. Obshchaya gidrobiologiya [General hydrobiology]. Moscow: Vyssh. shkola, 1986. 240 p.
- Krashennikov A. B. Fauna i sistematika khironomid (Diptera, Chironomidae) Urala i Priural'ya [Fauna and taxonomy of the chironomids (Diptera, Chironomidae) of the Urals and Pre-Urals]: PhD (Cand. of Biol.) thesis. Perm, 2011. 227 p.
- Mityusheva T. P. Serovodorodnye istochniki na severe Predural'skogo progiba [Hydrogen sulfide sources in the Northern pre-Ural trough]. *Vestnik Inst. geol. Komi nauch. tsentra RAN* [Bull. Inst. Geol. of the Komi Sci. Centre RAS]. 2010. No. 9–2(189). P. 48–49.
- Pidgaiko M. L. Zooplankton vodoemov Evropeiskoi chasti SSSR [Zooplankton of reservoirs of the European part of the USSR]. Moscow: Nauka, 1984. 208 p.
- Popchenko V. I. Vodnye maloshchetinkovy chervi (Oligochaeta limicola) Severa Evropy [Aquatic oligochaete worms (Oligochaeta limicola) of Northern Europe]. Leningrad: Nauka, 1988. 287 p.
- Popchenko V. I., Golovatyuk L. V., Zinchenko T. D., Popchenko T. V. Maloshchetinkovy chervi (Oligochaeta: Annelida) solenykh rek aridnoi zony yuga Rossii: ekologo-faunisticheskaya kharakteristika [Oligochaetes (Oligochaeta: Annelida) of the saline rivers of the arid zone of southern Russia: ecological and faunal characteristics]. *Ross. zhurn. priklad. ekol.* [Russ. J. Appl. Ecol.]. 2015. No. 4. P. 3–9.
- Protasov A. A. Zhizn' v gidrosfere. Ocherki po obshchei gidrobiologii [Life in the hydrosphere. Essays on General Hydrobiology]. Kiev: Akademperiodika, 2011. 704 p.
- Riv'er I. K. Zooplankton i neiston [Zooplankton and neuston]. *Metodika izucheniya biogeotsenozov vnutr. vodoemov* [Methods of studying biogeocenoses of inland water bodies]. Moscow: Nauka, 1975. P. 138–157.
- Rylov V. M. Cyclopoida presnykh vod [Cyclopoida freshwater]. *Fauna SSSR. Rakoobraznye* [Fauna of the USSR. Crustaceans]. Moscow-Leningrad: AN SSSR, 1948. Vol. 3. 319 p.
- Stenina A. S., Vavilova S. V. Ekologicheskaya kharakteristika diatomovykh kompleksov v ruch'e Iska-Shor (bassein reki Usa, zakaznik "Adak") [Ecological characteristics of diatom complexes in the stream Iska-Shor (USA river basin, Adak reserve)]. *Vestnik Inst. biol. Komi nauch. tsentra RAN* [Bull. Inst. Biol. Komi Sci. Centre RAS]. 2009. No. 8. P. 2–6.
- Unikal'nye ekosistemy solonovatovodnykh karstovykh ozer Srednego Povolzh'ya [The unique ecosystem of the brackish-water karstic lakes of the Middle Volga region]. Eds. A. F. Alimov, N. M. Mingazova. Kazan: Kazan. un-t, 2001. 256 p.
- Zamana L. V., Borzenko S. V. Serovodorod i drugie vosstanovlennyye formy sery v kislorodnoi vode ozera Doroninskoe (Vostochnoe Zabaikal'e) [Hydrogen sulfide and other reduced forms of sulfur in the oxygen water of Lake Doroninskoye (Eastern Transbaikalia)]. *DAN* [Dokl. Earth Sci.]. 2007. Vol. 417, no. 2. P. 232–235.
- Zvereva O. S. Gidrobiologicheskaya izuchennost' r. Usy i ozer ee doliny [Hydrobiological study of the Usa River and its valley lakes]. *Ryby basseina r. Usy i ikh kormovye resursy* [Fish of the Usa River basin and their feed resources]. Moscow-Leningrad: AN SSSR, 1962. P. 38–87.
- Bagarinao T. Sulfide as an environmental factor and toxicant: Tolerance and adaptations in aquatic organisms. *Aquat. Toxicol.* 1992. No. 24. P. 21–62.

