

Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр
Российской академии наук»

ТРУДЫ

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 12, 2020

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Петрозаводск
2020

Главный редактор
А. Ф. ТИТОВ, член-корр. РАН, д. б. н., проф.

Редакционный совет

А. М. АСХАБОВ, академик РАН, д. г.-м. н., проф.; О. Н. БАХМЕТ (зам. главного редактора), член-корр. РАН, д. б. н.; А. В. ВОРОНИН, д. т. н., проф.; И. В. ДРОБЫШЕВ, доктор биологии (Швеция – Канада); Э. В. ИВАНТЕР, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; Х. ЙООСТЕН, доктор биологии, проф. (Германия); А. М. КРЫШЕНЬ, д. б. н.; Е. В. КУДРЯШОВА, д. флс. н., проф.; О. Л. КУЗНЕЦОВ, д. б. н.; Н. В. ЛУКИНА, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; В. В. МАЗАЛОВ, д. ф.-м. н., проф.; Н. Н. НЕМОВА, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; О. ОВАСКАЙНЕН, доктор математики, проф. (Финляндия); О. Н. ПУГАЧЕВ, академик РАН, д. б. н.; С. А. СУББОТИН, доктор биологии (США); Д. А. СУБЕТТО, д. г. н.; Н. Н. ФИЛАТОВ, член-корр. РАН, д. г. н., проф.; Т. Э. ХАНГ, доктор географии (Эстония); П. ХЁЛЬТТЯ, доктор геологии, проф. (Финляндия); К. ШАЕВСКИЙ, доктор математики, проф. (Польша); В. В. ЩИПЦОВ, д. г.-м. н., проф.

Редакционная коллегия серии «Экологические исследования»

К. С. БОБКОВА, д. б. н., проф.; В. В. ВАПИРОВ, д. х. н.; А. Е. ВЕСЕЛОВ, д. б. н., проф.; А. Н. ГРОМЦЕВ, д. с.-х. н.; П. И. ДАНИЛОВ, д. б. н., проф.; Н. В. ИЛЬМАСТ (зам. отв. редактора), д. б. н., доцент; Н. М. КАЛИНКИНА, д. б. н.; А. М. КРЫШЕНЬ, д. б. н.; О. Л. КУЗНЕЦОВ (отв. редактор), д. б. н.; В. А. МАСЛОБОЕВ, д. т. н., проф.; Е. Н. РАСПУТИНА (отв. секретарь), к. б. н.; С. А. СВЕТОВ, д. г.-м. н., проф.; К. Ф. ТИРРОНЕН, к. б. н.; В. Т. ЯРМИШКО, д. б. н., проф.

Издается с января 2009 г.

Адрес редакции: 185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
Тел. (8142)762018; факс (8142)769600
E-mail: trudy@krc.karelia.ru

Электронная полнотекстовая версия: <http://transactions.krc.karelia.ru>; <http://journals.krc.karelia.ru>

© ФИЦ «Карельский научный центр РАН», 2020
© Институт биологии КарНЦ РАН, 2020
© Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, 2020
© Институт леса КарНЦ РАН, 2020

Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences

TRANSACTIONS

**of the KARELIAN RESEARCH CENTRE
of the RUSSIAN ACADEMY of SCIENCES**

No. 12, 2020

ECOLOGICAL STUDIES

Petrozavodsk
2020

Editor-in-Chief

A. F. TITOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.

Editorial Council

A. M. ASKHABOV, RAS Academician, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; O. N. BAKHMET (Deputy Editor-in-Chief), RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.); I. V. DROBYSHEV, PhD (Biol.) (Sweden – Canada); N. N. FILATOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Geog.), Prof.; T. E. HANG, PhD (Geog.) (Estonia); P. HÖLTÄ, PhD (Geol.), Prof. (Finland); E. V. IVANTER, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; H. JOOSTEN, Dr. (Biol.), Prof. (Germany); A. M. KRYSHEN', DSc (Biol.); E. V. KUDRYASHOVA, DSc (Phil.), Prof.; O. L. KUZNETSOV, DSc (Biol.); N. V. LUKINA, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; V. V. MAZALOV, DSc (Phys.-Math.), Prof.; N. N. NEMOVA, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; O. OVASKAINEN, PhD (Math.), Prof. (Finland); O. N. PUGACHYOV, RAS Academician, DSc (Biol.); V. V. SHCHIPTSOV, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; S. A. SUBBOTIN, PhD (Biol.) (USA); D. A. SUBETTO, DSc (Geog.); K. SZAJEWSKI, PhD (Math.), Prof. (Poland); A. V. VORONIN, DSc (Tech.), Prof.

Editorial Board of the «Ecological Studies» Series

K. S. BOBKOVA, DSc (Biol.), Prof.; P. I. DANILOV, DSc (Biol.), Prof.; A. N. GROMTSEV, DSc (Agr.); N. V. ILMAST (Deputy Editor-in-Charge), DSc (Biol.), Assistant Prof.; N. M. KALINKINA, DSc (Biol.); A. M. KRYSHEN', DSc (Biol.); O. L. KUZNETSOV (Editor-in-Charge), DSc (Biol.); V. A. MASLOBOEV, DSc (Tech.), Prof.; E. N. RASPUTINA (Executive Secretary), PhD (Biol.); S. A. SVETOV, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; K. F. TIRRONEN, PhD (Biol.); V. V. VAPIROV, DSc (Chem.); A. E. VESELOV, DSc (Biol.), Prof.; V. T. YARMISHKO, DSc (Biol.), Prof.

Published since January 2009

Monthly

Editorial Office address: 11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
Tel. (8142)762018; fax (8142)769600
E-mail: trudy@krc.karelia.ru

Full-text electronic version: <http://transactions.krc.karelia.ru>; <http://journals.krc.karelia.ru>

© Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2020

© Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2020

© Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2020

© Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2020

УДК 556.551: 546.21: 556.555.5 + 574.52

СУТОЧНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОДЕРЖАНИЯ РАСТВОРЕННОГО КИСЛОРОДА КАК ПОКАЗАТЕЛЬ МЕТАБОЛИЗМА ЭКОСИСТЕМЫ ПОКРЫТОГО ЛЬДОМ ОЗЕРА

**Н. И. Пальшин, Р. Э. Здорovenнов, Г. Э. Здорovenнова,
С. Р. Богданов, Г. Г. Гавриленко, Т. В. Ефремова, А. Ю. Терзевик**

*Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»,
Петрозаводск, Россия*

Суточная изменчивость содержания растворенного кислорода использовалась как показатель метаболизма экосистемы небольшого покрытого льдом озера Вендюрское (юг Карелии). В конце зимнего сезона до начала весенней подледной конвекции вертикальный профиль кислорода отражал его потребление при деструкции органического вещества, наиболее интенсивное в придонных слоях озера. Толщина бескислородной зоны в центральной глубоководной котловине достигала 1,5 м в начале марта, концентрация растворенного кислорода в поверхностном слое озера при этом составляла 9–10,5 мг/л. При развитии подледной конвекции в марте-апреле 2020 г. на фоне роста подледной облученности (до 100 Вт/м² в дневные часы) в конвективном слое обнаружены колебания растворенного кислорода амплитудой до 0,5–0,9 мг/л с суточным периодом (с минимумом концентрации кислорода в ночные часы и максимумом в дневные). Согласно принятой рабочей гипотезе, уменьшение концентраций растворенного кислорода обусловлено деструкцией органического вещества и затратами на дыхание гидробионтов в течение суток, а увеличение – интенсификацией фотосинтеза водорослей в дневные часы. Максимальная концентрация хлорофилла «а» (до 2,5 мкг/л) отмечалась в подледном 0,5-м слое воды, в конвективном слое достигала 1 мкг/л, ниже этого слоя – снижалась до 0,1–0,3 мкг/л. В период с третьей декады марта до конца апреля толщина конвективного слоя увеличилась до 7,5 м, а концентрация кислорода в нем уменьшилась примерно на 0,5 мг/л за счет вовлечения обедненных кислородом нижележащих вод. За тот же период в целом по столбу воды прирост содержания кислорода составил около 10 %, предположительно, за счет фотосинтеза фитопланктона.

Ключевые слова: бореальное озеро; период ледостава; растворенный кислород; температура воды; хлорофилл «а»; дыхание гидробионтов; первичная продукция.

**N. I. Palshin, R. E. Zdorovennov, G. E. Zdorovennova, S. R. Bogdanov,
G. G. Gavrilenko, T. V. Efremova, A. Yu. Terzhevik. CIRCADIAN VARIABILITY OF DISSOLVED OXYGEN CONTENT AS AN INDICATOR OF THE METABOLISM OF AN ICE COVERED LAKE ECOSYSTEM**

Circadian variability of dissolved oxygen content is used as an indicator of the ecosystem metabolism in the small ice-covered Lake Vendyurskoe (southern Karelia). In the end

of the ice season, before the onset of the spring under-ice convection, the vertical oxygen profile reflected its consumption due to organic matter destruction, which was the most intensive near the bottom. The anoxic zone was 1.5 m thick in the central deep-water part of the lake, and the dissolved oxygen concentration was 9–10.5 mg/L in the surface layer. As under-ice convection in March and April 2020 developed against the background of an increase in under-ice irradiation (up to 100 W/m² in the daytime), dissolved oxygen oscillations with a circadian period and an amplitude of up to 0.5–0.9 mg/L (with a minimum at night and a maximum during the daytime) were found within the convective layer. According to the working hypothesis, the decrease in dissolved oxygen concentration was due to respiration of aquatic organisms and destruction of organic matter, while the increase was due to intensification of photosynthesis of algae during the daytime. The concentration of chlorophyll “a” was the highest (up to 2.5 µg/L) in the 0.5 m under-ice water layer, reaching 1 µg/L in the convective layer, and declining to 0.1–0.3 µg/L below this layer. In the time interval from the 20s of March to the end of April, the thickness of the convective layer increased to 7.5 m, and oxygen concentration decreased by ~0.5 mg/L due to the entrainment of oxygen-depleted underlying waters. During the same period, the increase in the oxygen content of the whole water column was about 10 %, presumably due to photosynthesis of algae.

Keywords: boreal lake; ice-covered period; dissolved oxygen; water temperature; chlorophyll “a”; respiration of aquatic organisms; primary production.

Введение

Метаболизм озерных экосистем (биологическая фиксация углерода посредством фотосинтеза и окисление органического углерода посредством дыхания) определяет круговорот энергии, органических и неорганических веществ [Бульон, 1983; Staehr et al., 2012; Peeters et al., 2016].

В качестве показателя метаболизма озерных экосистем может с успехом использоваться временная изменчивость содержания растворенного кислорода (РК) в воде, отражающая интенсивность протекающих в озере химико-биологических процессов [Odum, 1956; Винберг, 1960; Cole et al., 2000; Staehr et al., 2010].

Наименее изученным в годовом цикле остается метаболизм озерных экосистем в период ледостава. Наряду с традиционными методами (отбор проб, зондирования), использование автономных измерителей РК, помещенных в водную толщу покрытых льдом озер, существенно расширяет возможности исследований [Block et al., 2019]. Длительные измерения с малой дискретностью по времени позволяют отслеживать изменения содержания РК на масштабах времени от минутного до сезонного и выявлять закономерности функционирования озерных экосистем зимой.

