

УДК 574.58

СОСТАВ И ДИНАМИКА ГИДРОБИОНТОВ ЛИТОРАЛИ БУХТЫ ПЕТРОКРЕПОСТЬ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

**Д. С. Дудакова, Н. В. Родионова, Е. В. Протопопова,
Л. Л. Капустина, Д. С. Бардинский**

Институт озераведения РАН

В течение трех лет (2010–2012 гг.) исследовалось пространственно-временное распределение сообществ гидробионтов в мелководной части литорали бухты Петрокрепость Ладожского озера. Исследования охватывали три типа биотопов, закономерно сменяющихся при увеличении глубины: прибрежные тростниковые заросли, зону полупогруженной растительности, представленную рдестом, и открытый песок. Приводятся морфометрическое описание и характеристика зарослей макрофитов бухты Петрокрепость. Показано, что различные биотопы, находящиеся близко (сотни метров), более сходны по видовому составу гидробионтов, чем одинаковые биотопы, разнесенные на десятки километров. Исследованы: пространственная неоднородность в распределении гидробионтов; активные и пассивные суточные горизонтальные и вертикальные миграции мезопланктона, бентоса, бактерио- и фитопланктона, простейших. Обнаружены комплексы факторов (абиотических и биотических), влияющие на распределение различных групп гидробионтов.

Ключевые слова: Ладожское озеро, бухта Петрокрепость, литоральная зона, пространственное распределение гидробионтов, активные и пассивные суточные горизонтальные и вертикальные миграции бактерио-, фито-, мезопланктона, простейших, макро- и мейобентоса, миграции рыбы.

**D. S. Dudakova, N. V. Rodionova, E. V. Protopopova, L. L. Kapustina,
D. S. Bardinsky. STRUCTURE AND DYNAMICS OF AQUATIC ORGANISMS
IN THE LITTORAL ZONE OF PETROKREPOST BAY (LAKE LADOGA)**

The study of spatiotemporal distribution of aquatic communities was conducted in the shallow part of the littoral zone of Petrokrepost Bay of Lake Ladoga for three years (from 2010 to 2012). The study covered three types of habitats gradually changing as depth increased: littoral reed beds, zone of emergent vegetation, dominated by *Potamogeton perfoliatus*, and unvegetated zone (sand). The morphometric description and characteristics of macrophytes in Petrokrepost Bay are presented. It is shown that different habitats which are closely located (within hundreds of meters) are more similar in terms of aquatic species composition than the same habitats separated by tens of kilometers. The following aspects have been studied: spatial heterogeneity in the distribution of aquatic organisms; active and passive circadian horizontal and vertical migrations of mesoplankton, benthos, bacterio- and phytoplankton, and protozoa. The set of abiotic and biotic factors affecting the distribution of different groups of aquatic organisms has been detected.

Key words: Lake Ladoga, littoral zone, Petrokrepost Bay, spatial distribution of aquatic organisms, active and passive circadian horizontal and vertical migration of bacterio-, phyto-, mesoplankton, protozoa, macro- and meiobenthos, fish migration.

Введение

Литоральная зона достигает в Ладожском озере глубины 8,4 м. Здесь наиболее сильно проявляются последствия динамического воздействия водных масс, создаются специфические температурные и кислородные условия, характеризующиеся широкой суточной и сезонной амплитудой колебаний [Литоральная зона..., 2011].

В распределении всех групп гидробионтов проявляется агрегированность, которая является стратегией, позволяющей получать максимальные энергетические выгоды при существовании в водной среде [Поддубный, 1971], и связана с пятнистостью распределения биотопов [Экологические факторы..., 1993]. Устойчивая агрегированность планктона и бентоса и их пространственная неоднородность подтверждены многими исследователями [Гительзон и др., 1991; Снитко, 2004; Васечкина, 2007; Чертопруд и др., 2007; Мокиевский, 2009]. Особенности распределения организмов значительно меняются в зависимости от масштабов исследований (от см до км). Для разных групп сообществ эти масштабы разные. Они различны даже для разных видов в пределах сообщества [Мокиевский, 2009]. На формирование пространственной структуры исследованных сообществ влияют как абиотические, так и биотические факторы. Для планктонных организмов водная толща не является однородной средой, а представляет собой своеобразные «ландшафты», сформированные водными массами с разными температурными и химическими характеристиками [Протасов, 2011]. Важными факторами, особенно для распределения донных организмов, являются рельеф и микротопография дна [Кузнецов, 1980; Экологические факторы..., 1993; Протасов, 2011]. Некоторые авторы отмечают, что сильная вариабельность состава таксоценов между разными местообитаниями, а иногда и в пределах одного биотопа, существенно зависит от биотических взаимодействий или имеет вероятностный характер [Чертопруд и др., 2007].

Для многих видов гидробионтов отмечены миграции, которые могут быть как вертикальными, так и горизонтальными. В качестве основных факторов, вызывающих миграции, называют свет, пищу, температуру, пресс хищников, размножение, набор суммы температур,

необходимый для развития в условиях холодноводного водоема, циркадные ритмы [Виноградов, 1959; Эрхард, Сежен, 1984; Lindström, 1992; Rahkola et al., 1999; Burkset et al., 2002; Тахтеев и др., 2004; Мишарин и др., 2006; Семенченко, Разуцкий, 2009; Гиричева, 2013]. В Ладожском озере ранее изучались только миграции зоопланктона в пелагиали [Rahkola et al., 1999].

Цель исследования – выявить особенности пространственного распределения гидробионтов разных трофических групп и суточные изменения численности, биомассы и структуры сообществ с учетом различных абиотических факторов и биотических взаимоотношений внутри сообществ доминантных видов основных биотопов литорали бухты Петрокрепость Ладожского озера.

Материалы и методы

Батиметрическая характеристика бухты Петрокрепость и геоботанические особенности ее литоральной зоны

Исследования проводились в бухте Петрокрепость Ладожского озера. Согласно лоции, бухта расположена между мысом Морьин Нос и мысом Песоцкий Нос [Лоция...] (рис. 1, А). Общая площадь губы Петрокрепость, вычисленная по морфометрической модели Ладожского озера [Науменко, 2013], составляет 661,68 км² (3,72% от общей площади Ладожского озера без островов). Проведенные вычисления показали, что под глубинами 5 м и менее занято 64,09%, а под глубинами менее 2 м – 26,34% общей площади губы (рис. 1, Б).

Вся прибрежная литораль характеризуется схожими ландшафтными условиями и биотопами. Мелководная литораль имеет ряд особенностей: 1. Наличие тростниковых зарослей (тростник обыкновенный *Phragmites australis* (Cav.)) шириной от 2–8 до нескольких сотен метров. К группировкам тростника примыкают ценозы камыша озерного (*Schoenoplectus lacustris* (L.)). Площадь каждого ценоза колеблется от десятков до сотен квадратных метров и составляет для этих двух видов 55% общей площади зарослей; 2. Наличие больших площадей, заросших погруженной высшей водной растительностью, среди которой основными доминантами являются рдест пронзеннолистный (*Potamogeton perfoliatus* L.) и рдест



Рис. 1. Физическая (А) и батиметрическая (Б) карты бухты Петрокрепость.
 Б: 1 – глубины более 5 м; 2 – от 2 до 5 м; 3 – менее 2 м

злаковый (*Potamogeton gramineus* L.) (33% общей площади зарослей, что превышает 50 км²) [Распопов, 2011].

Полигон, где проводились суточные исследования, представлял собой участок типовой для большей части мелководной литорали бухты Петрокрепость. Здесь отмечена характерная для губы смена видов макрофитов с увеличением глубины (рис. 2). Особенностью полигона было близкое расположение Кошкинского фарватера, отличающегося более высокой скоростью течения и воздействием на литораль корабельных волн при прохождении судов по фарватеру.

Время проведения исследований и местоположение станций

Исследования проводились в июле 2010 г. и в июне 2011–2012 гг. в период белых ночей.

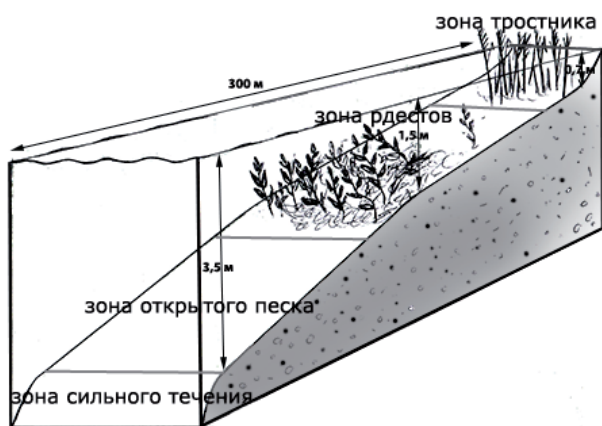


Рис. 2. Блок-диаграмма исследуемого участка литорали бухты Петрокрепость в районе Кошкинского фарватера, демонстрирующая взаимное пространственное распределение биотопов (ориг.)

Сведения по местоположению и описание изученных станций приведены в табл. 1. Географическое местоположение показано на рис. 1, А.

В 2010 году (26–28 июля) работы проводились на четырех станциях, расположенных в зарослях тростника и охватывающих западную, южную и восточную части бухты. Отбор проводился однократно в дневное время. В 2011 (21–22 июня) и в 2012 (27–28 июня) годах на литорали западного берега бухты на полигоне вблизи Кошкинского фарватера (Кошкинский полигон) проводились суточные исследования на трех станциях: ст. 1 (глубина 0,7 м, заросли тростника), ст. 2 (глубина 1,5 м, заросли рдеста), ст. 3 (глубина 3 м, свободная от растительности, открытый песок). Расстояние между станциями составляло около 100 м. Были проведены предварительные рекогносцировочные подводные исследования для изучения рельефа дна и распределения высшей водной растительности. Исследования проводились в период «белых ночей», условия освещенности были приблизительно одинаковыми, за исключением полночи в 2010 г., когда из-за низкой облачности наблюдалось полное затемнение. Проведена четырехкратная съемка с выбором моментов резкого изменения или крайних состояний освещенности, которые могут значительным образом влиять на поведение водных организмов: в 13.32 (полдень, максимум освещенности), 23.30 (закат, резкое снижение освещенности), 01.42 (полночь, минимум освещенности) и 03.55 (восход, резкое повышение освещенности) (время дано по Гринвичу). Погодные условия были достаточно схожи в оба года и характеризовались слабыми южными, юго-западными и западными ветрами в дневное и вечернее время, штилевой погодой ночью

Таблица 1. Местоположение и некоторые характеристики исследованных станций губы Петрокрепость

Станция	Координаты	Год	Глубина, м	Тип биотопа
Ст. Л2	59°54,829; 31°12,376	2010	1,0	тростник
Ст. Л3	59°54,256; 31°22,526	2010	1,2	тростник
Ст. Л4	59°57,08; 31°33,129	2010	0,6	тростник
Ст. Л5	60°01,197; 31°32,628	2010	0,7	тростник
Ст. 1	59°58,390; 31°4,157	2011–2012	0,7	тростник
Ст. 2	59°58,354; 31°4,329	2011–2012	1,5	рдест
Ст. 3	59°58,318; 31°4,477	2011–2012	3,5	открытый песок

и на восходе, слабой и средней облачностью. В 2011 г. часто наблюдались небольшие кратковременные осадки.