Barton L. L., Fauque G. D. Biochemistry, physiology and biotechnology of sulfate-reducing bacteria. *Adv. Appl. Microbiol.* 2009. Vol. 68. P. 41–98. doi: 10.1016/S0065-2164(09)01202-7

Baturina M., Timm T., Loskutova O. Oligochaete (Annelida, Clitellata) communities in lakes of the Ural Mountains (Russia). *Zoosymposia.* 2014. Vol. 9. P. 077–094. Proceed. of the 12th Int. Symp. on Aquatic Oligochaeta. A. Pinder, N. Arslan & M. Wetzel (Eds). doi: 10.11646/zoosymposia.9.1.13

Baturina M. Oligochaeta of the Pechora River Basin, Russia. *Acta Hydrobiologica Sinica.* 2007. Vol. 31. P. 36–46.

Connolly N. M., Crossland M. R., Pearson R. G. Effect of low dissolved oxygen on survival, emergence, and drift of tropical stream macroinvertebrates. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 2004. Vol. 23. P. 251–270. doi: 10.1899/0887-3593(2004)023<0251:EOLDOO>2.0.CO;2

Fefilova E. On the Estonian fauna of Harpacticoida (Crustacea, Copepoda). *Estonian J. of Ecol.* 2010. Vol. 59, no. 4. P. 281–295. doi: 10.3176/eco.2010.4.03

Giere O., Christian S., Wirkner C. S., Steinmann D., Fend S., Hoeger S. Structural and physiological characteristics of *Limnodrilus sulphurens* (Oligochaeta, Annelida) thriving in high sulphide conditions. *Hydrobiol.* 2017. Vol. 790. P. 109–123. doi: 10.1007/s10750-016-3023-0

Giere O., Rhode B., Dubilier N. Structural peculiarities of the body wall of *Tubificoides benedii* (Oligochaeta) and possible relations to its life in sulphidic sediments. *Zoomorphology.* 1988. Vol. 108. P. 29–39.

Green J. Hemoglobin and the habitat of the harpacticoid copepod *Elaphoidella gracilis* (Sars). *Nature* (Engl.). 1959. Vol. 183, no. 4678. 1834 p.

Greenway R., Arias-Rodriguez L., Diaz P., Tobler M. Patterns of macroinvertebrate and fish diversity in freshwater sulphide springs. *Diversity.* 2014. Vol. 6. P. 597–632. doi: 10.3390/d6030597

Grieshaber M. K., Völkel S. Animal adaptations for tolerance and exploitation of poisonous sulfide. *Ann. Rev. Physiol.* 1998. Vol. 60. P. 33–53. doi: 10.1146/annurev.physiol.60.1.33

Magni P., Rajagopal S., van der Velde G., Fenzi G., Kassenberg J., Vizzini S., Mazzola A., Guiordani G. Sediment features, macrozoobenthic assemblages and trophic relationships ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis) following a dystrophic event with anoxia and sulphide development in the Santa Giusta Lagoon (western Sardinia,

Italy). *Mar. Pollut. Bull.* 2008. Vol. 57. P. 125–136. doi: 10.1016/j.marpolbul.2007.10.015

Milbrink G. On the use of indicator communities of Tubificidae and some Lumbriculidae in the assessment of water pollution in Swedish lakes. *Zoon.* 1973. Vol. 1(2). P. 125–139.

Muyzer G., Stams A. J. M. The ecology and biotechnology of sulphate-reducing bacteria. *Nat. Rev. Microbiol.* 2008. Vol. 6. P. 441–454. doi: 10.1038/nrmicro1892

Oseid D. M., Smith L. L. Factors influencing acute toxicity estimates of hydrogen sulfide to freshwater invertebrates. *Water Res.* 1974. Vol. 8. P. 739–746.

Overmann J., van Gemerden H. Microbial interactions involving sulfur bacteria: Implications for the ecology and evolution of bacterial communities. *Fems Microbiol. Rev.* 2000. Vol. 24. P. 591–599.