Кислородный режим небольших озер в период ледостава при отсутствии газообмена с атмосферой определяется выделением кислорода в результате фотосинтеза и его потреблением в процессе разложения органического

вещества (ОВ) и дыхания организмов [Barica, Mathias, 1979; Bertilsson et al., 2013; Obertegger et al., 2017]. Уменьшение содержания РК в водных экосистемах происходит в течение всего периода ледостава [Terzhevik, Golosov, 2012; Davis et al., 2020]. При этом наиболее интенсивно потребление кислорода протекает в придонных слоях водоемов, где скапливается большое количество ОВ [Бреховских и др., 2003; Терзевик и др., 2010; Пальшин и др., 2017]. Увеличение содержания РК в подледном слое малых озер, предположительно, обусловленное активизацией фотосинтеза водорослей, может достигать значительного уровня в конце зимнего сезона, когда поверхность льда освобождается от снега и подледная облученность увеличивается, что способствует цветению водорослей [Gosselin et al., 1985; Hampton et al., 2017; Pernica et al., 2017]. Данные натурных измерений показывают, что для активизации фотосинтеза достаточно 10–20 мкмоль/(м²·с) интенсивности света подо льдом [Gosselin et al., 1985] при достаточном уровне биогенных веществ и благоприятных термогидродинамических условиях [Reynolds, 2006].

Длительные высокочастотные измерения РК представляют уникальные возможности для изучения метаболизма покрытых льдом озер, но, к сожалению, до настоящего времени такие исследования очень редки [Baehr, DeGrandpre, 2002; Couture et al., 2015; Obertegger et al., 2017].

Цель данной работы – изучение временной изменчивости содержания РК как показателя метаболизма экосистемы малого покрытого льдом озера в период весенней подледной

конвекции по результатам длительных высокочастотных измерений.

Материалы и методы. Описание модели

Объектом исследования было выбрано небольшое мезотрофное озеро Вендюрское, расположенное в Южной Карелии (62°10'–62°20'N, 33°10'–33°20'E). Площадь зеркала озера составляет 10,4 км², средняя глубина – 5,3 м, максимальная – 13,4 м. Лимнологические характеристики озера приведены в работе [Тержевик и др., 2010].

Анализ температурных и кислородных условий в озере Вендюрском в весенний сезон 2020 г. проведен по данным заякоренной косы, находившейся в центральной части озера, в районе с глубинами 11,1–11,3 м, с 8 октября 2019 по 26 июня 2020. На этой косе были закреплены 15 датчиков температуры и 10 датчиков кислорода (TR-1060, TDR-2050, TDO-2050, DO-1050 RBR Ltd., точность по температуре 0,002 °C, точность по кислороду ± 1 %, диапазон 0...150 %) на глубинах 1,7–11,2 м с интервалом 0,25–1,00 м, дискретность измерений составляла одну минуту. По данным этой косы были определены даты начала подледной конвекции и окончания ледостава, изучена изменчивость температуры и содержания РК в конвективном слое озера.

Измерения концентрации хлорофилла «а» (флюорозонд BBE Moldaenke) проведены 29 марта 2020 г. в режиме вертикального зондирования в разных районах озера. На каждой станции выполнены измерения толщины льда и снега. Потоки солнечной радиации над поверхностью льда на высоте около одного метра и непосредственно подо льдом измерены в период с 27 марта по 6 апреля с помощью пиранометров «Star-shaped pyranometer» «Theodor Friderich & Co, Meteorologische Geräte und Systeme» на расстоянии 300 м от северного берега озера. Анализ погодных условий района исследований проводился по срочным данным метеостанции Петрозаводск, полученным на сайте «Расписание погоды» [<https://rp5.ru>].

Для анализа была принята следующая рабочая гипотеза. Весной при увеличении подледной освещенности в озере происходит развитие планктона и интенсификация фотосинтеза. Колебания содержания РК с суточным периодом могут быть проявлением двух процессов: во-первых, предполагается, что кислород непрерывно расходуется на дыхание гидробионтов и на окисление ОВ, во-вторых, прирост кислорода происходит в результате фотосинтеза фитопланктона в светлое время

суток (период с потоком солнечной радиации на нижней границе льда более 1 Вт/м²). В соответствии с рабочей гипотезой по данным кислородных датчиков косы были изучены колебания РК в поверхностном слое озера для периода с середины марта до начала мая. Выполнен спектральный анализ исходных рядов данных РК. Затем исходные ряды РК были подвергнуты процедуре сглаживания для удаления высокочастотных (минутных и часовых) и низкочастотных (с периодом более суток) флуктуаций. Полученные сглаженные колебания РК с суточным периодом использовались для оценок величин его продукции в результате фотосинтеза и потребления в результате деструкции ОВ и дыхания гидробионтов. Средняя скорость потребления РК определялась по уменьшению его концентрации от максимума до минимума в темное время суток [Винберг, 1960; Oberegger et al., 2017]. Скорость продукции вычислялась по величине прироста РК от минимума до максимума за светлое время суток с учетом средней скорости его уменьшения. Также было рассчитано изменение содержания РК в конвективном слое и в столбе воды в целом для оценки прироста РК за счет фотосинтеза фитопланктона. Предполагалось, что адвективный перенос РК в озере отсутствует.

Результаты и обсуждение

Погодные условия района исследований и снежно-ледяной покров озера Вендюрского весной 2020 г.

В период с середины марта до конца апреля температура воздуха в районе исследований постепенно повышалась. Дневные температуры изменялись в пределах от –2,0 до +12,8 °C, ночные – от –10,4 до +4,0 °C. Ясных дней во второй половине марта было восемь, в апреле преобладали дни со сплошной облачностью, ясных дней за весь апрель было четыре. Во второй половине марта осадков было мало, снег выпадал 16, 17 и 20 марта. В апреле осадки в виде дождя и снега выпадали заметно чаще, чем во второй половине марта: 1, 2, 4, 9, 11, 13–19, 23–27 апреля. Стоит отметить, что выпадающий снег быстро таял на фоне достаточно теплой погоды. В рассматриваемый период преобладал ветер южных румбов со скоростью 2–8 м/с, с порывами до 10–17 м/с. Активная циклоническая деятельность в районе исследований отражалась в резких перепадах атмосферного давления, которое в рассмотренный период изменялось от 735 до 780 мм рт. ст., при этом барическая тенденция изменялась

в пределах от $-3,8$ до $3,7$ мм рт. ст. в период между сроками (3 ч).

В период проведения пространственной съемки 29 марта 2020 г. в разных районах озера толщина льда составляла 35–49 см, при этом слой белого льда составлял $\sim 25\%$, толщина слоя снега на льду не превышала 1–2 см.

Подледная облученность и температура водной толщи озера Вендюрского весной 2020 г.

В период измерений с 27 марта по 6 апреля потоки солнечной радиации на нижней границе льда достигали 100 Вт/м^2 в ясные дни, резко снижаясь до $5\text{--}10 \text{ Вт/м}^2$ при выпадении снега. В течение нескольких дней после выпадения снега дневные максимумы солнечной радиации на нижней границе льда не превышали $50\text{--}60 \text{ Вт/м}^2$. Глубина фотической зоны с учетом коэффициента экстинкции воды $\sim 1 \text{ м}^{-1}$ [Volkov et al., 2019] в период с 27 марта по 6 апреля не превышала 3 м.

По данным косы установлено, что к середине марта температура воды в придонном слое центральной глубоководной котловины озера повысилась до $+4,2^\circ\text{C}$ вследствие теплообмена с донными отложениями. Весенняя подледная конвекция началась 14 марта 2020 г. и продолжалась до взлома льда, то есть около семи недель. Нижняя граница конвективно перемешанного слоя (КПС) 20 марта определялась на глубине 3 м, а температура в этом слое составляла $+1,55^\circ\text{C}$. На протяжении третьей декады марта снег практически отсутствовал на поверхности льда, и на фоне солнечной погоды происходило активное развитие конвекции в водной толще. Температура КПС и глубина его нижней границы быстро увеличивались и достигли к 31 марта $+2,26^\circ\text{C}$ и 6 м соответственно. 1 и 2 апреля на фоне выпадения снега поток солнечной радиации на нижней границе льда резко снизился до $5\text{--}10 \text{ Вт/м}^2$, и развитие конвекции замедлилось. На протяжении первой недели апреля снег растаял, но на фоне облачной погоды поток подледной радиации не превышал $50\text{--}60 \text{ Вт/м}^2$. Глубина нижней границы КПС в период с 3 по 6 апреля уменьшилась до 3–4 м. В течение второй и третьей декад апреля конвекция продолжалась, то усиливаясь, то ослабевая, в зависимости от погодных условий и наличия снега на льду, и к 3 мая температура КПС повысилась до $+4^\circ\text{C}$, а глубина его нижней границы составляла около 7,5 м. В последние дни ледостава температура 2-м поверхностного слоя превысила температуру максимальной плотности пресной

воды и повысилась до $+4,8^\circ\text{C}$. Гравитационная устойчивость вод, вероятно, обеспечивалась уменьшением минерализации в этом слое в результате таяния льда [Хатчинсон, 1969].

Концентрация хлорофилла «а» в водах озера Вендюрского 29 марта 2020 г.

Концентрация хлорофилла «а» была максимальной в подледном 0,5-м слое озера, достигая $2,5 \text{ мкг/л}$, в КПС была распределена относительно равномерно по его толщине и составляла $\sim 1,0 \text{ мкг/л}$, ниже конвективного слоя не превышала $0,1\text{--}0,3 \text{ мкг/л}$. Подобный характер вертикального распределения фитопланктона был обнаружен в финском озере Eponsele в период весеннего подледного перемешивания [Salmi, Salonen, 2016] и отражал влияние конвективных токов на перемещение клеток водорослей по водному столбу. Согласно принятой в настоящее время гипотезе, конвективные движения способствуют развитию планктонного сообщества в покрытых льдом водоемах [Kelley, 1997; Jewson et al., 2009; Salmi, Salonen, 2016; Pernica et al., 2017; Suarez et al., 2019], обеспечивая перенос биогенных веществ и удерживая клетки водорослей в пределах фотической зоны. Отмечается также, что нисходящие конвективные токи могут выносить клетки водорослей ниже фотической зоны, что понижает скорость фотосинтеза [Suarez et al., 2019].

Временная изменчивость содержания РК в водах озера Вендюрского весной 2020 г.