Методы отбора проб и объем исследования

В 2010 году исследовались сообщества фито-, зоопланктона и мейобентоса. В 2011 и 2012 гг. отбирались пробы бактерио-, фито-, прото- и мезопланктона, мейо- и макробентоса, видовой состав и количество рыб. Пробы бактерио-, фито-, прото- и мезопланктона отбирали батометром Рутнера ($V_{бак} = 0,1$ л, $V_{фито} = 1$ л, $V_{зоо} = 5$ л, $V_{прост} = 0,5$ л) с глубин: на ст. 1 – 0,5 м; на ст. 2 – поверхность, 0,7 м, 1,5 м; на ст. 3 – поверхность, 1,5 м, 3 м. Всего отобрано и проанализировано проб: 72 – бактериопланктона, 76 – фитопланктона, 28 – простейших, 76 – зоопланктона, 56 – мейобентоса, 48 – макробентоса.

Планктонные и бентосные пробы обрабатывали в лаборатории по общепринятым методикам [Курашов, 2007; Методические рекомендации..., 1981; Hobbie et al., 1977]. Пробы фитопланктона фиксировали раствором Люголя с последующим добавлением формалина. Пробы бактерио- и мезопланктона фиксировали 40%-м формалином (разбавление до 5 и 10% соответственно). Пробы протозойного планктона обрабатывались в живом виде по общепринятой гидробиологической методике [Локоть, 1987; Хлебович, 1997]. При обработке проб инфузории разделяли на группы по размерам: мелкие (до 40 мкм), средние (40–100 мкм), крупные (100–200 мкм) и группа инфузорий размером свыше 200 мкм. Отбор мейо- и макробентосных проб проводился дночерпателем Экмана–Берджа с площадью сечения 250 см². Пробы фиксировались 40%-м формалином (разбавление до 3–5%) и промывались через капроновую сеть диаметром 80 мкм. Пересчет биомассы в энергетический эквивалент производился исходя из соотношений массы сухого вещества и калорийности сухого вещества для различных сообществ

[Алимов, 1989]. Для учета плотности рыб использовался эхолот марки Lowrance X-4. Подсчитывалось количество сигналов в единицу времени на глубинах более 2,5 м. Проведено восемь 5-минутных прогонов эхолота для определения плотности рыбы. Выловлено 18 рыб для определения видового состава ихтиофауны и пищевого спектра. Параллельно с отбором гидробиологических проб проводилось измерение температуры воды и отбор проб для определения кислорода и pH. Содержание растворенного в воде кислорода определяли скляночным методом [Алекин и др., 1973]. Интенсивность гидродинамического воздействия на различные участки полигона и в отдельных слоях воды оценивалась в баллах от 1 до 4. Принималось, что минимальной сила гидродинамического воздействия была в зарослях рдеста и в придонных слоях воды, а максимальной – на станции вблизи Кошкинского фарватера и в поверхностных слоях воды. Статистическая обработка данных проводилась с использованием программной среды Statistica 8. Для оценки значимости различий исследованных количественных показателей использовался t-критерий Стьюдента; для исследования влияния одной или нескольких качественных переменных (факторов) на количественные характеристики исследуемых сообществ в течение суток применялся дисперсионный анализ и его непараметрический аналог – критерий Крускала–Уоллиса. Степень связи этих показателей с изучаемыми факторами среды оценивалась с помощью корреляционного и регрессионного анализов.

Результаты

Характеристика сообществ исследованного полигона

В табл. 2 и 3 приведены основные данные по сообществам полигона. Следует отметить невысокую численность и биомассу планктона, что связано со сроками проведения исследования (конец июня). В видовом отношении

наиболее богаты мейобентос (62 вида) и зоопланктон (56 видов).

Развитие фитопланктона характеризовалось преобладанием золотистых, зеленых и синезеленых водорослей, на долю которых приходилось в среднем 42,6% суммарной численности и 66,5% биомассы водорослей. Из золотистых доминировала *Uroglena americana* Calkins. Интенсивное развитие этого вида является характерной особенностью бухты Петрокрепость [Летанская, Протопопова, 2008]. Из золотистых доминантом также был *Dinobryon divergens* O. E. Imhof. Из других групп водорослей доминировали зеленые: *Pseudosphaerocystis lacustris* (Lemmermann), *Sphaerocystis Schroeteri* Chodat, *Dictiosphaerium pulchellum* H. C. Wood; из синезеленых – *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs; из криптофитовых – *Rhodomonas lacustris* Pascher & Ruttner. Примерно 6% биомассы приходилось на нанофитопланктон с объемом клеток 2–20 мкм, 16% – на размерную группу 20–30 мкм, 3% – 30–60 мкм и 75% – более 60 мкм. Зоопланктон был представлен простейшими, коловратками, клadoцерами, циклопами и калянидами. У простейших доминировали два вида – *Strobilidium viride* Stein и *Utricha farcta* Clap. & Lachmann. В мезопланктоне доминировали по численности *Synchaeta* sp., *Conochilus hippocrepis* (Schrank), *Kellicottia longispina* (Kellicott), *Bosmina longispina* (Leydig), *Thermocyclops oithonoides* (Sars), *Nauplii*. Основу мезопланктона по численности – от 25 до 89% – составляли коловратки. В биомассе от 17 до 80% приходилось на *Asplanhna priodonta* (Gosse). В некоторые сроки значительно развития (до 51% в общей численности и до 70% в общей биомассе) достигали ветвистые рачки. В 2011 г. в планктоне исследуемой литорали доля веслоногих рачков была в 2 раза выше, чем в 2012 г.

Мейобентос включал 14 систематических групп. По численности доминировали нематоды (от 23,9 до 92,7% от общей численности; в среднем – 71,7%); по биомассе – моллюски (от 1,0 до 73,2%; в среднем – 29,1%), амфиподы, представленные в мейобентосе младшими возрастными (от 2,0 до 77,5%; в среднем – 22,6%) и олигохеты (от 0,8 до 51,0%; в среднем – 19,2%). Самой богатой по числу видов группой были хирономиды. Доминировало 6 видов (см. табл. 3). В составе макробентоса отмечено 9 систематических групп. По численности доминировали олигохеты (34,0%) и амфиподы (23,1%); доминанты по биомассе – амфиподы, олигохеты и моллюски (27,4; 25,6 и 22,9% соответственно). Амфиподы были представлены одним видом – *Gmelinoides*

fasciatus (Stebbing). Среди хирономид наиболее многочисленны были таниподины, среди олигохет – тубифициды.

Вклад отдельных компонентов планктонных и бентосных сообществ по энергетическому эквиваленту веса был распределен следующим образом: бактериопланктон – 6,96% (0,14–1,47 ккал/м²); фитопланктон – 5,97% (0,13–1,17 ккал/м²); планктонные беспозвоночные – 2,41% (инфузории – 0,59% (0,01–0,22 ккал/м²), мезопланктон – 1,82% (0,02–0,44 ккал/м²)); донные беспозвоночные – 84,65% (макробентос – 71,18% (0,37–16,52 ккал/м²), мейобентос – 13,47% (0,19–3,50 ккал/м²)). Максимум суммарной биомассы бактерий, фитопланктона и водных беспозвоночных был сосредоточен на ст. 1 в зарослях тростника (табл. 4), более низкая величина биомассы отмечена на ст. 2, а в зоне открытого песчаного биотопа на ст. 3 биомасса была наименьшей.

Ихтиофауна на изучаемом полигоне была представлена двумя видами – *Rutilus rutilus* (плотва) и *Perca fluviatilis* (окунь), популяции которых состояли из разноразмерных и разновозрастных особей.

Видовые различия сообществ разных биотопов литорали бухты Петрокрепость в зависимости от масштабов (расстояния) между станциями)

В литорали бухты Петрокрепость отмечено высокое видовое богатство планктона и бентоса. С использованием коэффициента Серенсена–Чекановского было проведено сравнение фито-, зоопланктона и мейобентоса в разных частях водной толщи и дна в пределах исследованных полигонов (рис. 3). Для Кошкинского полигона, где исследовались близко расположенные биотопы, по видовому составу наиболее сильно отличается участок, прилегающий непосредственно к береговой линии (ст. 1, см. рис. 1), имеющий минимальные глубины и максимально прогреваемый. Здесь в среднем для всех сообществ значение коэффициента Серенсена–Чекановского было 0,59, тогда как для ст. 2 и 3 этот показатель составил 0,71. Максимальные различия наблюдались по зоопланктону, минимальные – по фитопланктону.

Кроме того, поскольку в бухте Петрокрепость наиболее характерным биотопом для глубины 0,3–1 м является тростник, было проведено сравнение видового состава трех сообществ на различных далеко удаленных станциях, охватывающих данный биотоп (см. рис. 1, ст. Л1, Л2, Л3). Было выявлено, что

Таблица 2. Численность (млн кл./м³) бактериопланктона в среднем за два года

Местоположение	N
Ст. 1	3,89 ± 0,22
Ст. 2	1,71 ± 0,09
Ст. 3	1,24 ± 0,11
Среднее по полигону	2,28 ± 0,16