Plath M., Tobler M., Riesch R. Survival in an extreme habitat: the roles of behaviour and energy limitation. *Naturwissenschaften.* 2007. Vol. 94. P. 991–996. doi: 10.1007/s00114-007-0279-2

Reid J. W. A human challenge: Discovering and understanding continental copepod habitats. *Hydrobiol.* 2001. Vol. 453/454. P. 201–226. doi: 10.1023/A:1013148808110

Reiffenstein R., Hulbert W., Roth S. Toxicology of hydrogen sulfide. *Ann. Rev. Pharmacol. Toxicol.* 1992. Vol. 32. P. 109–134. doi: 10.1146/annurev.pharmtox.32.1.109

Smith L. L., Oseid D. M., Adelman I. R., Broderius S. J. Effects of hydrogen sulfide on fish and invertebrates, Part 1: Acute and chronic toxicity studies; EPA-600/3-76-062a; Duluth, MN, USA: US Environ. Protect. Ag., 1976. P. 218–252.

Summers E. A. Observations on the biodiversity of sulfidic karst habitats. *J. Cave Karst Stud.* 2007. Vol. 69. P. 187–206.

Takagi S., Kikuchi E., Doi H., Shikano S. Swimming behavior of *Chironomus acerbiphilus* larvae in Lake Katanuma. *Hydrobiol.* 2005. Vol. 548. P. 153–165. doi: 10.1007/s10750-005-5196-9

Van Dover C. L. The ecology of deep-sea hydrothermal vents; Princeton, NJ, USA: Princeton University Press, 2000. 352 p. doi: 10.4319/lo.2001.46.8.2094

Walsh B. M. The oxygen requirements and thermal resistance of chironomid larvae from flowing and still waters. *J. Exp. Biol.* 1948. Vol. 25. P. 35–44.

Received September 19, 2019

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Лоскутова Ольга Александровна

старший научный сотрудник отдела экологии животных, к. б. н.

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН

ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар,

Республика Коми, Россия, 167982

эл. почта: loskutova@ib.komisc.ru

тел.: (8212) 311410, 89125614574

CONTRIBUTORS:

Loskutova, Olga

Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences

28 Kommunisticheskaya St., 167982 Syktyvkar,

Komi Republic, Russia

e-mail: loskutova@ib.komisc.ru

tel.: (8212) 311410; +79125614574

Кононова Ольга Николаевна

научный сотрудник отдела экологии животных
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 167982
эл. почта: kon@ib.komisc.ru

Кондратьева Татьяна Анатольевна

гидробиолог, к. б. н.
Управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды Республики Татарстан
ул. Заводская, 3, Казань, Республика Татарстан, Россия, 420021
эл. почта: tatjana_kondrate@mail.ru

Фефилова Елена Борисовна

старший научный сотрудник отдела экологии животных, к. б. н.
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 167982
эл. почта: fefilova@ib.komisc.ru

Батурина Мария Александровна

старший научный сотрудник отдела экологии животных, к. б. н.
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 167982
эл. почта: baturina@ib.komisc.ru

Кудрин Алексей Александрович

научный сотрудник отдела экологии животных
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 167982
эл. почта: kudrin@ib.komisc.ru

Рафикова Юлия Сергеевна

лаборант отдела экологии животных
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 167982
эл. почта: rafikova.yu@ib.komisc.ru

Kononova, Olga

Institute of Biology, Komi Scientific Centre,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., 167982 Syktyvkar,
Komi Republic, Russia
e-mail: kon@ib.komisc.ru

Kondratjeva, Tatjana

Hydrometeorology and Environmental Monitoring Directorate
for the Republic of Tatarstan
3 Zavodskaya St., 420021 Kazan,
Tatarstan Republic, Russia
e-mail: tatjana_kondrate@mail.ru

Fefilova, Elena

Institute of Biology, Komi Scientific Centre,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., 167982 Syktyvkar,
Komi Republic, Russia
e-mail: fefilova@ib.komisc.ru

Baturina, Maria

Institute of Biology, Komi Scientific Centre,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., 167982 Syktyvkar,
Komi Republic, Russia
e-mail: baturina@ib.komisc.ru

Kudrin, Aleksey

Institute of Biology, Komi Scientific Centre,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., 167982 Syktyvkar,
Komi Republic, Russia
e-mail: kudrin@ib.komisc.ru

Rafikova, Yulia

Institute of Biology, Komi Scientific Centre,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., 167982 Syktyvkar,
Komi Republic, Russia
e-mail: rafikova.yu@ib.komisc.ru