В середине марта в поверхностном слое озера концентрация РК составляла $9\text{--}10,5 \text{ мг/л}$ при насыщении $78\text{--}79\%$, в придонном 1,5-м слое центральной котловины (глубина станции 11,1 м) – не превышала 2 мг/л (при насыщении $< 15\%$). К началу мая толщина анаэробной зоны увеличилась до 2 м. Анализ данных высокочастотных измерений РК позволил установить широкий спектр его изменчивости на масштабах от минут до нескольких дней. Выделенные на спектрах РК колебания с периодами 6–9 и 25 минут близки к теоретическим оценкам поперечной и продольной сейш озера Вендюрского по формуле Мериана [Malm et al., 1998]. Колебания с периодами 4,8, 6,8 и 12,4 ч могут быть обусловлены движениями в конвективных ячейках [Волков и др., 2019], а с периодом 53 ч – с адвективным переносом [Bouffard et al., 2016]. Перепады давления над акваторией озера и воздействие ветра на ледяной покров могли также приводить к интенсификации

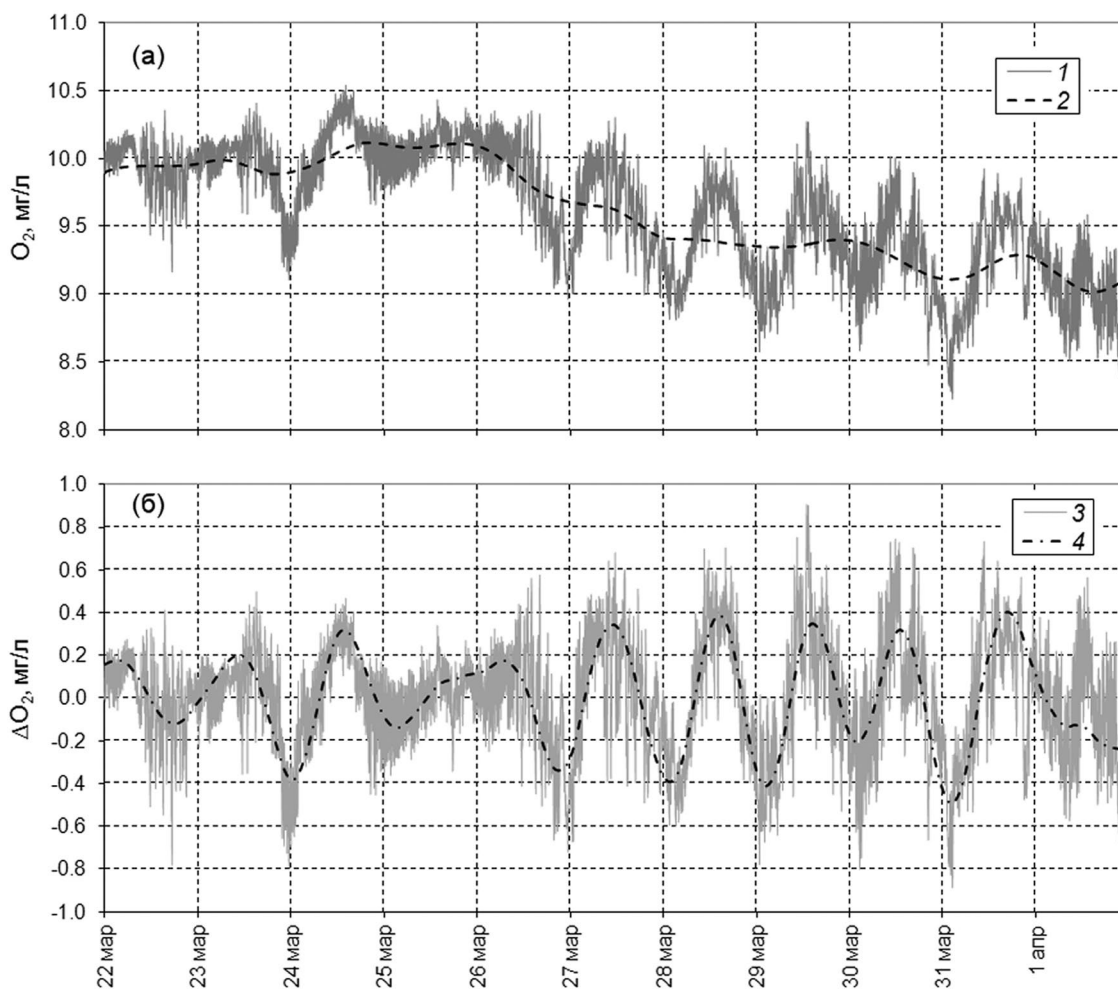


Рис. 1. (а) – концентрация РК (1) и низкочастотный тренд (2) в слое 1,7–3,7 м, (б) – высокочастотные флуктуации РК после удаления низкочастотного тренда (3) и колебания с суточным периодом (4) в том же слое

Fig. 1. (a) – dissolved oxygen concentration (1) and a multi-day trend (2) in a layer 1.7–3.7 m, (б) – high-frequency fluctuations of dissolved oxygen after removing a multi-day trend (3) and fluctuations with a daily period (4) in the same layer

гидродинамики водоема [Malm et al., 1998], что расширяло спектр изменчивости РК.

Суточные колебания РК с отчетливо выраженными дневными максимумами и ночными минимумами наблюдались в поверхностном слое озера с последней декады марта и продолжались до взлома льда (6 мая). Амплитуда этих колебаний достигала 0,9 мг/л при среднем значении около 0,4 мг/л. В качестве примера на рис. 1 приведена изменчивость концентраций РК и флуктуаций его суточных колебаний за вычетом низкочастотного тренда в период с 22 марта по 1 апреля. В моменты выпадения снега на поверхность льда и резкого уменьшения подледной облученности амплитуда суточных колебаний кислорода резко уменьшалась, при росте подледной облученности заметно увеличивалась.

Подобные колебания РК с суточным периодом с амплитудой до 1 мг O_2 /л наблюдались в конвективном слое озера Вендюрского и в предыдущие годы исследований [Пальшин и др., 2019]. Так же, как и весной 2020 г., в предыдущие годы наблюдений интенсивность суточных колебаний РК не была постоянной во времени. Предположительно, рост амплитуды суточных колебаний РК происходил при росте подледной облученности и интенсификации фотосинтеза, а уменьшение – при выпадении снега на поверхность льда и угнетении фотосинтеза в менее благоприятных световых условиях. Полученные нами результаты хорошо согласуются с выводами, приведенными в работе [Obertegger et al., 2017], посвященной исследованию изменчивости содержания РК в покрытом льдом озере Товель, Италия, авторы

которой обнаружили колебания РК с суточным периодом в поверхностных слоях этого озера и связали рост содержания РК с усилением фотосинтеза в дневные часы на фоне роста подледной облученности, а уменьшение – с поглощением РК в ходе деструкции новообразованного ОВ, а также при дыхании гидробионтов. Роль активизации подледного цветения фитопланктона в повышении концентраций РК обсуждается также в недавно опубликованных работах [Salmi, Salonen, 2016; Yang et al., 2017, 2020]

*Концентрация РК как показатель
продукционно-деструкционных процессов
в покрытом льдом озере*

Средние суточные колебания РК в КПС, отнесенные к светлоте времени суток, позволяют оценить скорость его продукции в результате фотосинтеза, а к темноте времени суток – среднюю скорость его потребления в результате деструкции ОВ и затрат на дыхание. Оценки этих величин для периода весенней подледной конвекции в озере Вендюрском весной 2020 г. (с середины марта до начала мая) показали, что скорости продукции и поглощения РК в конвективном слое озера заметно варьировали – от 1,5 до 8,0 г/(м²·сутки) (рис. 2).

Дни с преобладанием продукции и поглощения РК чередовались, при этом примерно в 30 % дней исследованного периода преобладало поглощение РК. Оценки для весны 2020 г. неплохо согласуются с данными весны 2009 г.,

когда продукция и поглощение РК, оцененные тем же методом, составляли 1–4 (мг/л)/сутки, и также отмечалось чередование дней с преобладанием продукции или поглощения РК [Пальшин и др., 2019].

Концентрация РК в КПС постепенно уменьшалась по мере увеличения глубины его нижней границы в результате вовлечения в конвективное перемешивание обедненных кислородом вод из нижележащего стратифицированного слоя (рис. 3). При этом содержание РК в столбе воды постепенно повышалось со средней скоростью 0,106 (г О₂/м²)/сут, и в период с третьей декады марта до конца апреля увеличилось примерно на 10 %, предположительно за счет активизации фотосинтеза фитопланктона.

Следует отметить, что высокочастотные измерения содержания РК в покрытых льдом разнотипных озерах умеренного пояса позволили установить, наряду с сезонным убыванием, широкий спектр его изменчивости на масштабах времени от минут до нескольких суток [Baehr, DeGrandpre, 2002; Terzhevik, Golosov, 2012; Obertegger et al., 2017]. Высокочастотные колебания кислорода могут быть связаны с короткопериодными внутренними волнами и сейшми [Palshin et al., 2018], а низкочастотные – с адвективным переносом и конвективным перемешиванием [Baehr, DeGrandpre, 2002; Salmi, Salonen, 2016]. Для того чтобы выявить возможный вклад адвективного переноса в увеличение содержания РК в столбе воды в озере Вендюрском весной, необходимо проведение дополнительных исследований, например, синхрон-

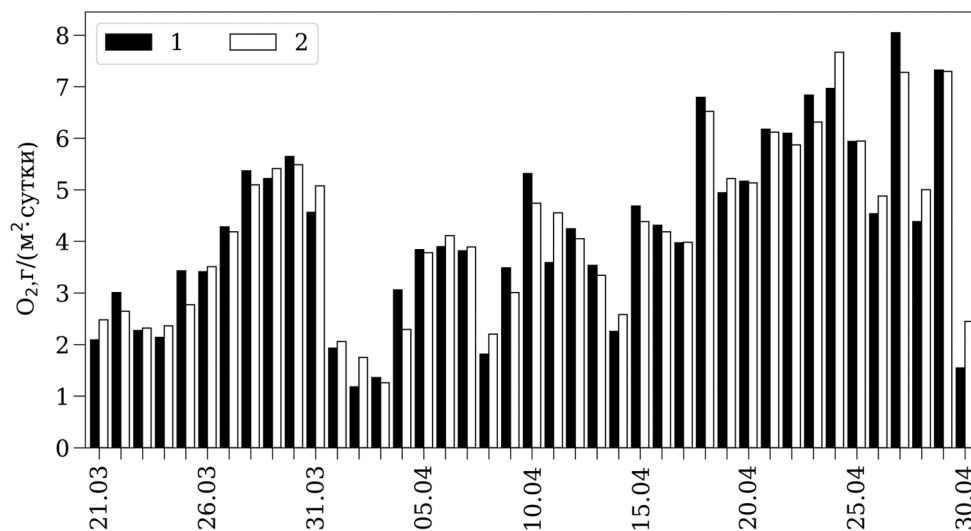


Рис. 2. Продукция (1) и потребление (2) РК в конвективном слое озера Вендюрского в период подледной конвекции с 21 марта по 30 апреля 2020 г.

Fig. 2. Production (1) and consumption (2) of the dissolved oxygen in the convective layer of Lake Vendyurskoe during under-ice convection from March 21 to April 30, 2020

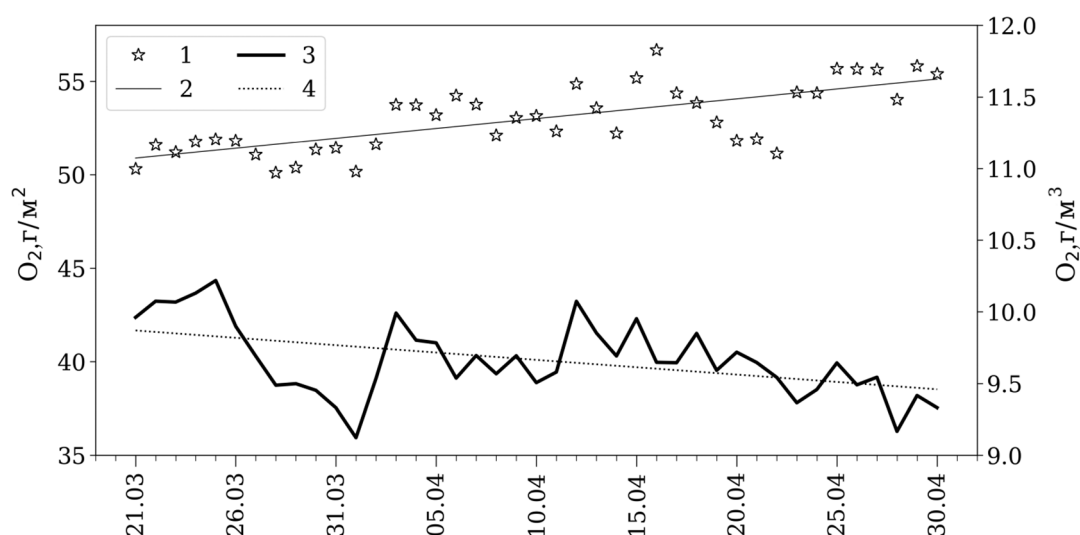


Рис. 3. Содержание РК в столбе воды (1, левая ось) и концентрация РК в КПС (3, правая ось), 2 и 4 – значимые линейные тренды при $p < 0.01$

Fig. 3. The content of dissolved oxygen in the water column (1, left axis) and the concentration of oxygen in the convective layer (3, right axis), 2 and 4 are significant linear trends at $p < 0.01$

ных длительных измерений концентраций РК в центральной части озера и на мелководьях. Такие исследования запланированы.