Таблица 3. Описание сообществ полигона в среднем за два года

Группа и ее компоненты	Численность и биомасса		Число видов	Доминанты
	N	B		
Фитопланктон	3581 ± 135,0	0,81 ± 0,035	42	7 видов
Диатомовые	116 ± 17,3	0,12 ± 0,015	9	<i>Uroglena americana</i>
Зеленые	309 ± 39,3	0,20 ± 0,022	13	<i>Pseudosphaerocystis lacustris</i>
Желтозеленые	22 ± 6,1	0,02 ± 0,008	1	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>
Криптофитовые	291 ± 19,6	0,10 ± 0,008	2	<i>Dinobryon divergens</i>
Синезеленые	595 ± 87,4	0,07 ± 0,001	6	<i>Sphaerocystis schroeteri</i>
Золотистые	2241 ± 106,6	0,28 ± 0,012	4	<i>Rhodomonas lacustris</i>
Динофитовые	6 ± 2,0	0,01 ± 0,003	7	<i>Dictiosphaerium pulchellum</i>
Эвгленовые	1 ± 0,3	0,004 ± 0,001	1	
Простейшие	1547 ± 109,5	0,11 ± 0,013	6	3 вида
Мелкие инфузории	478 ± 37,8	0,01 ± 0,001		<i>Strobilidium</i> sp.
Средние инфузории	1000 ± 69,0	0,07 ± 0,007		<i>Strombidium</i> sp.
Крупные инфузории	69 ± 18,6	0,03 ± 0,007		<i>Urotricha farcta</i>
Зоопланктон	33,7 ± 2,15	0,44 ± 0,047	56	7 видов и групп
Коловратки	20,0 ± 1,58	0,25 ± 0,033	24	<i>Asplanhna priodonta</i>
Кладоцеры	5,3 ± 0,55	0,13 ± 0,020	25	<i>Synchaeta</i> sp.
Циклопы	4,7 ± 0,37	0,03 ± 0,003	3	<i>Conochilus hippocrepis</i>
Каляниды	3,3 ± 0,55	0,04 ± 0,010	4	<i>Kellicottia longispina</i> <i>Bosmina longispina</i> <i>Thermocyclops oithonoides</i> <i>Nauplii</i>
Мейобентос	31,8 ± 3,75	1,15 ± 0,183	62	6 видов
Нематоды	22,9 ± 2,95	0,02 ± 0,004	1	<i>Gmelinoides fasciatus</i>
Олигохеты	1,7 ± 0,52	0,28 ± 0,075	7	<i>Chaetogaster langi</i>
Хирономиды	1,8 ± 0,34	0,14 ± 0,030	20	<i>Candona candida</i>
Кладоцеры	1,6 ± 0,48	0,05 ± 0,014	13	<i>Monospilis dispar</i>
Циклопы	0,4 ± 0,16	0,01 ± 0,003	8	<i>Chidorus gibbus</i>
Амфиподы	0,9 ± 0,31	0,25 ± 0,098	1	<i>Cladotanytarsus mancus</i>
Остракоды	1,5 ± 0,42	0,07 ± 0,019	7	
Гарпактициды	0,4 ± 0,08	0,004 ± 0,001	4	
Моллюски	0,3 ± 0,06	0,33 ± 0,066	3	
Прочие	0,2 ± 0,05	0,01 ± 0,004	5	
Макробентос	2,6 ± 0,34	6,28 ± 0,728	30	4 вида и группы
Олигохеты	0,9 ± 0,28	1,61 ± 0,427	6	<i>Gmelinoides fasciatus</i>
Хирономиды	0,4 ± 0,11	0,49 ± 0,021	8	<i>Cladotanytarsus mancus</i>
Амфиподы	0,6 ± 0,19	1,72 ± 0,502	1	<i>Tubificidae gen. sp. juv.</i>
Моллюски	0,2 ± 0,07	1,44 ± 0,453	3	<i>Bivalvia</i>
Ручейники	0,1 ± 0,07	0,85 ± 0,746	4	
Прочие	0,4 ± 0,06	0,17 ± 0,089	9	
Ихтиофауна				2 вида
Окунь	–	–	2	<i>Perca fluviatilis</i>
Плотва				<i>Rutilus rutilus</i>

Примечание. N – численность, тыс. экз./м³ для планктона, тыс. экз./м² для бентоса; B – биомасса, г/м³ для планктона, г/м² для бентоса; «-» – количественные данные отсутствуют.

Таблица 4. Биомасса (в энергетическом эквиваленте) исследованных сообществ

	Ст. 1		Ст. 2		Ст. 3	
	M ± m	CV	M ± m	CV	M ± m	CV
Бактериопланктон	1,12 ± 0,063	9,4	0,49 ± 0,025	1,5	0,36 ± 0,031	2,3
Фитопланктон	0,63 ± 0,052	6,6	0,55 ± 0,028	1,9	0,51 ± 0,037	3,3
Простейшие	0,02 ± 0,002	0,003	0,03 ± 0,007	0,063	0,02 ± 0,004	0,024
Зоопланктон	0,25 ± 0,004	52,0	0,13 ± 0,002	63,5	0,13 ± 0,001	31,7
Макрозообентос	6,33 ± 1,501	67,0	7,83 ± 0,915	33,0	5,95 ± 1,715	81,5
Мейобентос	1,00 ± 0,353	99,6	0,98 ± 0,222	39,3	0,62 ± 0,199	31,7

Примечание. M – средняя арифметическая, ккал/м³ для планктона, ккал/м² для бентоса; CV – коэффициент вариации, %.

видовое сходство фито-, зоопланктона и мейобентоса в пределах однотипных биотопов, разнесенных в пространстве на десятки километров, ниже, чем между близко расположенными, но разными биотопами. Среднее значение коэффициента Серенсена–Чекановского для масштаба сотен метров составило $0,63 \pm 0,024$ (CV = 16,3), тогда как для десятков километров – $0,47 \pm 0,035$ (CV = 31,6). Различия достоверны ($p = 0,000\ 907$).

Пространственно-временные изменения численности гидробионтов

В течение суток в большей или меньшей степени наблюдались изменения численности всех групп гидробионтов в различных слоях воды на разных участках полигона. Все перемещения планктона были разделены на пассивные, характерные для большинства водорослей, бактериопланктона, а также для

простейших и мезопланктона при гидродинамическом воздействии, и на активные, свойственные простейшим, мезопланктону, некоторым бентосным беспозвоночным и рыбам.

Поскольку расстояние между станциями составляло примерно 100–150 м, горизонтальные перемещения рассматривались только для активных мигрантов, способных преодолевать такие расстояния. Оценка наличия миграции проводилась по изменению численности вида в заросших и открытом участках в разные периоды суток. У мезопланктона наличие явных горизонтальных суточных миграций было показано для *Bosmina longispina* (в оба года), *Thermocyclops oithonoides* и науплий циклопов (в 2011 г.), *Asplanhna priodonta* и *Polyarthra dolichoptera* (2012 г.) (рис. 4).

В бентосе горизонтальные миграции отмечены для амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (рис. 5), а также для массовых видов хирономид

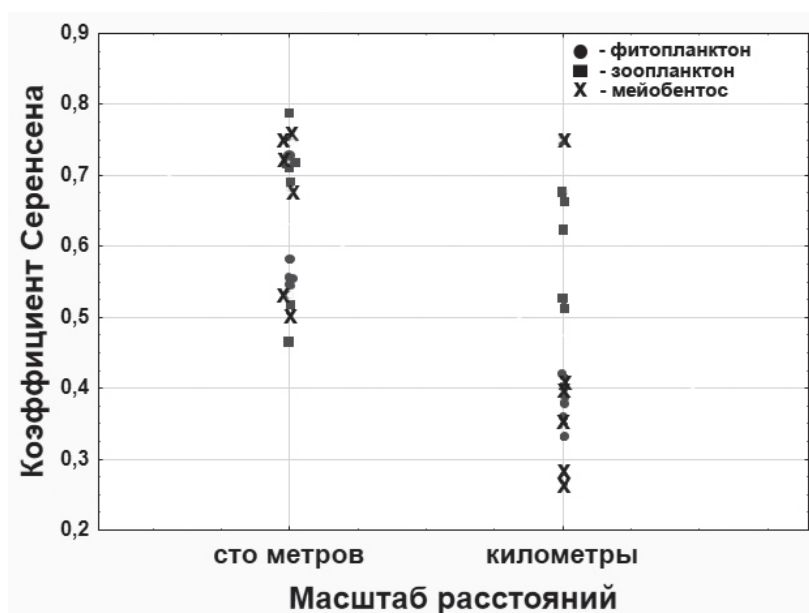


Рис. 3. Значение коэффициента Серенсена–Чекановского для фито-, зоопланктона и мейобентоса для разных масштабов расстояний

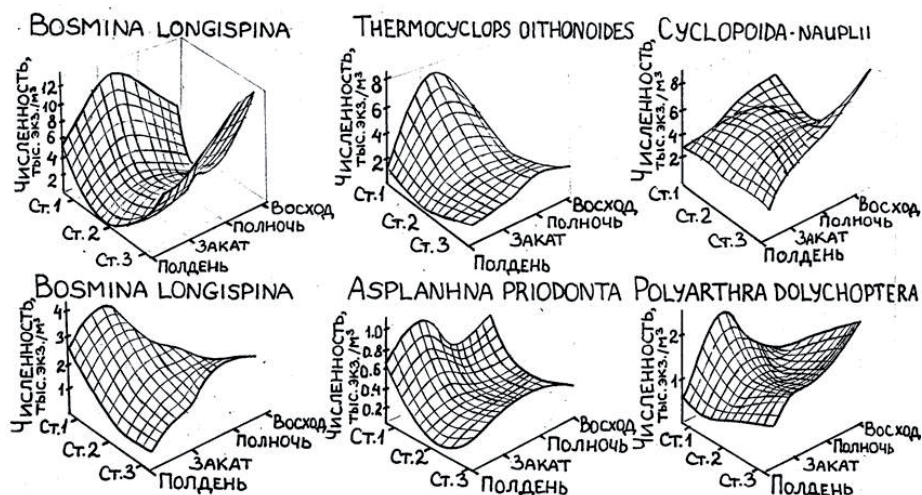


Рис. 4. Изменение плотности некоторых мезопланктонных видов на разных участках полигона в течение суток

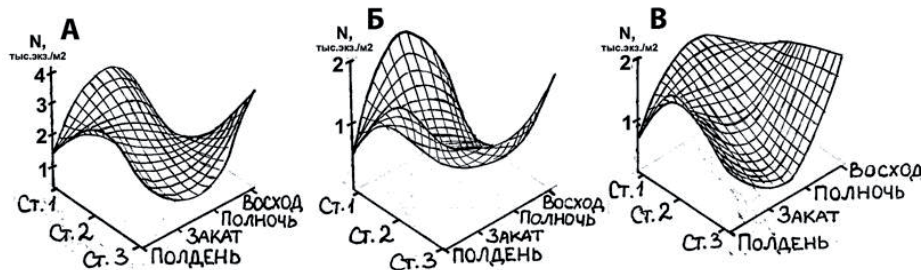


Рис. 5. Изменение плотности амфипод на разных участках полигона в течение суток. А – все размерные группы сообщества амфипод; Б – старшие возрасты, относящиеся к макробентосу; В – молодь

и кладоцер. Если в дневное время эти виды укрывались в зарослях рдеста, то на закате и ночью было отмечено их перемещение к берегу к зарослям тростника, из укрытия более защищенного к менее защищенному. К восходу наблюдалось обратное движение в сторону наибольших из рассматриваемых в исследовании глубин. У амфипод отмечены возрастные различия в степени миграционной активности. Для взрослых особей была характерна более высокая плотность на определенных участках полигона в течение суток по сравнению с молодью (см. рис. 5, Б и В).

Характер и размах миграций по годам изменялись как у планктона, так и у бентоса. Вероятно, это было связано с различием в интенсивности и контрастности изменения дневной и ночной освещенности. Если июнь 2011 г. характеризовался светлым днем и абсолютной темнотой в полночь, то в июне 2012 г. различия были более сглажены, ночью было достаточно светло, и амплитуда миграционных перемещений была меньше, чем в предыдущем году.