Заключение

Проведенный анализ данных высокочастотных измерений содержания РК в водах покрытого льдом озера Вендюрского позволил выявить широкий диапазон временной изменчивости этого параметра в период весенней подледной конвекции от нескольких минут до десятков часов. Наряду с высокочастотными и низкочастотными колебаниями РК, которые могут быть проявлением различных гидродинамических процессов и явлений, была обнаружена его суточная изменчивость, предположительно, обусловленная активизацией цветения водорослей и затратами на окисление ОВ и дыхание гидробионтов. Достоверно установить такую зависимость пока не представляется возможным в связи с отсутствием сопоставимых по продолжительности измерений РК, подледной облученности и концентраций хлорофилла «а» в водах озера Вендюрского.

Несмотря на простоту измерения содержания РК в покрытых льдом озерах с помощью автономных датчиков, использование временной изменчивости этого параметра при изучении метаболизма озерных экосистем является сложной задачей. Изменчивость содержания РК в озерах, покрытых льдом, формируется под влиянием не только химико-биологических, но также и гидрофизических процессов и явле-

ний, таких как короткие внутренние волны, сейши, склоновые течения, адвективный перенос.

Дальнейшие исследования будут направлены на изучение роли гидродинамических процессов и явлений в формировании высокочастотной и суточной изменчивости содержания РК в водах покрытых льдом озера, что будет способствовать лучшему пониманию РК как показателя метаболизма их экосистем.

На малых водоемах благоприятные световые условия для подледного развития фитопланктона складываются в течение нескольких последних недель ледостава [Salmi, Salonen, 2016], в то время как на больших по площади водоемах, поверхность которых зимой редко покрыта толстым слоем снега, высокий уровень подледной облученности способствует тому, что фотосинтез водорослей может активно развиваться в течение нескольких месяцев [Jewson et al., 2009; Twiss et al., 2012]. Таким образом, подледное развитие планктона может вносить заметный вклад в газовый режим водоемов, покрытых льдом, что обосновывает необходимость продолжения исследований.

Исследование выполнено в рамках государственного задания КарНЦ РАН (Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН).

Литература

Бреховских В. Ф., Гашкина Н. А., Кременецкая Е. Р., Ломова Д. В. Особенности кислородного режима Можайского водохранилища в период ле-

- доставка // Метеорология и гидрология. 2003. № 1. С. 103–109.
- Бульон В. В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л.: Наука, 1983. 150 с.
- Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР, 1960. 329 с.
- Волков С. Ю., Богданов С. Р., Здорovenнова Г. Э., Здорovenнов Р. Э., Пальшин Н. И., Терзевик А. Ю. Крупномасштабная структура конвективного перемешанного слоя в мелководном озере подо льдом // Фундаментальная и прикладная гидрофизика. 2019. Т. 12, № 1. С. 30–39. doi: 10.7868/S2073667319010040
- Пальшин Н. И., Здорovenнова Г. Э., Ефремова Т. В., Здорovenнов Р. Э., Гавриленко Г. Г., Богданов С. Р., Волков С. Ю., Терзевик А. Ю. Поглощение растворенного кислорода верхним слоем донных отложений в малом озере в конце периода ледоставы // Труды КарНЦ РАН. 2017. № 3. С. 36–47. doi: 10.17076/lim451
- Пальшин Н. И., Ефремова Т. В., Здорovenнова Г. Э., Гавриленко Г. Г., Здорovenнов Р. Э., Терзевик А. Ю., Волков С. Ю., Богданов С. Р. Суточная динамика растворенного кислорода в малом мезотрофном озере в период весеннего подледного прогрева // Известия РГО. 2019. Т. 151, вып. 4, С. 27–39. doi: 10.31857/S0869-6071151427-39
- Расписание погоды. URL: <https://rp5.ru> (дата обращения: 01.11.2020).
- Терзевик А. Ю., Пальшин Н. И., Голосов С. Д., Здорovenнов Р. Э., Здорovenнова Г. Э., Митрохов А. В., Потахин М. С., Шипунова Е. А., Зверев И. С. Гидрофизические аспекты формирования кислородного режима мелководного озера, покрытого льдом // Водные ресурсы. 2010. Т. 37, № 5. С. 568–579.
- Хатчинсон Д. Лимнология. М.: Прогресс, 1969. 591 с.
- Baehr M. M., DeGrandpre M. D. Under-ice CO₂ and O₂ variability in a freshwater lake // Biogeochemistry. 2002. Vol. 61. P. 95–113.
- Barica J., Mathias J. A. Oxygen depletion and winterkill risk in small prairie lakes under extended ice cover // J. Fish. Res. Board Can. 1979. No. 36. P. 980–986.
- Bertilsson S., Burgin A., Carey C. C., Fey S. B., Grossart H.-P., Grubisic L. M., Jones I. D., Kirillin G., Lennon J. T., Shade A., Smyth R. L. The under-ice microbiome of seasonally frozen lakes // Limnol. Oceanogr. 2013. Vol. 58. P. 1998–2012. doi: 10.4319/lo.2013.58.6.1998
- Block B. D., Denfeld B. A., Stockwell J. D., Flaim G., Grossart H.-P. F., Knoll L. B., Maier D. B., North R. L., Rautio M., Rusak J. A., Sadro S., Weyhenmeyer G. A., Bramburger A. J., Branstrator D. K., Salonen K., Hampton S. E. The unique methodological challenges of winter limnology // Limnol. Oceanogr. Methods. 2019. Vol. 17. P. 42–57. doi: 10.1002/lom3.10295
- Bouffard D., Zdorovennov R. E., Zdorovennova G. E., Pasche N., Wüest A., Terzhevik A. Yu. Ice-covered Lake Onega: effects of radiation on convection and internal waves // Hydrobiologia. 2016. Vol. 780. P. 21–36.
- Cole J. J., Pace M. L., Carpenter S. R., Kitchell J. F. Persistence of net heterotrophy in lakes during nutrient addition and food web manipulations // Limnol. Oceanogr. 2000. Vol. 45(8). P. 1718–1730. doi: 10.4319/lo.2000.45.8.1718
- Couture R.-M., de Wit H. A., Tominaga K., Kiuru P., Markelov I. Oxygen dynamics in a boreal lake responds to long-term changes in climate, ice phenology, and DOC inputs // J. Geophys. Res. Biogeosci. 2015. Vol. 120. P. 2441–2456. doi: 10.1002/2015JG003065
- Davis M. N., McMahon T. E., Cutting K. A., Jaeger M. E. Environmental and climatic factors affecting winter hypoxia in a freshwater lake: evidence for a hypoxia refuge and for re-oxygenation prior to spring ice loss // Hydrobiologia. 2020. Vol. 847. P. 3983–3997.
- Hampton S. E., Galloway A. W. E., Powers S. M. et al. Ecology under lake ice // Ecology Letters. 2017. Vol. 20. P. 98–111. doi: 10.1111/ele.12699
- Gosselin M., Legendre L., Demers S., Ingram R. G. Responses of sea-ice microalgae to climatic and fortnightly tidal energy inputs (Manitounuk Sound, Hudson Bay) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1985. Vol. 42. P. 999–1006.
- Jewson D. H., Granin N. G., Zhdanov A. A., Gnatsovsky R. Y. Effect of snow depth on under-ice irradiance and growth of *Aulacoseira baicalensis* in Lake Baikal // Aquat. Ecol. 2009. Vol. 43. P. 673–679.
- Kelley D. E. Convection in ice-covered lakes: effects on algal suspension // J. Plankton Res. 1997. Vol. 19. P. 1859–1880.
- Malm J., Terzhevik A., Bengtsson L., Boyarinov P., Glinsky A., Palshin N., Petrov M. A field study on currents in a shallow ice-covered lake // Limnol. Oceanogr. 1998. Vol. 43. P. 1669–1679.
- Obertegger U., Obrador B., Flaim G. Dissolved oxygen dynamics under ice: Three winters of high-frequency data from Lake Tovel, Italy // Water Resour. Res. 2017. Vol. 53(8). P. 7234–7246. doi: 10.1002/2017WR020599
- Odum H. T. Primary production in flowing waters // Limnol. Oceanogr. 1956. Vol. 1. P. 102–117. doi: 10.4319/lo.1956.1.2.010.2
- Palshin N. I., Bogdanov S. R., Zdorovennova G. E., Zdorovennov R. E., Efremova T. V., Belashev B. Z., Terzhevik A. Yu. Short internal waves in a small ice-covered lake // Water Resources. 2018. P. 45(5). P. 695–705. doi: 10.1134/S0097807818050159
- Peeters F., Atamanchuk D., Tengberg A., Encinas-Fernandez J., Hofmann H. Lake metabolism: Comparison of lake metabolic rates estimated from a diel CO₂- and the common diel O₂-technique // PLoS ONE. 2016. Vol. 11(12). P. e0168393. doi: 10.1371/journal.pone.0168393
- Pernica P., North R. L., Baulch H. M. In the cold light of day: the potential importance of under-ice convective mixed layers to primary producers // Inland Waters. 2017. Vol. 7(2). P. 138–150. doi: 10.1080/20442041.2017.1296627
- Reynolds C. Ecology of phytoplankton. Cambridge; New York: Cambridge Univ. Press, 2006.
- Salmi P., Salonen K. Regular build-up of the spring phytoplankton maximum before ice-break in a boreal lake // Limnol. Oceanogr. 2016. Vol. 61(1). P. 240–253. doi: 10.1002/lno.10214
- Staehr P. A., Christensen J. P. A., Batt R., Read J. Ecosystem metabolism in a stratified lake // Limnol. Oceanogr. 2012. Vol. 57(5). P. 1317–1330.

Staehr P. A., Bade D., Van de Bogert M. C., Koch G. R., Williamson C., Hanson P., Cole J. J., Kratz T. Lake metabolism and the diel oxygen technique: State of the science // *Limnol. Oceanogr. Methods*. 2010. Vol. 8. P. 628–644. doi: 10.4319/lom.2010.8.628

Suarez E. L., Tiffay M.-C., Kalinkina N., Tchekryzheva T., Sharov A., Tekanova E., Syarki M., Zdorovenov R. E., Makarova E., Mantzouki E., Venail P., Ibelings B. W. Diurnal variation in the convection-driven vertical distribution of phytoplankton under ice and after ice-off in large Lake Onego (Russia) // *Inland Waters*. 2019. Vol. 9(2). P. 193–204. doi: 10.1080/20442041.2018.1559582

Terzhevik A., Golosov S. Dissolved oxygen in ice-covered lakes // In: Bengtsson L., Herschy R. W., Fairbridge R. W. (eds). *Encyclopedia of Lakes and Reservoirs*. Encyclopedia of Earth Sciences Series. Springer, Dordrecht. 2012. doi: 10.1007/978-1-4020-4410-6_225

Twiss M. R., McKay R. M. L., Bourbonniere R. A., Bullerjahn G., Carrick H., Smith R., Winter J., D'Souza N., Furey P., Lashaway A., Saxton M., Wilhelm S. Dia-

toms abound in ice-covered Lake Erie: an investigation of offshore winter limnology in Lake Erie over the period 2007 to 2010 // *J. Great Lakes Res.* 2012. Vol. 38. P. 18–30.

Volkov S., Bogdanov S., Zdorovenov R., Zdorovenova G., Terzhevik A., Palshin N., Bouffard D., Kirillin G. Fine scale structure of convective mixed layer in ice-covered lake // *Environ. Fluid. Mech.* 2019. Vol. 19. P. 751–764. doi: 10.1007/s10652-018-9652-2

Yang B., Young J., Brown L., Wells M. High-frequency observations of temperature and dissolved oxygen reveal under-ice convection in a large lake // *Geophys. Res. Lett.* 2017. Vol. 44(24). P. 12218–12226. doi: 10.1002/2017GL075373

Yang B., Wells M., Li J., Young J. Mixing, stratification, and plankton under lake-ice during winter in a large lake: Implications for spring dissolved oxygen levels // *Limnol. Oceanogr.* 2020. doi: 10.1002/lno.11543

Поступила в редакцию 03.11.2020

References

Brekhovskikh V. F., Gashkina N. A., Kremenetskaya E. R., Lomova D. V. Dissolved oxygen regime of the Mozhaik Reservoir in the wintertime. *Russ. Meteorol. Hydrol.* 2003. No. 1. P. 71–76.

Bul'on V. V. Pervichnaya produktsiya planktona vnutrennikh vodoemov [Primary production of plankton from inland water bodies]. Leningrad: Nauka, 1983. 150 p.

Hutchinson D. *Limnologiya* [Limnology]. Moscow: Progress, 1969. 591 p.

Pal'shin N. I., Zdorovenova G. E., Efremova T. V., Zdorovenov R. E., Gavrilenko G. G., Bogdanov S. R., Volkov S. Yu., Terzhevik A. Yu. Pogloshchenie rastvorenogo kisloroda verkhnim sloem donnykh otlozhenii v malom ozere v kontse perioda ledostava [Absorption dissolved oxygen in the upper layers of bottom sediments in a small lake at the end of the freeze-up period]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2017. No. 3. P. 36–47. doi: 10.17076/lim451

Pal'shin N. I., Efremova T. V., Zdorovenova G. E., Gavrilenko G. G., Zdorovenov R. E., Terzhevik A. Yu., Volkov S. Yu., Bogdanov S. R. Diurnal dynamics of dissolved oxygen in the small mesotrophic lake during the under-ice heating period. *Izvestia RGO* [The RGS Herald]. 2019. Vol. 151, iss. 4, P. 27–39. doi: 10.31857/S0869-6071151427-39

Raspisanie pogody [Reliable prognosis]. URL: https://rp5.ru/Weather_in_the_world (accessed: 01.11.2020).

Terzhevik A. Yu., Pal'shin N. I., Zdorovenov R. E., Zdorovenova G. E., Mitrokhov A. V., Potakhin M. S., Golosov S. D., Shipunova E. A., Zverev I. S. Hydrophysical aspects of oxygen regime formation in a shallow ice-covered lake. *Water Resources*. 2010. Vol. 37, no. 5. P. 662–673.

Vinberg G. G. Pervichnaya produktsiya vodoemov [Primary production of reservoirs]. Minsk: Izd-vo AN BSSR, 1960. 329 p.

Volkov S. Yu., Bogdanov S. R., Zdorovenova G. E., Zdorovenov R. E., Pal'shin N. I., Terzhevik A. Yu. Large-scale structure of convectively-mixed layer

in a shallow ice-covered lake. *Fund. and Appl. Hydrophysics*. 2019. Vol. 12, no. 1. P. 30–39. doi: 10.7868/S2073667319010040

Baehr M. M., DeGrandpre M. D. Under-ice CO₂ and O₂ variability in a freshwater lake. *Biogeochemistry*. 2002. Vol. 61. P. 95–113.

Barica J., Mathias J. A. Oxygen depletion and winterkill risk in small prairie lakes under extended ice cover. *J. Fish. Res. Board Can.* 1979. No. 36. P. 980–986.

Bertilsson S., Burgin A., Carey C. C., Fey S. B., Grossart H.-P., Grubisic L. M., Jones I. D., Kirillin G., Lennon J. T., Shade A., Smyth R. L. The under-ice microbiome of seasonally frozen lakes. *Limnol. Oceanogr.* 2013. Vol. 58. P. 1998–2012. doi: 10.4319/lo.2013.58.6.1998

Block B. D., Denfeld B. A., Stockwell J. D., Flaim G., Grossart H.-P. F., Knoll L. B., Maier D. B., North R. L., Rautio M., Rusak J. A., Sadro S., Weyhenmeyer G. A., Bramburger A. J., Branstrator D. K., Salonen K., Hampton S. E. The unique methodological challenges of winter limnology. *Limnol. Oceanogr. Methods*. 2019. Vol. 17. P. 42–57. doi: 10.1002/lom3.10295

Bouffard D., Zdorovenov R. E., Zdorovenova G. E., Pasche N., Wüest A., Terzhevik A. Yu. Ice-covered Lake Onega: effects of radiation on convection and internal waves. *Hydrobiologia*. 2016. Vol. 780. P. 21–36.

Cole J. J., Pace M. L., Carpenter S. R., Kitchell J. F. Persistence of net heterotrophy in lakes during nutrient addition and food web manipulations. *Limnol. Oceanogr.* 2000. Vol. 45(8). P. 1718–1730. doi: 10.4319/lo.2000.45.8.1718

Couture R.-M., de Wit H. A., Tominaga K., Kiuru P., Markelov I. Oxygen dynamics in a boreal lake responds to long-term changes in climate, ice phenology, and DOC inputs. *J. Geophys. Res. Biogeosci.* 2015. Vol. 120. P. 2441–2456. doi: 10.1002/2015JG003065

Davis M. N., McMahon T. E., Cutting K. A., Jaeger M. E. Environmental and climatic factors affecting winter hypoxia in a freshwater lake: evidence for a hy-

poxia refuge and for re-oxygenation prior to spring ice loss. *Hydrobiologia*. 2020. Vol. 847. P. 3983–3997.

Hampton S. E., Galloway A. W. E., Powers S. M. et al. Ecology under lake ice. *Ecology Letters*. 2017. Vol. 20. P. 98–111. doi: 10.1111/ele.12699

Gosselin M., Legendre L., Demers S., Ingram R. G. Responses of sea-ice microalgae to climatic and fortnightly tidal energy inputs (Manitounuk Sound, Hudson Bay). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1985. Vol. 42. P. 999–1006.

Jewson D. H., Granin N. G., Zhdanov A. A., Gnatskovsky R. Y. Effect of snow depth on under-ice irradiance and growth of *Aulacoseira baicalensis* in Lake Baikal. *Aquat. Ecol.* 2009. Vol. 43. P. 673–679.

Kelley D. E. Convection in ice-covered lakes: effects on algal suspension. *J. Plankton Res.* 1997. Vol. 19. P. 1859–1880.

Malm J., Terzhevik A., Bengtsson L., Boyarinov P., Glinsky A., Palshin N., Petrov M. A field study on currents in a shallow ice-covered lake. *Limnol. Oceanogr.* 1998. Vol. 43. P. 1669–1679.

Obertegger U., Obrador B., Flaim G. Dissolved oxygen dynamics under ice: Three winters of high-frequency data from Lake Tovel, Italy. *Water Resour. Res.* 2017. Vol. 53(8). P. 7234–7246. doi: 10.1002/2017WR020599

Odum H. T. Primary production in flowing waters. *Limnol. Oceanogr.* 1956. Vol. 1. P. 102–117. doi: 10.4319/lo.1956.1.2.010.2

Palshin N. I., Bogdanov S. R., Zdorovenova G. E., Zdorovenov R. E., Efremova T. V., Belashev B. Z., Terzhevik A. Yu. Short internal waves in a small ice-covered lake. *Water Resources*. 2018. P. 45(5). P. 695–705. doi: 10.1134/S0097807818050159

Peeters F., Atamanchuk D., Tengberg A., Encinas-Fernandez J., Hofmann H. Lake metabolism: Comparison of lake metabolic rates estimated from a diel CO₂- and the common diel O₂-technique. *PLoS ONE*. 2016. Vol. 11(12). P. e0168393. doi: 10.1371/journal.pone.0168393

Pernica P., North R. L., Baulch H. M. In the cold light of day: the potential importance of under-ice convective mixed layers to primary producers. *Inland Waters*. 2017. Vol. 7(2). P. 138–150. doi: 10.1080/20442041.2017.1296627

Reynolds C. Ecology of phytoplankton. Cambridge; New York: Cambridge Univ. Press, 2006.

Salmi P., Salonen K. Regular build-up of the spring phytoplankton maximum before ice-break in a boreal

lake. *Limnol. Oceanogr.* 2016. Vol. 61(1). P. 240–253. doi: 10.1002/lno.10214

Staehr P. A., Christensen J. P. A., Batt R., Read J. Ecosystem metabolism in a stratified lake. *Limnol. Oceanogr.* 2012. Vol. 57(5). P. 1317–1330.

Staehr P. A., Bade D., Van de Bogert M. C., Koch G. R., Williamson C., Hanson P., Cole J. J., Kratz T. Lake metabolism and the diel oxygen technique: State of the science. *Limnol. Oceanogr. Methods*. 2010. Vol. 8. P. 628–644. doi: 10.4319/lom.2010.8.628

Suarez E. L., Tiffay M.-C., Kalinkina N., Tchekryzheva T., Sharov A., Tekanova E., Syarki M., Zdorovenov R. E., Makarova E., Mantzouki E., Venail P., Ibelings B. W. Diurnal variation in the convection-driven vertical distribution of phytoplankton under ice and after ice-off in large Lake Onego (Russia). *Inland Waters*. 2019. Vol. 9(2). P. 193–204. doi: 10.1080/20442041.2018.1559582

Terzhevik A., Golosov S. Dissolved oxygen in ice-covered lakes. Bengtsson L., Herschy R. W., Fairbridge R. W. (eds) Encyclopedia of Lakes and Reservoirs. Encyclopedia of Earth Sciences Series. Springer, Dordrecht. 2012. doi: 10.1007/978-1-4020-4410-6_225

Twiss M. R., McKay R. M. L., Bourbonniere R. A., Bullerjahn G., Carrick H., Smith R., Winter J., D'souza N., Furey P., Lashaway A., Saxton M., Wilhelm S. Diatoms abound in ice-covered Lake Erie: an investigation of offshore winter limnology in Lake Erie over the period 2007 to 2010. *J. Great Lakes Res.* 2012. Vol. 38. P. 18–30.