Так же, как в случае горизонтальных перемещений, суточные миграции гидробионтов

по вертикали были более выражены в 2011 г. Эта оценка сделана на основании разницы между минимальными и максимальными значениями относительной численности в отдельных слоях воды. Поскольку глубины полигона были невелики, максимальное расстояние между изучаемыми слоями воды составляло 1,5 м. Было показано, что закономерные изменения плотности гидробионтов различных групп наблюдаются даже на таких малых глубинах в пределах литоральной зоны. Но для редких и малочисленных видов планктона четкой картины пространственных изменений по вертикали выявить не удалось, наблюдаемые различия имели случайный характер. Закономерности пространственных изменений удалось показать для некоторых групп и доминантных видов. В фитопланктоне было обнаружено два вида (*Uroglena americana* и *Dinobryon divergens*) с выраженными изменениями вертикального распределения максимальной плотности в течение суток (рис. 6). Однако значимые различия численности ($p < 0,05$) в разных слоях воды были выявлены с помощью дисперсионного анализа только для второго вида. Для

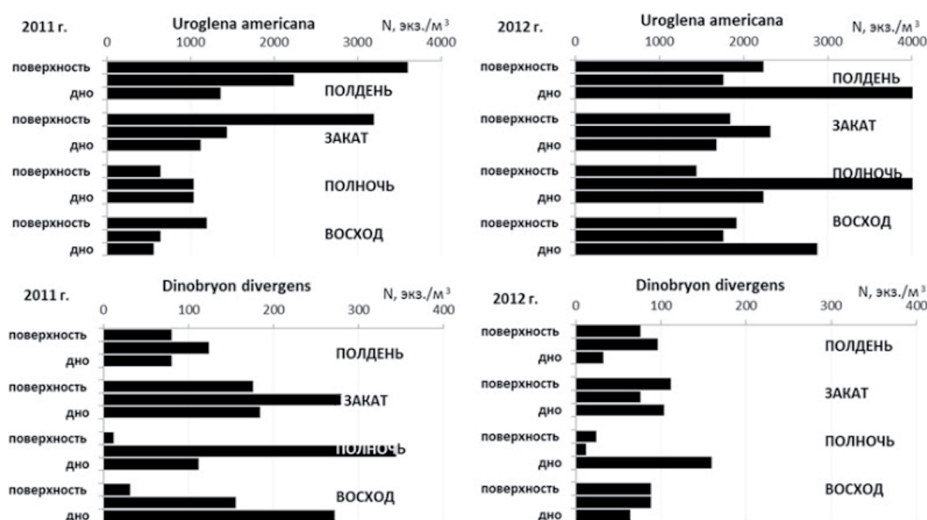


Рис. 6. Суточное вертикальное изменение плотности двух доминантных видов фитопланктона на участке литорали глубиной 3,5 м

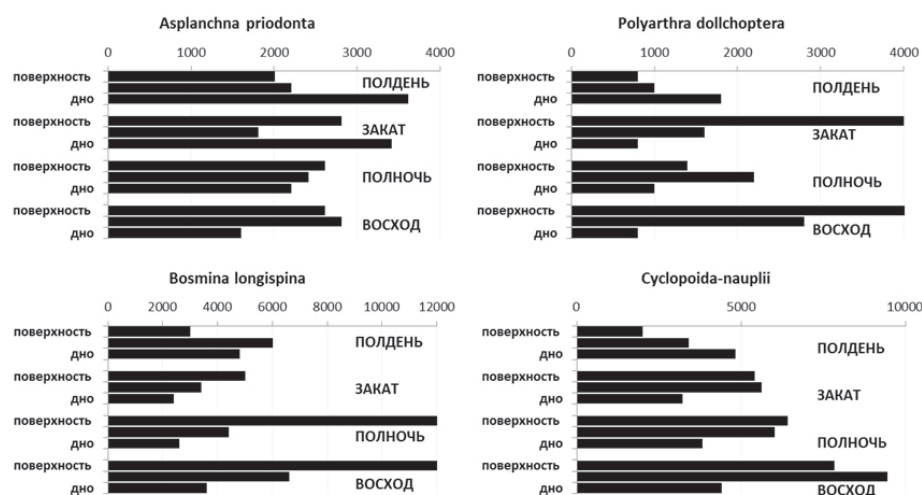


Рис. 7. Суточное вертикальное изменение плотности доминантных видов мезопланктона на участке литорали глубиной 3,5 м

обоих видов характерно, что в ночное время максимум плотности перемещался в нижние слои воды. Подобные изменения обнаружены и для бактериопланктона, но статистически достоверных различий выявлено не было.

У инфузорий отмечен вечерний подъем в верхний горизонт и опускание в срединный слой в полночь, как в зарослях рдеста, так и на станции открытой литорали на глубине 3,5 м. Для зарослей рдеста также характерен еще один подъем к поверхности на восходе и опускание в срединный слой в полдень. Вертикальные миграции мезопланктона были показаны для всех групп, встречающихся в бухте: коловраток, кладоцер и копепод. На рисунке представлены суточные перемещения некоторых видов мезопланктона

(рис. 7). В полдень для всех видов характерно предпочтение срединных и придонных слоев воды. На закате *A. priodonta* концентрируется у поверхности и у дна; в полночь она относительно равномерно распределена в толще воды, а на восходе заметно ее перемещение в срединные и поверхностные слои. *P. dolichoptera* опускается в толщу воды в полночь, предпочитая поверхностные слои во все остальное время суток. Большинство особей *B. longispina* от заката до рассвета остаются в поверхностных слоях, при этом характер распределения босмины в толще воды остается неизменным. На закате основная масса науплиев перемещается из придонного горизонта в толщу воды и остается здесь до полудня.

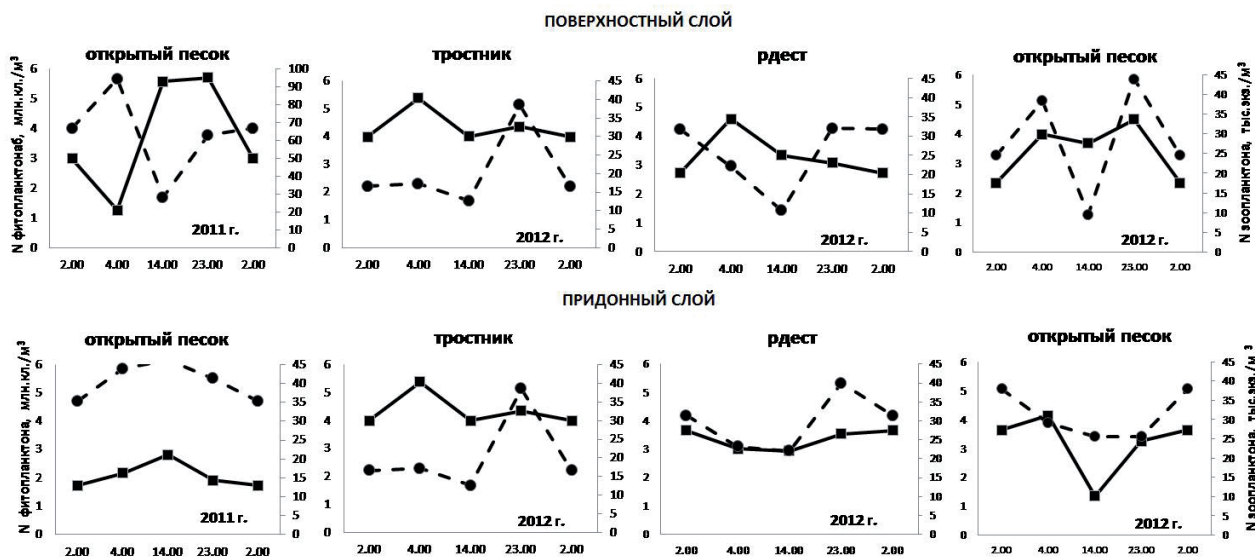


Рис. 8. Суточное изменение общей численности поверхностного и придонного фито- (сплошная кривая; левая шкала) и мезопланктона (пунктирная кривая; правая шкала)

Сопоставление изменений общей численности фитопланктона и мезопланктона в течение суток в поверхностном и придонном слоях воды показано на рис. 8. Для обоих лет отмечалось снижение мезопланктона в поверхностном слое воды на всех станциях в полуденное время. В 2011 г. это снижение сопровождалось подъемом численности фитопланктона, а в 2012 г. наблюдалось синхронное снижение численности мезо- и фитопланктона к астрономическому полудню (13.52). Примечательно, что сходные тенденции отмечались в 2012 г. и в придонном слое воды.

У донных беспозвоночных вертикальные миграции в толщу воды наблюдались во все периоды наблюдений. Наиболее часто их совершали представители следующих систематических групп: Nematoda, Oligochaeta (*Chaetogaster langi* Bretscher, *Piguitiella blanci* (Piguet)), Chironomidae (*Cryptochironomus* sp., *Psectrocladius simulans* Johan, *Microcricotopus bicolor* (Tshernovskij) и *Cladotanytarsus mancus* (Kieffer)), Ostracoda (*Candona* sp., *Cytherissa lacustris* G. O. Sars), Harpacticoida (*Attheyella crassa* (G. O. Sars)), Amphipoda (*Gmelinoides fasciatus*) и Ephemeroptera. Максимальную миграционную активность представители мейобентоса проявляли в зарослях рдеста, тогда как в тростнике (ст. 1) и на свободном от растительности участке (ст. 3) она была ниже. На ст. 2 наибольшее количество систематических групп совершали миграции в толщу воды на закате, на двух других станциях – в полуденное время. Для ст. 3 отдельно следует отметить относительно многочисленный переход

в толщу воды остракод в полуночное время и на рассвете.

В период суточных наблюдений (по данным 2011 г.) плотность популяции рыб на участке с глубиной 3–4 м была неравномерной. В полдень с помощью эхолота было зафиксировано 64 сигнала, большая часть из которых (52) поступила с глубины 2 м. На закате суммарное количество рыбы увеличилось незначительно (77), ее концентрация отмечена в слое 0–2,5 м. В полночь и на восходе зарегистрировано соответственно 1 и 8 сигналов с эхолота, что предполагает перемещение рыбы в полночь у побережья, а с восходом на глубину.

Изменения биомассы исследованных сообществ в зависимости от абиотических и биотических факторов

В качестве абиотических факторов учитывали температуру воды, pH, содержание кислорода, а также интенсивность гидродинамического воздействия. Температура изменялась в пределах от 13,5 до 16,6°C в 2011 г. и от 15,0 до 17,7°C в 2012 г., pH – от 7,03 до 7,81, содержание кислорода – от 7,05 до 10,52 мг/л. Корреляционный анализ позволил выявить значимые корреляции по четырем группам гидробионтов – бактерио-, фито-, зоопланктону, а также мейобентосу.

Большую зависимость от факторов среды показали такие группы, как бактерио- и фитопланктон. Для первой группы выявлена положительная корреляция ($R_2 = 0,56$) с температурой и отрицательные с pH и содержанием кислорода ($R_2 = -0,76$ и $-0,82$ соответственно).

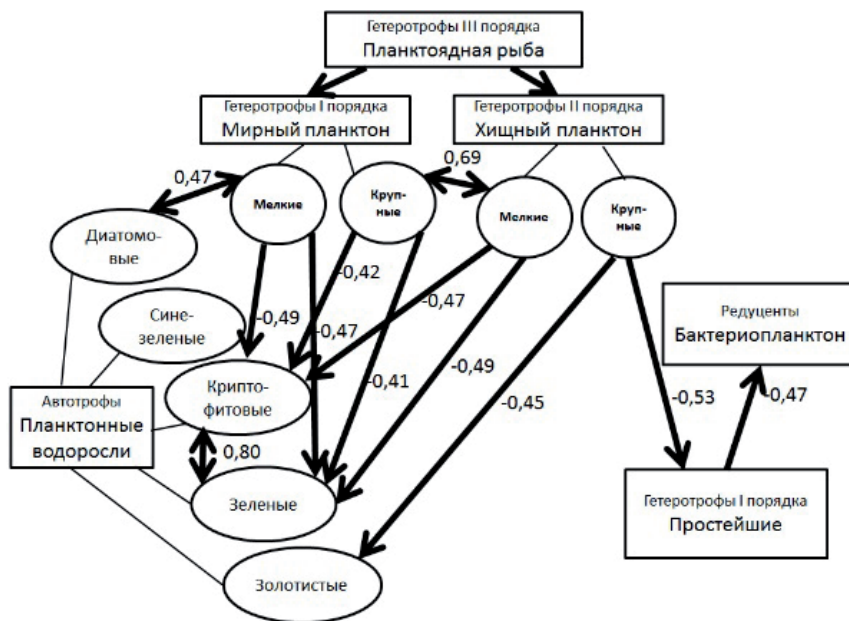


Рис. 9. Значимые корреляционные связи между разными группами планктона и характер пищевых связей

Для золотистых водорослей получена положительная корреляция ($R_2 = 0,50$) с температурой. У криптофитовых водорослей выявлена отрицательная связь с pH и содержанием кислорода ($R_2 = -0,72$ в обоих случаях), а у синезеленых корреляция с этими показателями положительная ($R_2 = 0,55$ и $0,45$ соответственно). Для зеленых водорослей отмечена отрицательная корреляция с интенсивностью гидродинамического воздействия ($R_2 = -0,41$) и содержанием кислорода ($R_2 = -0,46$). У зоопланктона значимые зависимости от исследованных факторов среды выявлены лишь для калянид (*Eudiaptomus gracilis*). Связь с температурой – отрицательная ($R_2 = -0,57$), а с содержанием кислорода и интенсивностью гидродинамического воздействия – положительная ($R_2 = 0,56$). Уровень значимости для всех вышеприведенных коэффициентов корреляции принимался менее $0,05$.

Из-за высокого видового разнообразия потенциальные спектры питания обитающих на полигоне гидробионтов очень широки. Поскольку донные сообщества были охвачены не полностью, мы не стали рассматривать их трофические связи в данной работе. В состав доминантного комплекса гидробионтов водной толщи были включены 8 видов фитопланктона и 10 зоопланктонных видов (6 видов коловраток, 2 вида клadoцер, один вид циклопов и один вид калянид).

Все доминантные виды были отнесены к определенным трофическим группам: 1. Автотрофы (все виды планктонных водорослей);

2. Гетеротрофы I порядка (растительоядные) мелкие (все коловратки, кроме аспланхны) и крупные (клагоцеры, в т. ч. *Bosmina longispina* и *Holopedium gibberum*, каляниды *Eudiaptomus gracilis*); 3. Гетеротрофы II порядка (хищные) мелкие (инфузории, *Asplanhna priodonta*) и крупные (циклопы *Thermocyclops oithonoides*); 4. Гетеротрофы III порядка (планктоноядные рыбы); 5. Редуценты (бактериопланктон). Были рассчитаны корреляционные связи между этими группами. Результаты представлены на рисунке 9. Указаны значения статистически значимых коэффициентов корреляции. Полученные связи в целом совпадают с составленной пищевой сетью и подтверждают наличие зависимости плотностей популяций от трофических связей.

Важными с точки зрения рассмотрения биотических связей являются полученные сведения по питанию рыб. Спектр питания окуня состоял из 11 видов: *Bosmina longispina*, *Eurythemora lacustris*, *Cyclops* sp., *Limnocalanus macrurus*, *Diaphanosoma brachiurum*, *Leptodora kindti*, *Daphnia cristata*, *Gmelinoides fasciatus*, *Chironomidae*, *Trichoptera*, *Oligochaeta*, икра, среди которых на первом месте был *Gmelinoides fasciatus* (90%). И только у самого мелкого окуня желудок был заполнен исключительно зоопланктоном (9 видов), 90% которого составил *Cyclops lacustris*. Из 8 видов зоопланктона (*Bosmina longispina*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina crassicornis*, *Cyclops* sp., *Limnocalanus macrurus*, *Daphnia cristata*, *Gmelinoides fasciatus*, *Chironomida*), обнаруженных в желудках

плотвы, 90% приходилось на долю *Bosmina longispina*. Степень наполнения желудочно-кишечного тракта у рыб была неодинаковая, и большинство особей плотвы, в отличие от окуней, были голодными. Процент питавшихся особей для плотвы составил 37,5%, для окуней – 80,0%. В целом можно предположить, что на изученном участке литорали рыбное население оказывает существенное влияние как на распределение бентосного сообщества (в первую очередь амфипод), так и на мезопланктон (клагоцер и копепоид).

Обсуждение

Пространственное распределение особей на литорали в диапазоне глубин от 0,7 до 3,5 м определяется биотопами, образуемыми макрофитами-доминантами, которые имеют поясную структуру, и рядом абиотических и биотических факторов. В течение суток на литорали отмечаются как пассивные (бактерио- и фитопланктон) под действием гидродинамических сил, так и активные перемещения – миграции, которые были выявлены для инфузорий, мезопланктона и бентоса.

Наиболее интенсивного развития сообщество бактериопланктона литорали бухты Петрокрепость достигало, как правило, в самой мелководной зоне у берега, где вода наиболее прогрета и отмечается большое количество крупных остатков отмирающих частей тростника, которые, вероятно, служат дополнительным источником органического вещества для бактерий. Показано, что на литорали размах суточных колебаний численности бактериопланктона (соотношение max и min величин численности) изменялся от 1,6 до 2,45 (в среднем 2 раза).

Распределение фитопланктона на исследованном полигоне бухты Петрокрепость не было подчинено одинаковым закономерностям в разные годы исследования. Суточные флуктуации численности для фитопланктона были незначительны – от 1,2 до 1,7 раза. Известно, что обилие фитопланктона определяют следующие основные факторы: освещенность, концентрация биогенных элементов, турбулентность, концентрация кислорода, межвидовые отношения в сообществе и выедание зоопланктоном. В литоральной зоне на распределение фитопланктона в основном оказывают влияние гидродинамика, кислородный режим, pH и освещенность. Синезеленые водоросли, имеющие газовые вакуоли (например, *Microcystis aeruginosa* Kützing, *Oscillatoria*, *Aphanisomenon flos-aquae* (L.) Ralfs), могут регулировать свою плавучесть, поэтому ночью они поднимаются

в поверхностные наиболее перемешанные слои воды, а днем рассеиваются в нижележащих слоях [Ibelings et al., 1991]. Результаты регрессионного анализа полученных нами данных по фитопланктону показали, что большую роль в распределении всех систематических групп фитопланктона играют абиотические факторы, причем у разных систематических групп водорослей ключевые факторы были неодинаковы. Синезеленые и зеленые нитчатые водоросли по распределению связаны с золотистыми водорослями и совместно дают увеличение плотности популяции. Реакция среды является важным фактором распределения криптофитовых, золотистых и синезеленых. Кислород является значимым фактором только для криптофитовых и золотистых водорослей. Влияние зоопланктона, в частности калянид и клугоцер, было выявлено как значимый фактор только для плотности популяции криптофитовых и зеленых водорослей. Эти две группы – основной кормовой объект для растительноядного планктона.

Пространственное распределение разных групп зоопланктона определялось различиями в предпочитаемых местообитаниях. Планктонные инфузории (доминирующая группа среди простейших) предпочитали заросли рдеста. Особенно выражена эта тенденция для средне-размерных видов инфузорий и крупных условно хищных видов *Strombidium virida* и *Strombidium mirabile*. Дисперсионный анализ показал статистическую значимость различий численности этой группы на разных станциях. Крупные формы полностью отсутствовали в зарослях тростника у берега. На этом участке полигона также было меньше среднеразмерных особей. Численность мелких форм (менее 30 мкм) была выше на наиболее глубоком участке, свободном от растительности. В целом для этой размерной группы инфузорий характерно более равномерное распределение по всему полигону с небольшими отличиями их численности на различных биотопах. Максимальная численность инфузорий отмечается в центральном и придонном слоях воды: мелких и средних инфузорий больше в срединном слое, крупных больше у дна. Суточные флуктуации значений численности составляли 1,2–5 раз. Для всех групп инфузорий (особенно для крупных) общий спад численности отмечен на закате, а значительное увеличение (особенно для мелких и крупных форм) – на восходе. Griniche [2012] указывает на значительную степень выедания инфузориями фитопланктона пико- и нанофракций. В условиях литорали в Ладожском озере мы не выявили подобных явлений,

тогда как для бактериопланктона и инфузорий такая связь в нашей работе была показана.

В мезопланктоне численность калянид, типично профундальных видов, равномерно снижалась с уменьшением глубины. В противоположность калянидам циклопы были более концентрированы в зарослях тростника. Остальные группы – клadoцеры и коловратки – не проявляли четкого пространственного предпочтения какого-либо из биотопов. По литературным данным, литоральные клadoцеры предпочитают различные местообитания, включая чистую литораль [Pennark, 1966], заросли погруженных макрофитов [Fryer, 1968] и различные типы донных поверхностей [DiFonzo, Campbell, 1988]. Послойное распределение разных групп в толще воды неодинаково. Если циклопы и каляниды концентрировались ближе к поверхности, а коловратки имели максимум плотности в срединном слое, то клadoцеры предпочитали придонные слои воды. Миграции зоопланктонных видов происходили во все сроки наблюдений и имели неодинаковый вектор направленности. Такая ситуация, как с пространственным распределением, так и с разнонаправленностью миграций, объясняется стремлением системы к снижению напряженности конкурентных отношений [Попченко, Попченко, 1981]. Суточные колебания общей численности мезопланктона составили 1,6–3,1 раза. Единственный фактор, оказавшийся значимым для мезопланктона, – это пищевые взаимодействия с фитопланктоном, что подтверждают результаты многих исследователей [Гутельмахер, 1986; Munshi, 1993; Семенченко, Разуцкий, 2009]. По результатам наших работ, проводимых в благоприятных погодных условиях, абиотические факторы (концентрация растворенного кислорода, температура воды, рН, гидродинамика) для мезопланктона оказались менее значимыми. Однако многие исследователи свидетельствуют о значимости для литорального мезопланктона таких факторов, как ветровое воздействие (способствует снижению агрегированности при высокой силе ветра), а также некоторых физико-химических параметров [George, 1989; Munshi, 1993].