Volkov S., Bogdanov S., Zdorovenov R., Zdorovenova G., Terzhevik A., Palshin N., Bouffard D., Kirillin G. Fine scale structure of convective mixed layer in ice-covered lake. *Environ. Fluid. Mech.* 2019. Vol. 19. P. 751–764. doi: 10.1007/s10652-018-9652-2

Yang B., Young J., Brown L., Wells M. High-frequency observations of temperature and dissolved oxygen reveal under-ice convection in a large lake. *Geophys. Res. Lett.* 2017. Vol. 44(24). P. 12218–12226. doi: 10.1002/2017GL075373

Yang B., Wells M., Li J., Young J. Mixing, stratification, and plankton under lake-ice during winter in a large lake: Implications for spring dissolved oxygen levels. *Limnol. Oceanogr.* 2020. doi: 10.1002/lno.11543

Received November 03, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Пальшин Николай Иннокентьевич

старший научный сотрудник, к. г. н.
Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185030
эл. почта: npalshin@mail.ru
тел.: (8142) 576381

CONTRIBUTORS:

Palshin, Nikolai

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
50 Al. Nevsky Ave., 185030 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: npalshin@mail.ru
tel.: (8142) 576381

Здоровеннов Роман Эдуардович

старший научный сотрудник, к. г. н.
Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185030
эл. почта: romga74@gmail.com
тел.: (8142) 576381

Здоровеннова Галина Эдуардовна

заведующая лаб. гидрофизики, к. г. н.
Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185030
эл. почта: zdorovennova@gmail.com
тел.: (8142) 576381

Богданов Сергей Рэмович

ведущий научный сотрудник, д. ф.-м. н., доцент
Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185030
эл. почта: Sergey.R.Bogdanov@mail.ru

Гавриленко Галина Геннадиевна

младший научный сотрудник
Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185030
эл. почта: gg.gavrylenko@gmail.com

Ефремова Татьяна Владимировна

старший научный сотрудник, к. г. н.
Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185030
эл. почта: efremova@nwpi.krc.karelia.ru

Терзевик Аркадий Юрьевич

ведущий научный сотрудник, к. т. н.
Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185030
эл. почта: ark1948@list.ru
тел.: (8142) 578464

Zdorovennov, Roman

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
50 Al. Nevsky Ave., 185030 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: romga74@gmail.com
tel.: (8142) 576381

Zdorovennova, Galina

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
50 Al. Nevsky Ave., 185030 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: zdorovennova@gmail.com
tel.: (8142) 576381

Bogdanov, Sergey

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
50 Al. Nevsky Ave., 185030 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: Sergey.R.Bogdanov@mail.ru

Gavrilenko, Galina

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
50 Al. Nevsky Ave., 185030 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: gg.gavrylenko@gmail.com

Efremova, Tatyana

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
50 Al. Nevsky Ave., 185030 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: efremova@nwpi.krc.karelia.ru

Terzhevik, Arkady

Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
50 Al. Nevsky Ave., 185030 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ark1948@list.ru
tel.: (8142) 578464

УДК 581.2653–247.7 (23:4705)

РЕАКЦИЯ ГОРНО-ТУНДРОВЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ УРАЛА НА ВНЕДРЕНИЕ *JUNIPERUS SIBIRICA* BURGSD.

О. В. Ерохина, С. Ю. Соковнина

Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН, Екатеринбург, Россия

Рассматриваются вопросы изменения состава и структуры растительных сообществ горных тундр Урала в условиях внедрения *Juniperus sibirica* Burgsd. Для изучения перестройки горно-тундровых сообществ проведены описания растительных сообществ на Северном и Южном Урале. На Северном – на г. Зыряновка (хр. Чувальский Камень) и хр. Кваркуш. На Южном Урале исследования проведены на г. Большой (Северный) Нургуш (хр. Нургуш) и на г. Поперечная (хр. Зигальга). Всего выполнено 60 геоботанических описаний. Участки горных тундр для описания подобраны на одной высоте над уровнем моря, типологически и топологически однообразны, расположены на расстоянии 20–50 м друг от друга. Описания выполнены по стандартным геоботаническим методикам. Методами кластерного анализа показано, что вне зависимости от широтного положения и типологической приуроченности обособляются участки горных тундр с доминированием *J. sibirica*. Участки горных тундр без *J. sibirica* или с его участием до 30–40 % закономерного распределения не имеют. Анализ соотношения экологических групп сосудистых растений горно-тундровых сообществ показывает, что изменения на Северном и Южном Урале происходят по-разному. Северный Урал: на г. Зыряновка значительно возрастает проективное покрытие мезофитов, на хр. Кваркуш резко снижается покрытие психрофитов. Южный Урал: на г. Нургуш значительно снижается покрытие мезофитов. Изменение ценотической структуры горно-тундровых сообществ наиболее выражено на Северном Урале: на г. Зыряновка значительно увеличивается доля опушечных и снижается покрытие высокогорных видов; на хр. Кваркуш значительно уменьшается покрытие высокогорных видов. Горно-тундровые сообщества Северного и Южного Урала имеют общие виды, а также в них произрастают эндемики Урала и реликты разного происхождения.

Ключевые слова: горные тундры; Северный и Южный Урал; состав и структура сообществ; можжевельник сибирский; изменение растительности.

O. V. Erokhina, S. Yu. Sokovnina. THE MOUNTAIN TUNDRA PLANT COMMUNITIES RESPONSE TO INTRODUCTION OF *JUNIPERUS SIBIRICA* BURGSD. IN THE URALS

Changes in the species composition and structure of high-mountain vegetation of the Urals are described and characterized in connection with the introduction of *Juniperus sibirica*. About 60 plots (relevés) of mountain tundra communities were studied in the Northern Urals: Zyryanovka Mountain (N60°57', E58°58'); Kvarkush Ridge (N60°08', E58°44'), and the Southern Urals: Northern Nurgush Mountain (N54°48', E59°08'); Poperechnaya Mountain (N54°39', E58°39'). Common geobotanical methods were used. Study plots were chosen to represent different abundances of *J. sibirica*. The structure of tundra plant communities dominated by *J. sibirica* departs from other groups of plant communities

in the dendrogram. Tundra areas without *J. sibirica* or where its contribution was up to 30–40 % did not have any regularity in the distribution. Changes in the ratio of vascular plant ecological and coenotic groups were measured, showing significant differences between Northern and Southern Urals. Northern Urals: on Zyryanovka Mountain a significant increase happened in the percentage cover of mesophytes, while on the Kvarkush Ridge the percentage cover of psychrophytes declined greatly. Southern Urals: the percentage cover of mesophytes declined significantly on Mt. Nurgush. The ratio of coenotic groups of vascular plants in the mountain-tundra communities changed the most notably in the Northern Urals: on Mt. Zyryanovka the percentage cover of marginal tree species significantly increased while the percentage cover of high-mountain species decreased; the Kvarkush Ridge experienced a significant decline in the percentage cover of high-mountain species. Data about vascular plants species common for tundra communities in the Northern and Southern Urals, and about the composition of endemic and relict species are presented.

Keywords: mountain tundra; Northern and Southern Urals; species composition and structure of communities; *Juniperus sibirica*; vegetation changes.

Введение

Экстремальные природно-климатические условия высокогорий и зональных тундр обуславливают их крайнюю чувствительность к любым природным изменениям и антропогенным воздействиям [Walker et al., 2006; Myers-Smith et al., 2015]. Во второй половине XX века отмечено глобальное изменение климата [Elmendorf et al., 2012] и, как следствие этого, активное продвижение верхней границы лесной растительности и внедрение кустарников в сообщества равнинных и горных тундр Северного полушария [Tape et al., 2006, 2012; Шиятов, 2009]. Однако данных о трансформации растительности тундровых экосистем не много и они крайне разрозненны.

Влияние кустарниковой растительности на равнинные и горные тундры в основном изучено на примере листопадных кустарников (*Alnus* sp., *Betula* sp., *Salix* sp.). Показано, что под пологом кустарников формируются особые микроклиматические условия: увеличение влажности воздуха и почвы за счет более позднего таяния снега, снижение эолового иссушения и инсоляции [Tsuyuzaki et al., 2012], уменьшение колебаний температуры почвы [Elmendorf et al., 2012; Tsuyuzaki et al., 2012]. Разрастание листопадных кустарников, имеющих вертикальную форму роста и ежегодно образующих значительное количество листового опада, в большинстве регионов приводит к увеличению высоты и обилия сосудистых растений и снижению видового разнообразия сообществ, а также обилия мхов и лишайников [Walker et al., 2006; Rajunen et al., 2011; Elmendorf et al., 2012].

Влияние хвойных (*Juniperus sibirica* Burgsd., *Pinus pumila* (Pall.) Regel) на состав и структуру высокогорных тундровых сообществ изучено недостаточно.

Известно, что площади горных тундр Северного и Южного Урала невелики [Горчаковский, 1975], и при сохранении современной тенденции продвижения верхней границы леса, отмеченной в XX веке [Harsch et al., 2009; Myers-Smith et al., 2011; Шиятов и др., 2014; Моисеев и др., 2016], может произойти утрата гено- и ценофонда горно-тундровых экосистем. Нами впервые для Уральского региона дана характеристика состава и структуры горных тундр отдельных вершин Урала в условиях внедрения можжевельника сибирского [Ерохина, Соковнина, 2018; Григорьев и др., 2018]. В данной работе мы представляем обобщение материалов исследований на четырех горных вершинах Урала.

Цель работы – изучение видового состава сосудистых растений и лишайников, оценка экологической и ценотической структуры сообществ горных тундр Урала в условиях разрастания *Juniperus sibirica* Burgsd.

Материалы и методы

В 2016 году на г. Зырянновка (хр. Чувальский Камень, ГПЗ «Вишерский», Северный Урал, N60°57', E58°58') сделано 15 геоботанических описаний; на г. Поперечная (хр. Зигальга, Южный Урал, N54°39', E58°39') – 18 геоботанических описаний. В 2017 г. на перевале хр. Кваркуш в верховьях р. Жигалан-2 (Северный Урал, N60°08', E58°44') сделано 15 геоботанических описаний, на г. Северный (Большой) Нургуш (хр. Нургуш, НП «Зюраткуль», Южный Урал, N54°48', E59°08') – 12 геоботанических описаний.

Описания выполнены по стандартным геоботаническим методикам на площадках 100 м² с фиксацией GPS-координат для каждой. Площадки для описания на каждой горной вершине подбирались с учетом топологического и типо-

Район исследования Study area	Место исследования Study location	Тип растительных сообществ Type of plant communities	Высота над ур. моря Height above sea level	Экспозиция, крутизна склона Exposure, slope steepness	Каменистость Rockiness	ПП кустарникового яруса, % PC shrub layer, %	ПП травяно-кустарничкового яруса, % PC grass-subshrub layer, %	ПП мохово-лишайникового яруса, % PC moss-lichen layer, %
Северный Урал Northern Urals	г. Зыряновка Zyryanovka mountain	Травяно-моховые Grass-moss	757–800	3, 3–5	5–10	0	50–70	60
			744–808	3, 3–5	5–8	30–40	40–70	70
			754–812	3, 3–5	10–30	85–95	20–40	40
	г. Кваркуш Kvarkush ridge	Травяно-моховые Grass-moss	923–933	3, 1–2	1–10	0	50–80	80
915–928			3, 1–2	3–5	30–40	40–70	80	
880–931			3, 1–2	10–40	85–95	30–40	60	
Южный Урал Southern Urals		г. Северный Нургуш Nurgush mountain	Мохово-травяные Moss-grass	1289–1331	ЮВ, 3–5	5	0	50–85
	1303–1331			ЮВ, 3–5	5	30–40	60–70	60
	1300–1329			ЮВ, 3–5	5–20	85–95	15–25	60
	г. Поперечная Poperechnaya mountain	Лишайниково-мохово-травяные Lichen-moss-grass	1257–1293	В, 3	2–25	0	70–80	40
1270–1288			В, 3	2–25	30–40	60–80	40	
1268–1291			В, 3	2–25	85–95	5–40	40	

логического единства (табл.). На каждой площадке фиксировали: высоту над уровнем моря, положение в рельефе, ярусность, общее проективное покрытие и покрытие по ярусам, разделение на подъярусы и их высоту. На площадках учитывался видовой состав сосудистых растений с обилием, выраженным в %. Растительные сообщества по доле участия *Juniperus sibirica* разделили на 3 группы: А – с отсутствием *J. sibirica*, Б – со значительным участием (30–40 %) и В – с доминированием (85–95 %).