Анализ распределения мейобентоса показал, что зарослей тростника многие группы этого сообщества (хириноиды младших возрастов, гарпактициды, клadoцеры, остракоды) избегают. Вероятно, во многом это определяется предпочтением данного биотопа амфиподами. Наибольшее концентрирование мейобентоса, как по общей численности, так и по плотности отдельных групп, отмечено в зарослях рдеста. Связано это, вероятно, с наличием укрытий,

образуемых растениями, концентрированием пищевых ресурсов в этой зоне, усложнением структуры микрорельефа дна. Также на данном биотопе отмечаются максимальные численности большинства групп макробентоса, кроме амфипод (максимальная плотность в зарослях тростника). Характерные отличия в предпочтении разных биотопов у молодежи и взрослых особей амфипод, проявившиеся на литорали бухты Петрокрепость, известны и для других водоемов [Емельянова, Таломеев, 2009]. Суточные горизонтальные миграции на исследованном нами участке литорали выявлены для амфипод, хириноид и клadoцер, а также прослежено перемещение в толщу воды бентосных олигохет, остракод, нематод, амфипод. Появление бентосных видов в толще воды (вертикальные миграции) – явление широко распространенное [Попченко, Попченко, 1981; Тахтеев и др., 2004; Краснова, 2006]. Ранее нами было показано, что на литорали Ладожского озера в зависимости от погодных условий выход их может снижаться или прекращаться совсем [Дудакова, Родионова, 2012]. Следует также отметить, что для распределения мейобентосных организмов характерна агрегированность, и она может проявляться в разных масштабах расстояний. Ранее для исследуемого полигона было показано, что в масштабах метров наиболее агрегированы нематоды, клadoцеры, олигохеты и остракоды, и степень их агрегированности связана прямой зависимостью с плотностью популяций. На распределение роющих и интерстициальных групп отмечено влияние микрорельефа, тогда как на эпибентосных клadoцер – скопленный детрита и типа микробиотопа. При сравнении более крупных масштабов более крупные пятна скоплений (сотни метров) образовывали олигохеты, амфиподы и нематоды, а скопления меньшего размера (метры – десятки метров) – клadoцеры [Дудакова, 2013а, б].

Пространственное распределение ихтиофауны на настоящий момент изучено недостаточно. Визуальные наблюдения на станции в зарослях тростника выявили присутствие в дневное время в мелководной части большого числа стай мальков численностью до 30 особей. На станции с максимальной глубиной в дневное время появлялись более крупные рыбы, концентрируясь в срединных слоях и поднимаясь на закате к поверхности. Ночью, по-видимому, происходило перемещение рыб в заросли рдеста и тростника. Подобную ночную миграцию мы наблюдали при проведении подводных исследований на литорали, поросшей тростником, в восточной части Ладожского озера. Согласно литературным данным,

пространственная структура местообитаний и агрегированность жертв играет важную роль для ихтиофауны [Поддубный, 1971; Экологические факторы..., 1993; Михеев, 2006].

Заключение

Особенностями бухты Петрокрепость, влияющими на пространственное распределение гидробионтов и свойственными только литорали южной части озера, являются: большая площадь, занятая малыми глубинами, и значительная площадь зарастания. Максимум суммарной биомассы всех исследованных групп гидробионтов приходится на прибрежные заросли тростника, только биомасса макробентоса и простейших (инфузорий) несколько выше в зарослях рдеста. Зона открытого песка на глубинах 3–4 м, сменяющая макрофиты, уступает им по количественным характеристикам. Показано, что различные биотопы, находящиеся близко (сотни метров), более сходны по видовому составу гидробионтов, чем одинаковые биотопы, разнесенные на десятки километров. На распределение организмов, пассивно перемещающихся в водной среде, основное влияние оказывают абиотические факторы (концентрация растворенного кислорода, pH, температура воды, гидродинамика). Тогда как на распределение активнодвигающихся гидробионтов (зоопланктон, зообентос) значительное влияние оказывают биотические факторы, в первую очередь пищевые взаимодействия, результатом которых являются миграции. Четко выраженные суточные миграции на литорали губы Петрокрепость выявлены для небольшого количества доминантных видов зоопланктона и для одного бентосного вида. Отмечены как горизонтальные, так и вертикальные перемещения. Выявлен ночной выход в толщу воды некоторых представителей мейобентоса – олигохет, остракод, хирономид и гарпактицид. Максимум фито-, прото- и мезопланктона в верхнем слое воды всех станций полигона отмечался на закате и восходе, но никогда в полночь. Для продуцентов и консументов наименее предпочтительным временем нахождения в поверхностных слоях воды является астрономический полдень (13.52), тогда как бактериопланктон, напротив, наиболее многочислен в поверхностных слоях в это время суток.

Судя по морфометрии, составу грунтов и распределению макрофитов, бухта Петрокрепость обладает довольно схожей структурой литоральных биотопов в разных своих частях. Поэтому полученные результаты могут

характеризовать не только исследованный локальный полигон, но оказаться полезными для понимания пространственного распределения и суточных изменений численности различных сообществ гидробионтов на других мелководных участках бухты Петрокрепость и, предположительно, для всего южного литорального района Ладожского озера.

Авторы выражают глубокую благодарность своим коллегам: М. А. Науменко – за расчет морфометрических характеристик исследуемого участка акватории Ладожского озера, М. О. Дудакову – за неоценимый вклад в проведение полевых работ и отбор проб, а также В. А. Засурцеву – за техническую помощь и вылов рыбы для изучения ихтиофауны.

Литература

- Алекин О. А., Семенов А. Д., Скопенцов Б. А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометеиздат, 1973. 262 с.
- Алимов А. Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат, 1989. 151 с.
- Васечкина Е. Ф. Сравнительный анализ наблюдаемых и имитационных пространственных распределений планктона // Экол. безпека прибереж. та шельф. зон та комплекс. використ. ресурсів шельфу. Вып. 15. 2007. С. 425–433.
- Виноградов М. Е. К вопросу о вертикальных группировках морского зоопланктона // Тр. ИОАН АН СССР. 1959. Т. 30. С. 100–106.
- Гиричева Е. Е. Влияние суточных вертикальных миграций на состояние планктонного сообщества // Моделирование систем. 2013. Т. 37, № 3. С. 3–13.
- Гительзон Н. И., Гранин Н. Г., Левин Л. А., Заворуев В. В. Механизмы формирования и поддержания неоднородностей пространственного распределения фитопланктона озера Байкал // ДАН СССР. 1991. Т. 318, № 2. С. 505–508.
- Гутельмахер Б. Л. Метаболизм планктона как единого целого: Трофометаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР; Л.: Наука, 1986. Т. 133. 155 с.
- Дудакова Д. С., Родионова Н. В. Суточные изменения озерного планктона и бентоса в литоральной зоне Ладожского озера перед штормом // География: проблемы науки и образования: мат-лы ежегодной Междунар. науч.-практ. конф. LXV Герценовские чтения, посвященной 215-летию Герценовского ун-та и 80-летию факульт. географии, СПб, РГПУ им. А. И. Герцена, 19–21 апреля 2012 года / Отв. ред. В. П. Соломин и др. СПб.: Астерион, 2012. С. 228–231.
- Дудакова Д. С. Агрегированность распределения мейобентоса в зонах произрастания разных видов высшей водной растительности песчаного пляжа // Биология внутренних вод: материалы XV Школы-конференции молодых ученых. 19–24 октября 2013 г. Кострома: Костромской печатный дом, 2013а. С. 159–161.

Дудакова Д. С. Сезонные и суточные пространственные изменения в мейобентосном сообществе литорали Ладожского озера // Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы: мат-лы Всерос. конф. молодых ученых, Улан-Удэ (Россия), 16–21 сентября 2013 г. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2013б. С. 39–40.

Емельянова А. Ю., Толмеев А. П. Пространственное распределение и возрастная структура бентопланктона в озере Шира (Хакасия) // X Съезд Гидробиологического общества при РАН: тезисы докладов (г. Владивосток, 28 сентября – 2 октября 2009 г.) Владивосток: Дальнаука, 2009. С. 133–134.

Кузнецов А. П. Экология донных сообществ Мирового океана (Трофическая структура морской донной фауны). М.: Наука, 1980. 244 с.

Краснова Е. Д. Мейобентос в планктоне: случайность или закономерность? // Материалы X научной конференции Беломорской биологической станции МГУ: Сборник статей. М.: Гриф и К, 2006. С. 63–67.

Курашов Е. А. Методы и подходы для количественного изучения пресноводного мейобентоса // Актуальные вопросы изучения микро-, мейозообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов: тематические лекции и материалы I Межд. школы-конференции. Россия, Борок, 2–7 октября 2007 г. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 5–35.

Летанская Г. И., Протопопова Е. В. Оценка качества воды бухты Петрокрепость (Ладожское озеро) по структурно-функциональным показателям фитопланктона // Современные проблемы альгологии: мат-лы междунар. науч. конф. и VII Школы по морской биологии (9–13 июня 2008 г.). Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2008. С. 211–213.

Литоральная зона Ладожского озера. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 52–64.

Локоть Л. И. Экология ресничных простейших в озерах Центрального Забайкалья. Наука, Сибирское отделение. Новосибирск, 1987. 153 с.

Лоция Ладожского озера. Навигационное описание. URL: <http://www.rivermaps.ru/doc/ladoga/ladoga-6.htm> (дата обращения: 05.02.2013).

Луферов В. П. Подъем личинок Chironomidae к поверхности воды в зависимости от освещенности // Планктон и бентос внутренних водоемов. М.; Л.: Наука, 1966. С. 250–254.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоемах. Фитопланктон и его продукция. Л.: ЗИН, 1981. 32 с.

Михеев В. Н. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука, 2006. 191 с.

Мишарин А. С., Тахтеев В. В., Левашкевич А. М. Сравнительная характеристика ночной миграционной активности гидробионтов на различных участках литорали озера Байкал // Гидробиология водоемов юга Восточной Сибири (Биоразнообразие байкальского региона: Труды Биолого-почвенного факультета ИГУ. Вып. 6). Иркутск: Иркут. ун-т, 2006. С. 52–66.

Мокиевский В. О. Экология морского мейобентоса. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2009. 286 с.

Науменко М. А. Анализ морфометрических характеристик подводного рельефа Ладожского озера

на основе цифровой модели // Известия РАН. Серия географическая. 2013. № 1. С. 62–72.

Поддубный А. Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1971. 309 с.

Полченко В. И., Попченко И. И. Суточные миграции и сезонная динамика населения рогоза узколистного в Саратовском водохранилище // Кружоворот вещества и энергии в водоемах. Вып. I. Элементы биотического круговорота. Иркутск, 1981. С. 28–30.

Протасов А. А. Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии. Киев: Академперіодика, 2011. 724 с.

Распопов И. М. Видовое и ценотическое разнообразие высших водных и прибрежно-водных растений в литоральной зоне Ладожского озера // Литоральная зона Ладожского озера. СПб.: Нестор-История, 2011. С. 52–64.

Семенченко В. П., Разлуцкий В. И. Факторы, определяющие суточное распределение и перемещение зоопланктона в литоральной зоне пресноводных озер (обзор) // Journal of Siberian Federal University. 2009. Biology, № 2. С. 191–225.

Снитко Л. В. Фитопланктон разнотипных озер Ильменского заповедника (Южный Урал): дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2004. 224 с.

Тахтеев В. В., Левашкевич А. М., Говорухина Е. Б. О влиянии искусственного освещения на интенсивность ночных вертикальных миграций амфипод озера Байкал // Экология. 2004. № 6. С. 468–470.

Хлебович Т. В. Структурно-функциональная роль планктонных инфузорий в разнотипных озерах южной Карелии // Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий. 1997. С. 62–71.

Чертопруд Е. С., Чертопруд М. В., Гарлицкая Л. А. и др. Пространственная изменчивость структуры таксонов ракообразных Harpacticoida (Copepoda) литорали и мелководий морей Европы // Океанология. 2007. Т. 47, № 1. С. 59–68.

Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. 334 с.

Эрхард Ж. П., Сежен Ж. Планктон. Состав, экология, загрязнение. Л.: Гидрометеиздат, 1984. 256 с.

Burks R. L., Lodge D. M., Jeppesen E., Lauridsen T. L. Dial horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral // Freshwater Biology. 2002. Vol. 47. P. 343–365.

Di Fonzo C. D., Cambell J. M. Spatial partitioning of microhabitats in littoral Cladoceran communities // J. Freshwat. Ecol. 1988. Vol. 4. P. 303–313.

Fryer D. G. Evolution and adaptive radiation in the Chydoridae (Crustacea: Cladocera): A study in comparative morphology and ecology. Phil. Trans. Roy. Soc. Ser. B. 254. 1968. P. 221–385.

George D. G. Zooplankton patchiness in enclosed and unenclosed areas of water // Journal of plankton research. 1989. Vol. 11, No 2. P. 173–184

Grianiene E. Diversity and functional role of plankton ciliates in a eutrophic coastal lagoon. Doctoral dissertation. Klaipeda, 2012. 124 p.

Hobbie L. E., Daley R. I., Jasper S. Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence

microscopy // Appl. and Environ. Microb. 1977. Vol. 33, No 5. P. 1225–1228.

Ibelings B. W., Mur L. R., Walsby A. E. Diurnal changes in buoyancy and vertical distribution in populations of *Mycrocystis* in two shallow lakes // Journal of plankton research. 1991. Vol. 13, No 2. P. 419–436.

Lindström M., Fortelius W. Factors affecting the horizontal migration of the amphipod *Pontoporeia affinis* Lindström. II. Effects of temperature, salinity and substratum // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 158, No 2. P. 231–248.

Munshi J. D., Dutta H. M., Dutta G. R., Singh N. K., Singh C. B., Munshi J. S. D. Diel variations of certain

physic-chemical factors and plankton population of chaur (wetland) of Kusheswarasthan (India) // Acta Hydrobiol. 1993. Vol. 35, No 1. P. 3–14.

Pennak R. W. Structure of zooplankton populations in the littoral macrophyte zone of some Colorado lakes. Trans. Am. Microsc. Soc. 1966. Vol. 85. P. 329–349.

Rahkola M., Avinski V., Holopainen A.-L. et al. Interacting in the dark: a study of the diel vertical migrations of pelagic plankton and fish in Lake Ladoga // Boreal environment research. 1999. No 4. P. 245–255.

Поступила в редакцию 11.04.2014

References

Alekin O. A., Semenov A. D., Skopentsov B. A. Ru-kovodstvo po khimicheskomu analizu vod sushi [Manual on chemical analysis of inland waters]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1973. 262 s.

Alimov A. F. Vvedenie v produkcionnyu gidrobiologiyu [Introduction to productional hydrobiology]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1987. 151 s.

Chertoprud E. S., Chertoprud M. V., Garliitskaya L. A. i dr. Prostranstvennaya izmenchivost' struktury taksot-senov rakoobraznykh Harpacticoida (Copepoda) litoral'noi i melkovodii morei Evropy [Spatial variability of taxocenoses structure in Harpacticoida (Copepoda) crustacean in intertidal and shallow-water zones of European seas]. *Okeanologiya*. 2007. T. 47, № 1. S. 59–68.

Dudakova D. S., Rodionova N. V. Sutochnye izmeneniya ozernogo planktona i bentosa v litoral'noi zone Ladozhskogo ozera pered shtormom [Diel changes of lake plankton and benthos in intertidal zone of Lake Ladoga before a storm]. *Geografiya: problemy nauki i obrazovaniya: mat-ly ezhegodnoi Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. LXV Gertsenovskie chteniya, posvyashchennoi 215-letiyu Gertsenovskogo un-ta i 80-letiyu fakul't. geografii, SPb, RGPU im. A. I. Gertsena, 19–21 aprelya 2012 goda. Otv. red. V. P. Solomin i dr.* St. Petersburg: Asterion, 2012. S. 228–231.

Dudakova D. S. Agregirovannost' raspredeleniya meiobentosa v zonakh proizrastaniya raznykh vidov vysshei vodnoi rastitel'nosti peschanogo plyazha [Aggregated distribution of meiobenthos in vegetation zones of various types of higher preatophyte in sand beach]. *Biologiya vnutrennikh vod: materialy XV Shkoly-konferentsii molodykh uchenykh. 19–24 oktyabrya 2013 g.* Kostroma: Kostromskoi pechatnyi dom, 2013a. S. 159–161.

Dudakova D. S. Sezonnnye i sutochnnye prostranstvennyye izmeneniya v meiobentosnom soobshchestve litoral'noi Ladozhskogo ozera [Seasonal and diel spatial changes in meiobenthos community in littoral of Lake Ladoga]. *Bioraznoobrazie: global'nye i regional'nye protsessy: mat-ly Vseros. konf. molodykh uchenykh, Ulan-Ude (Rossiya), 16–21 sentyabrya 2013 g.* Ulan-Ude: Izdvo BNTs SO RAN, 2013b. S. 39–40.

Ekologicheskie faktory prostranstvennogo raspredeleniya i peremeshcheniya gidrobiontov [Environmental factors of spatial distribution and migration

of hydrobionts]. St. Petersburg: Gidrometeoizdat, 1993. 334 s.

Erkhard Zh. P., Sezhen Zh. Plankton. Sostav, ekologiya, zagryaznenie [Plankton. composition, ecology, pollution]. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1984. 256 s.

Emel'yanova A. Yu., Tolomeev A. P. Prostranstvennoe raspredelenie i vozrastnaya struktura bentoplanktona v ozere Shira (Khakasiya) [Spatial distribution and age structure of bento-plankton in Lake Shira (Khakassia)]. X S'ezd Gidrobiologicheskogo obshchestva pri RAN: tezisy dokladov (g. Vladivostok, 28 sentyabrya – 2 oktyabrya 2009 g.) Vladivostok: Dal'nauka, 2009. S. 133–134.

Giricheva E. E. Vliyanie sutochnykh vertikal'nykh migratsii na sostoyanie planktonnogo soobshchestva [Effect of diel vertical migrations on a plankton community]. *Modelirovanie sistem*. 2013. T. 37, № 3. S. 3–13.

Gutel'makher B. L. Metabolizm planktona kak edinogo tselogo: Trofometabolicheskie vzaimodeistviya zoo- i fitoplanktona [Metabolism of plankton as a single whole: trophometabolic interactions of zoo- and phytoplankton]. *Tr. Zool. In-ta AN SSSR [Proceedings of Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences]*. Leningrad: Nauka, 1986. T. 133. 155 s.

Gitel'zon N. I., Granin N. G., Levin L. A., Zavoruev V. V. Mehanizmy formirovaniya i podderzhanija neodnorodnostej prostranstvennogo raspredeleniya fitoplanktona ozera Bajkal [Mechanisms for generating and sustaining spatial heterogeneity of phytoplankton in Lake Baikal]. *DAN SSSR [Proceedings of the USSR Academy of Sciences]*. 1991. T. 318, № 2. S. 505–508.

Khlebovich T. V. Strukturno-funktsional'naya rol' planktonnykh infuzorii v raznotipnykh ozerakh yuzhnoi Karelii [Structural-functional role of planktonic infusoria in polytypic lakes in southern Karelia]. *Reaktsiya ozernykh ekosistem na izmenenie bioticheskikh i abioticheskikh uslovii* [Response of lake ecosystems to biotic and abiotic changes]. 1997. S. 62–71.

Kuznetsov A. P. Ekologiya donnykh soobshchestv Mirovogo okeana (Troficheskaya struktura morskoi donnoi fauny) [Ecology of benthic communities of the World ocean (Trophic structure of marine benthic fauna)]. Moscow: Nauka, 1980. 244 s.

Krasnova E. D. Meiobentos v planktone: sluchainost' ili zakonomernost'? [Meiobenthos in plankton:

a coincidence or pattern?]. *Materialy X nauchnoi konferentsii Belomorskoj biologicheskoi stantsii MGU: Sbornik statei*. Moscow: Grif i K, 2006. S. 63–67.

Kurashov E. A. Metody i podkhody dlya kolichestvennogo izucheniya presnovodnogo meiobentosa [Methods and approaches for quantitative study of freshwater meiobenthos]. Aktual'nye voprosy izucheniya mikro-, meiozoobentosa i fauny zaroslei presnovodnykh vodoemov. Tematicheskie lektsii i materialy I Mezhdunarodnoi shkoly-konferentsii Rossiya Borok, 2–7 oktyabrya 2007 g. Nizhnii Novgorod: Vektor TiS, 2007. S. 5–35.

Letanskaya G. I., Protopopova E. V. Otsenka kachestva vody bukhty Petrokrepost' (Ladozhskoe ozero) po strukturno-funktsional'nym pokazatelyam fitoplanktona [Water quality assessment in Petrokrepost Bay (Lake Ladoga) based on structural-functional characteristics of phytoplankton]. *Sovremennye problemy al'gologii: mat-ly mezhdunar. nauch. konf. I VII Shkoly po morskoi biologii (9–13 iyunya 2008 g.)*. Rostov-na-Donu: Izd-vo YuNTs RAN, 2008. S. 211–213.