Определение видовой принадлежности сосудистых растений подтверждено в Гербарии Музея ИЭРиЖ УрО РАН (SVER).

Обработка полученных материалов произведена в программе MS Excel 2007, а также с применением пакета Statistica 8.0 for Windows. Для оценки сходства/различия видового состава и структуры описанных сообществ применялся кластерный анализ, с использованием метода Варда и оценкой евклидова расстояния. Оценка значимости изменений экологической и ценоотической структуры растительных сообществ каждой вершины проведена с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) с уровнем значимости $p < 0,05$. Отнесение видов к определенной экологической и ценоотической группам взято из Конспекта флоры Челябинской области (сосудистые растения) [Куликов, 2005].

Результаты исследования

При типизации горных тундр Урала авторы работ [Игошина, 1964; Горчаковский, 1975; Флора..., 2008; Овеснов и др., 2010] выделили лишайниковые щетинистые, пятнистые травяно-моховые и моховые горные тундры. На изученной нами территории описаны растительные сообщества из формаций лишайниково-мохово-травяных, мохово-травяных и травяно-моховых тундр. Сосудистые растения преобладали в составе всех изученных растительных сообществ, мохообразные вносили различный вклад, синузии лишайников занимали подчиненное положение (проективное покрытие не превышало 20 %).

Характеристика горно-тундровых сообществ

СЕВЕРНЫЙ УРАЛ

Гора Зыряновка, хребет Чувальский Камень

Травяно-моховые тундры без участия *J. sibirica* (группа А). ПП травяно-кустарничко-

вого яруса 50–70 %, видовое богатство сосудистых растений 7–13 видов. В этих фитоценозах доминировала *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin.; содоминантами выступали *Rumex acetosa* L., *Solidago virgaurea* L., *Carex arctisibirica* (Jurtz.) Czer. и *Anemonastrum biarmiensis* (Juz.) Holub. ПП мохово-лишайникового яруса 60 %, высота 5–7 см. Доминируют *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al., *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr., *Polytrichum commune* Hedw. Из лишайников единично встречены *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot, *C. uncialis* (L.) F. H. Wigg.

Травяно-моховые тундры со значительным участием (30–40 %) *J. sibirica* (группа Б). ПП травяно-кустарничкового яруса 40–70 %, видовое богатство сосудистых растений 7–11 видов. В этих фитоценозах доминировала *Deschampsia flexuosa*; содоминантами в разных фитоценозах выступали *Rumex acetosa*, *Anemonastrum biarmiensis*, *Vaccinium uliginosum* L. и *Rubus idaeus* L. ПП мохово-лишайникового яруса 70 %, высота 6–7 см. Доминируют *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*, *Dicranum montanum* Hedw. Лишайники единичны: *Cladonia macroceras* (Delise) Hav., *C. gracilis* var. *gracilis* (L.) Willd., *C. uncialis*.

Травяно-моховые тундры с доминированием (85–95 %) *J. sibirica* (группа В). ПП травяно-кустарничкового яруса 20–40 %, видовое богатство сосудистых растений 7–14 видов. В этих фитоценозах доминировали *Deschampsia flexuosa*, иногда *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.; содоминантами в разных фитоценозах выступали *Calamagrostis arundinacea* L., *Rumex acetosa*, *Solidago virgaurea*, *Hypericum maculatum* Crantz. ПП мохово-лишайникового яруса 40 %, высота 5–6 см. Доминируют *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*. Лишайники представлены единично: *Cetraria islandica*, *Cladonia rangiferina* (L.) F. H. Wigg., *C. uncialis*.

Плато хребта Кваркуш

Травяно-моховые горные тундры без участия *J. sibirica* (группа А). ПП травяно-кустарничкового яруса 50–80 %, видовое богатство сосудистых растений 10–13 видов. Доминировали *Vaccinium uliginosum*, *Poa alpigena* (Blytt) Lindm., *Aster sibiricus* L., *Juncus trifidus* L., *Anemonastrum biarmiensis*. ПП мохово-лишайникового яруса 80 %. В нем доминировали мохообразные. Среди доминантов *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb., *Polytrichum commune*. Среди лишайников единично представлены *Cetraria islandica*, *Cladonia arbuscula*, *C. macroceras*, *C. uncialis*.

Травяно-моховые горные тундры со значительным участием (30–40 %) *J. sibirica* (группа Б). ПП травяно-кустарничкового яруса 40–70 %, видовое богатство сосудистых растений 9–14 видов. В травяно-кустарничковом ярусе доминировали *Vaccinium uliginosum*, *Poa alpigena*, *Juncus trifidus*. ПП мохово-лишайникового яруса 80 %. В ярусе преобладали мохообразные: *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum*, *Polytrichum commune*. Лишайники представлены единично: *Cetraria islandica*, *Cladonia arbuscula*, *C. gracilis* var. *gracilis*, *C. uncialis*.

Травяно-моховые горные тундры с доминированием (85–95 %) *J. sibirica* (группа В). ПП травяно-кустарничкового яруса 30–40 %, видовое богатство 9–12 видов. Доминировали *Vaccinium uliginosum*, *Poa alpigena*, *Juncus trifidus*. ПП мохово-лишайникового яруса 60 %. В ярусе доминировали мохообразные. Среди доминантов – *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum*, *Polytrichum commune*. Лишайники представлены единично: *Cladonia arbuscula*, *C. gracilis* var. *gracilis*, *C. rangiferina*, *C. uncialis*.

ЮЖНЫЙ УРАЛ

Гора Большой (Северный) Нургуш, хребет Нургуш

Мохово-травяные горные тундры без участия *J. sibirica* (группа А). ПП травяно-кустарничкового яруса 50–85 %, видовое богатство сосудистых растений 10–12 видов. В этих сообществах доминировали *Alchemilla vulgaris* L., *Alopecurus glaucus* Less., *Rumex acetosa*, *Festuca supina* Schur. ПП мохово-лишайникового яруса 70 %. В ярусе доминировали зеленые мхи: *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum*, *Polytrichum commune*. В сообществах единично присутствовали *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. amaurocraea*, *C. gracilis* var. *gracilis*.

Мохово-травяные горные тундры со значительным участием (30–40 %) *J. sibirica* (группа Б). ПП травяно-кустарничкового яруса 60–70 %, видовое богатство сосудистых растений 10–14 видов. В этих сообществах доминировали *Alchemilla vulgaris*, *Alopecurus glaucus*, *Festuca supina*, *Carex hyperborea* Drej. ПП мохово-лишайникового яруса 60 %. В нем преобладали мохообразные. Доминировали *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum*, *Polytrichum commune*. В сообществах единично присутствовали *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. pleurota* (Florke) Schaerer, *Cetraria laevigata* Rass., *Flavocetraria cuculata* (Bellardi) Kärnefelt et A. Thell.

Мохово-травяные горные тундры с доминированием (85–95 %) *J. sibirica* (группа В). ПП травяно-кустарничкового яруса 15–25 %, видовое богатство сосудистых растений 11–13 видов. Доминировали *Bistorta major* F. Gray, *Rumex acetosa*, *Hieracium* sp. ПП мохово-лишайникового яруса 60 %. Из мохообразных преобладали *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum*, *Polytrichum commune*. Среди лишайников отмечены единично *Cladonia arbuscula*, *C. stygia* (Fr.) Ruoss, *C. amaurocraea*, *C. macroceras*.

Гора Поперечная, хребет Зигальга

Лишайниково-мохово-травяные тундры без участия *J. sibirica* Burgsd. (группа А). ПП травяно-кустарничкового яруса 60 %, видовое богатство сосудистых растений 7–19 видов. Доминировали *Lusula sibirica* V. Krecz., *Festuca igoschinii* Tzvel., *Poa alpigena* (Blytt) Lindm., *Aconogonon alpinum* (All.). ПП мохово-лишайникового яруса 40 %, высота 7–11 см. Доминировали *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*, *Dicranum montanum*. Содоминантами были *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris* (Opiz) Pouzar & Vězda, *C. stygia*, *C. amaurocraea*.

Лишайниково-мохово-травяные тундры со значительным участием (30–40 %) *J. sibirica* (группа Б). ПП травяно-кустарничкового яруса 60–80 %, видовое богатство 7–19 видов. В этих фитоценозах доминировала *Festuca igoschinii*, *Aconogonon alpinum*, *Anemonastrum biarmiensis* и *Veratrum lobelianum* Bernh. ПП мохово-лишайникового яруса 40 %, высота 7–9 см. Доминировали *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*, *Dicranum montanum*. Среди лишайников преобладали *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, также отмечены *C. stellaris*, *C. stygia*, *C. uncialis*, *Cetraria laevigata*, *Flavocetraria cucullata*, *Cladonia pleurota*.

Лишайниково-мохово-травяные с доминированием (85–95 %) *J. sibirica* (группа В). ПП травяно-кустарничкового яруса 5–40 %. Видовое богатство 11–20 видов. В этих фитоценозах доминировали *Hieracium imerelense* (Elfstr.) Juxip, *Festuca igoschinii* и *Lusula sibirica*. ПП мохово-лишайникового яруса 40 %, высота 8,5–10 см. В сообществах доминировали *Hylocomium splendens*, *Dicranum montanum*, *Polytrichum commune*. Содоминантами были *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, также отмечены *C. stellaris*, *C. stygia*, *C. uncialis*, *C. amaurocraea*, *C. macroceras*, *C. subfurcata* (Nyl.) Arnold.

Общими видами сосудистых растений для всех изученных сообществ явились *Anemonastrum biarmiensis*, *Carex ensifolia* Turcz.

Ex V. Krecz., *Solidago lapponica* With., *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea* L., *Veratrum lobelianum* Bernh.

В горных тундрах отмечены **эндемичные для высокогорий Урала виды** [Куликов, 2005]: *Alopecurus glaucus*, *Anemonastrum biarmiensis*, *Cerastium krylovii* Schischk. et Gorczak., *Festuca igoschinii*, *Hieracium imerelense*, *Lagotis uralensis* Schischk., *Rhodiola iremelica* Boriss. При этом наибольшее число эндемиков (до 27 % от общего состава) отмечено для г. Поперечная (хр. Зигальга, Южный Урал).

Изученные горные тундры содержали реликтовые виды разного времени и происхождения [Куликов, 2005]. **Плейстоценовые перигляциальные реликты арктического происхождения:** *Calamagrostis lapponica* (Wahlenb.) C. Hartm., *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub., *Hieracium alpinum* L., *Juncus trifidus*, *Poa alpigena*. **Плейстоценовые перигляциальные реликты южносибирского происхождения:** *Carex ensifolia*, *Lusula sibirica*. **Голоценовые реликты неморального комплекса:** *Viola biflora* L.

В изученных горных тундрах отмечены внесенные в Красную книгу Пермского края [2008] сосудистые растения *Cerastium krylovii* и *Lagotis uralensis*; в Красную книгу Челябинской области [2017] – *Dianthus superbus* L., *Lagotis uralensis* и *Rhodiola iremelica*.

Анализ структуры горно-тундровых сообществ с разной степенью участия *J. sibirica*

Методом кластерного анализа показали обособление участков с доминированием *J. sibirica* во всех изученных горных тундрах – кластеры с буквой В в левой части графиков (рис. 1). Растительные сообщества с отсутствием или незначительным участием (до 30–40 %) не демонстрировали закономерного распределения, при этом ПП *J. sibirica* не имело определяющего значения.