Litoral'naya zona Ladozhskogo ozera [Littoral zone of Lake Ladoga]. St. Petersburg: Nestor-Istoriya, 2011. S. 52–64.

Lokot' L. I. Ekologiya resnichnykh prosteishikh v ozera kh Tsentral'nogo Zabaikal'ya [Ecology of ciliated protozoa in lakes of central Transbaikal region]. Novosibirsk: Nauka, Sibirskoe otdelenie. 1987. 153 s.

Lotsiya Ladozhskogo ozera. Navigatsionnoe opisanie [Sailing directions of Lake Ladoga. Navigation description]. URL: <http://www.rivermaps.ru/doc/ladoga/ladoga-6.htm> (data obrashcheniya: 05.02.2013).

Luferov V. P. Pod'em lichinok Chironomidae k poverkhnosti vody v zavisimosti ot osveshchennosti [Rise of Chironomidae larvae to water surface depending on illuminance]. *Plankton i bentos vnutrennikh vodoemov* [Plankton and benthos in inland water bodies]. Moscow; Leningrad: Nauka, 1966. S. 250–254.

Metodicheskie rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnykh vodoemakh. Fitoplankton i ego produktsiya [Methodological recommendations for collecting and processing data in hydrobiological studies of freshwater reservoirs. Phytoplankton and its products]. Leningrad: ZIN, 1981. 32 s.

Mikheev V. N. Neodnorodnost' srede i troficheskie otnosheniya u ryb [Environmental heterogeneity and trophic relationship of fish]. Moscow: Nauka, 2006. 191 s.

Misharin A. S., Takhteev V. V., Levashkevich A. M. Sravnitel'naya kharakteristika nochnoi migratsionnoi aktivnosti gidrobiontov na razlichnykh uchastkakh litorali ozera Baikal [Comparative characteristics of nocturnal migration activity in hydrobionts in different littoral zones of Lake Baikal]. *Gidrobiologiya vodoemov yuga Vostochnoi Sibiri (Bioraznoobrazie baikal'skogo regiona. Trudy Biologo-pochvennogo fakul'teta IGU. Vyp. 6)*. [Hydrobiology of water bodies in southern part of Eastern Siberia (Biodiversity of Baikal region: Proceedings of biology and soil department of Irkutsk State University. Vol. 6)]. Irkutsk: Irkut. Un-t, 2006. S. 52–66.

Mokievskii V. O. Ekologiya morskogo meiobentosa [Ecology of marine meiobenthos]. Moscow: T-vo nauch. Izd. KMK, 2009. 286 s.

Naumenko M. A. Analiz morfometricheskikh kharakteristik podvodnogo rel'efa Ladozhskogo ozera na osnove tsifrovoi modeli [Analysis of morphometric characteristics of underwater topography in Lake Ladoga based on a digital model]. *Izvestiya RAN [Proceedings of RAS]*. Seriya geograficheskaya. 2013. № 1. S. 62–72.

Poddubnyi A. G. Ekologicheskaya topografiya populyatsii ryb v vodokhranilishchakh [Ecological topography of fish population in reservoirs]. Leningrad: Nauka, 1971. 309 s.

Popchenko V. I., Popchenko I. I. Sutochnye migratsii i sezonnaya dinamika naseleniya rogoza uzkolistnogo v Saratovskom vodokhranilishche [Diel migrations and seasonal dynamics in *Typha angustifolia* in Saratov reservoir]. *Krugovorot veshchestva i energii v vodoemakh [Cycle of matter and energy in water bodies]*. Vyp. I. Elementy bioticheskogo krugovorota. Irkutsk, 1981. S. 28–30.

Protasov A. A. Zhizn' v gidrosfere. Ocherki po obshchei gidrobiologii [Life in hydrosphere. Essays on general hydrobiology]. Kiev: Akademperiodika, 2011. 724 s.

Raspopov I. M. Vidovoe i tsenoticheskoe raznoobrazie vysshikh vodnykh i pribrezhno-vodnykh rastenii v litoral'noi zone Ladozhskogo ozera [Species and coenocytic diversity of higher aquatic and riparian-aquatic plants in littoral zone of Lake Ladoga]. *Litoral'naya zona Ladozhskogo ozera [Littoral zone of Lake Ladoga]*. St. Petersburg: Nestor-Istoriya, 2011. S. 52–64.

Semenchenko V. P., Razlutskiy V. I. Faktory, opredelyayushchie sutochnoe raspredelenie i peremeshcheniya zooplanktona v litoral'noi zone presnovodnykh ozer (obzor) [Factors defining diurnal distribution and movements of zooplankton in littoral zone of freshwater lakes (review)]. *Journal of Siberian Federal University [Journal of Siberian Federal University]*. 2009. Biology, № 2. S. 191–225.

Snit'ko L. V. Fitoplankton raznotipnykh ozer Il'menskogo zapovednika (Juzhnyj Ural): dis. kand. biol. nauk. [Phytoplankton in polytypic lakes of Ilmen Natural Reserve (Southern Urals): abstract of CSc thesis, Biol.] Syktyvkar, 2004. 224 s.

Takhteev V. V., Levashkevich A. M., Govorukhina E. B. O vliyani iskusstvennogo osveshcheniya na intensivnost' nochnykh vertikal'nykh migratsii amfipod ozera Baikal [Effect of artificial illumination on intensity of nocturnal vertical migrations of amphipods in Lake Baikal]. *Ekologiya*. 2004. № 6. S. 468–470.

Vasechkina E. F. Sravnitel'nyi analiz nablyudaemykh i imitatsionnykh prostranstvennykh raspredelenii planktona [Comparative analysis of observed and simulated spatial distribution of plankton]. *Ekol. bezpeka priberezh. ta shel'f. zon ta kompleks. vikorist. resursiv shel'fu [Ecological security of coastal and shelf zones and complex use of shelf resources]*. Vyp. 15. 2007. S. 425–433.

Vinogradov M. E. K voprosu o vertikal'nykh gruppirovkah morskogo zooplanktona. [On the problem of vertical grouping of marine zooplankton]. Tr. IOAN AN SSSR. [Proceedings of Institute of Oceanology of the USSR Academy of sciences] 1959. T. 30. S. 100–106.

Burks R. L., Lodge D. M., Jeppesen E., Lauridsen T. L. Dial horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral. *Freshwater Biology*. 2002. Vol. 47. P. 343–365.

Di Fonzo C. D., Cambell J. M. Spatial partitioning of microhabitats in littoral Cladoceran communities. *J. Freshwat. Ecol.* 1988. Vol. 4. P. 303–313.

Fryer D. G. Evolution and adaptive radiation in the Chydoridae (Crustacea: Cladocera): A study in comparative morphology and ecology. *Phil. Trans. Roy. Soc. Ser. B.* 254. 1968. P. 221–385.

George D. G. Zooplankton patchiness in enclosed and unenclosed areas of water. *Journal of plankton research.* 1989. Vol. 11, No 2. P. 173–184

Griniene E. Diversity and functional role of plankton ciliates in a eutrophic coastal lagoon. Doctoral dissertation. Klaipeda, 2012. 124 p.

Hobbie L. E., Daley R. I., Jasper S. Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. and Environ. Microb.* 1977. Vol. 33, No 5. P. 1225–1228.

Ibelings B. W., Mur L. R., Walsby A. E. Diurnal changes in buoyancy and vertical distribution in populations of *Mycrocystis* in two shallow lakes. *Journal of plankton research.* 1991. Vol. 13, No 2. P. 419–436.

Lindström M., Fortelius W. Factors affecting the horizontal migration of the amphipod *Pontoporeia affinis* Lindström. II. Effects of temperature, salinity and substratum. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 158, No 2. P. 231–248.

Munshi J. D., Dutta H. M., Dutta G. R., Singh N. K., Singh C. B., Munshi J. S. D. Diel variations of certain physico-chemical factors and plankton population of chaur (wetland) of Kusheswarasthan (India). *Acta Hydrobiol.* 1993. Vol. 35, No 1. P. 3–14.

Pennak R. W. (1966) Structure of zooplankton populations in the littoral macrophyte zone of some Colorado lakes. *Trans. Am. Microsc. Soc.* 1966. Vol. 85. P. 329–349.

Rahkola M., Avinski V., Holopainen A.-L. et al. Interacting in the dark: a study of the diel vertical migrations of pelagic plankton and fish in Lake Ladoga. *Boreal environment. research.* 1999. No 4. P. 245–255.

Received April 11, 2014.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Дудакова Дина Сергеевна

научный сотрудник, к. б. н.
Институт озераведения РАН
ул. Севастьянова, 9, Санкт-Петербург, Россия, 196105
эл. почта: Judina-D@yandex.ru
тел.: (812) 3878060

Родионова Наталья Владимировна

научный сотрудник
Институт озераведения РАН
ул. Севастьянова, 9, Санкт-Петербург, Россия, 196105
эл. почта: nleptodora@gmail.ru
тел.: (812) 3878060

Протопопова Елена Викторовна

научный сотрудник
Институт озераведения РАН
ул. Севастьянова, 9, Санкт-Петербург, Россия, 196105
эл. почта: ephyto@mail.ru
тел.: (812) 3878060

Капустина Лариса Леонидовна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт озераведения РАН
ул. Севастьянова, 9, Санкт-Петербург, Россия, 196105
эл. почта: larisa.kapustina@mail.ru
тел.: (812) 3878060

Бардинский Денис Сергеевич

младший научный сотрудник
Институт озераведения РАН
ул. Севастьянова, 9, Санкт-Петербург, Россия, 196105
эл. почта: bardos777@mail.ru
тел.: (812) 3878060

CONTRIBUTORS:

Dudakova, Dina

Institute of Limnology, Russian Academy of Sciences
9 Sevastjanova St., 196105 St. Petersburg, Russia
e-mail: Judina-D@yandex.ru
tel.: (812) 3878060

Rodionova, Natalia

Institute of Limnology, Russian Academy of Sciences
9 Sevastjanova St., 196105 St. Petersburg, Russia
e-mail: nleptodora@gmail.ru
tel.: (812) 3878060

Protopopova, Elena

Institute of Limnology, Russian Academy of Sciences
9 Sevastianova St., 196105 St. Petersburg, Russia
e-mail: ephyto@mail.ru
tel.: (812) 3878060

Kapustina, Larisa

Institute of Limnology, Russian Academy of Sciences
9 Sevastianova St., 196105 St. Petersburg, Russia
e-mail: larisa.kapustina@mail.ru
tel.: (812) 3878060

Bardinsky, Denis

Institute of Limnology, Russian Academy of Sciences
9 Sevastianova St., 196105 St. Petersburg, Russia
e-mail: bardos777@mail.ru
tel.: (812) 3878060