Изменение структуры растительных сообществ с увеличением ПП *J. sibirica* могло проявиться в первую очередь в изменении соотношения экологических и ценотических групп растений.

На рис. 2 показано соотношение экологических групп растений в горно-тундровых сообществах с разной долей участия *J. sibirica* на Северном и Южном Урале.

С увеличением участия *J. sibirica* сохранился общий характер распределения экологических групп в растительных сообществах. При этом в сообществах горы Зыряновка выявлено значимое увеличение проективного покры-

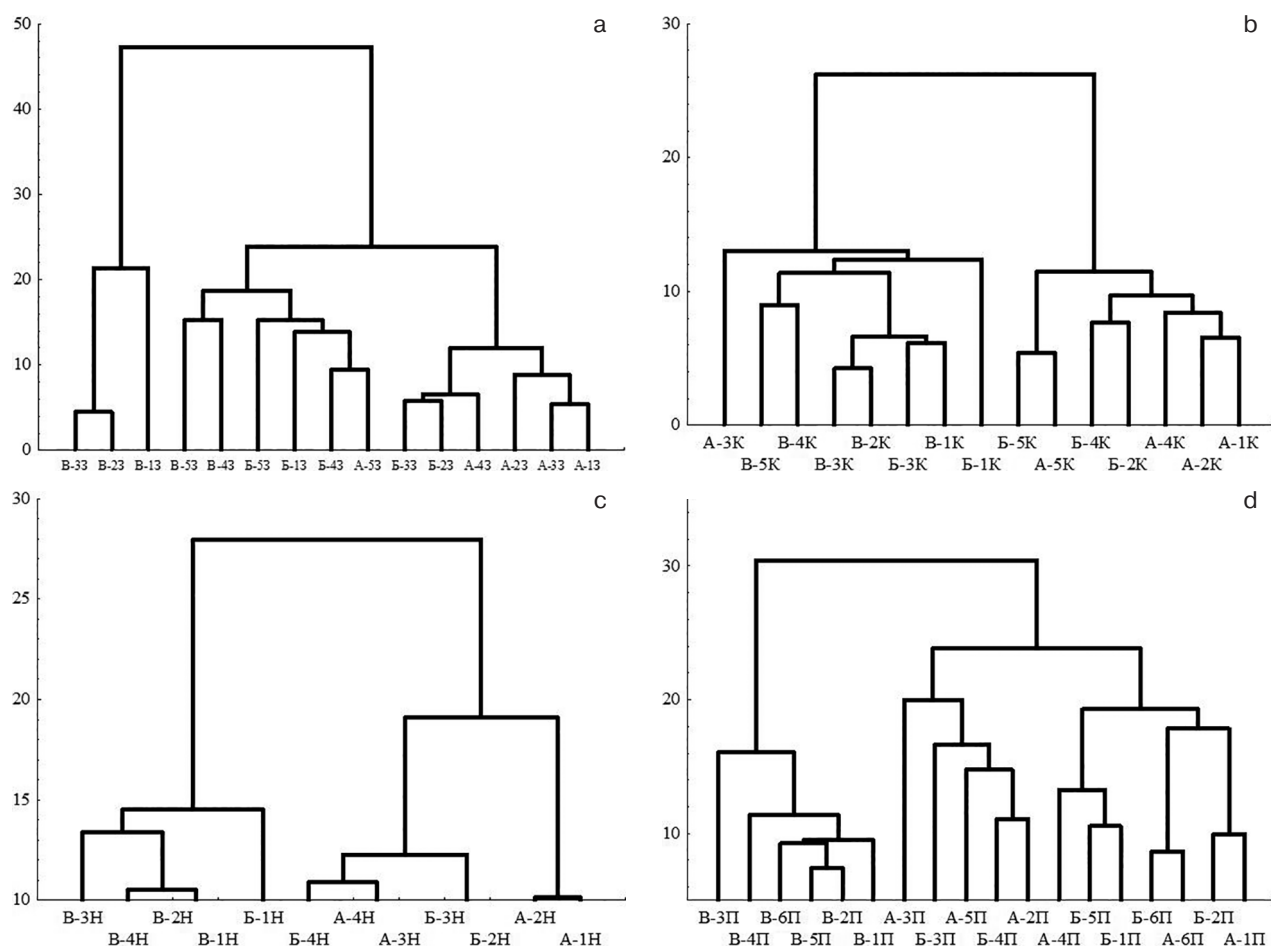


Рис. 1. Дендрограмма различий (метод Варда) тундровых сообществ с разной долей участия *J. sibirica* в горах Северного и Южного Урала: а – г. Зыряновка; б – хр. Кваркуш; с – г. Б. Нургуш; д – г. Поперечная.

По оси х – варианты геоботанических описаний с разной долей участия *J. sibirica*, где первая буква – группа описаний с учетом доли *J. sibirica* (ПП): А – 0 %, В – 30–40 %, В – 80–95 %, цифра после дефиса – номер геоботанического описания из полевого дневника, последняя буква – название горы: З – Зыряновка, К – Кваркуш, Н – Нургуш, П – Поперечная. По оси у – евклидово расстояние

Fig. 1. Dendrogram of differences (Ward's method) of tundra communities with different abundance of *J. sibirica* in the Northern and Southern Urals: а – Zyryanovka mountain; б – the Kvarkush ridge; с – г. Б. Нургуш; д – Poperechnaya mountain.

X-axis – geobotanical relevés with different abundance of *J. sibirica*: where the first letter is a group of tundra communities with different cover of *J. sibirica* (percentage cover): А – 0 %, В – 30–40 %, В – 80–95 %, the number after the hyphen is the number of the geobotanical relevés from the field notebook, the last letter is the name of the mountain: З – Zyryanovka, К – Kvarkush, Н – Nurgush, П – Poperechnaya. Y-axis – Euclidean distance

тия видов группы мезофитов ($F(2, 12) = 14,19$; $p < 0,01$). Тогда как в сообществах хр. Кваркуш проявилось значимое уменьшение проективного покрытия сосудистых растений группы психрофитов ($F(2, 9) = 13,5$; $p < 0,01$). Эта тенденция свидетельствует о мезофитизации условий среды обитания горных тундр Северного Урала в настоящее время. В сообществах горных тундр Южного Урала изменения экологической структуры иные. На горе Нургуш показано значимое снижение покрытия сосудистых растений группы мезофитов ($F(2, 9) = 4,72$; $p = 0,04$). Тогда как на горе Поперечная значимых изменений экологической структуры

сообществ с разной долей участия *J. sibirica* не выявлено.

Таким образом, отмечаем, что изменения экологической структуры горных тундр в ответ на внедрение *J. sibirica* на Северном и Южном Урале протекают по-разному. Причем на Северном Урале эти изменения более выражены.

На рис. 3 показано соотношение ценологических групп растений в горно-тундровых сообществах с разной долей участия *J. sibirica* на Северном и Южном Урале.

Изменение ценологической структуры горно-тундровых сообществ при внедрении *J. sibirica* также наиболее выражено на Северном Урале.

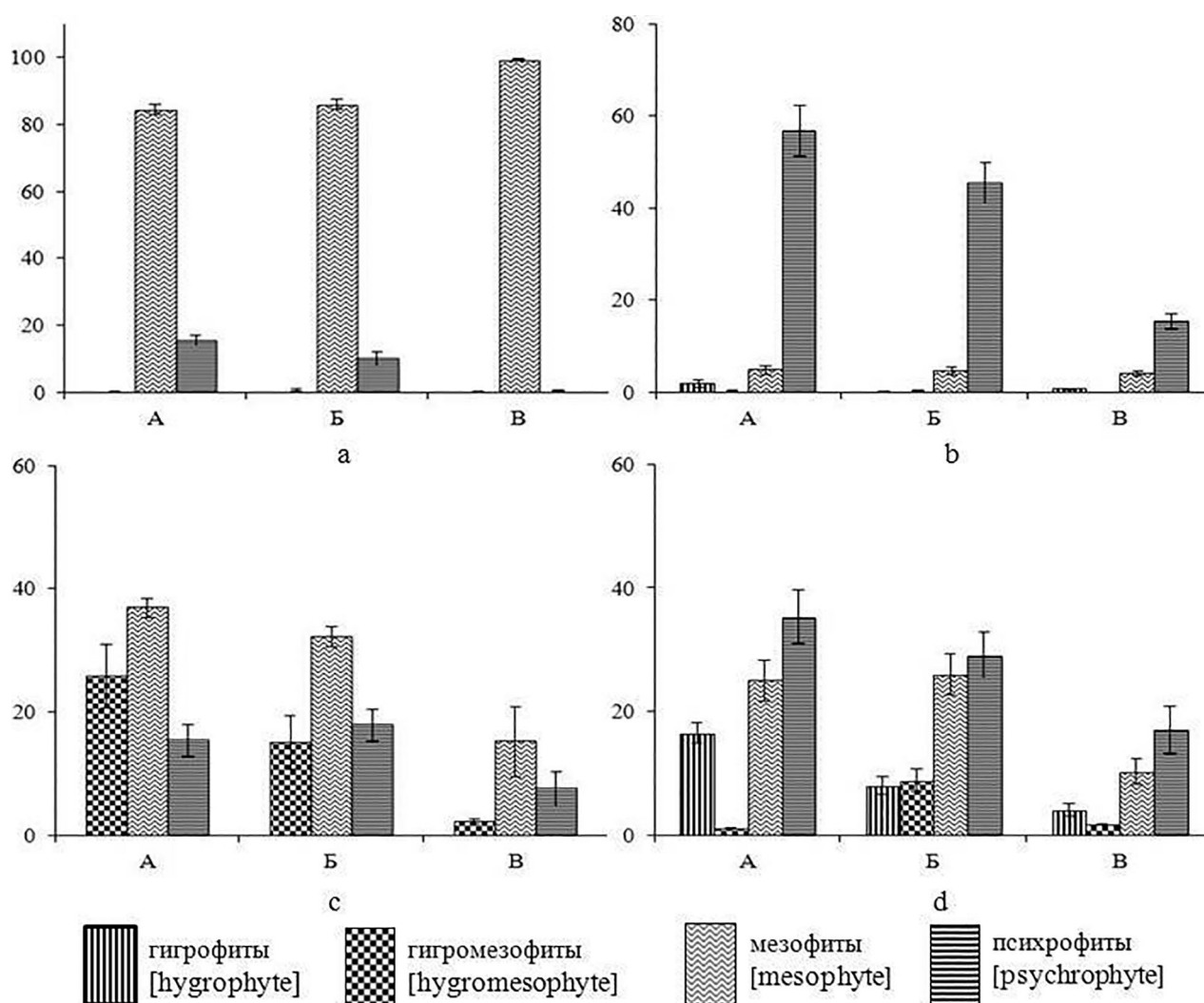


Рис. 2. Соотношение экологических групп сосудистых растений тундровых сообществ в условиях внедрения *J. sibirica* на вершинах Северного и Южного Урала: а – г. Зыряновка; б – хр. Кваркуш; с – г. Б. Нургуш; д – г. Поперечная.

Здесь и на рис. 3: по оси х – группы описаний с разной долей участия *J. sibirica* (ПП): А – 0 %, Б – 30–40 %, В – 80–95 %; по оси у – проективное покрытие экологических групп сосудистых растений (%) в виде средних арифметических с ошибкой среднего

Fig. 2. Ratio of ecological groups of vascular plants in mountain-tundra communities during *J. sibirica* introduction in the Northern and Southern Urals: а – Zyryanovka mountain; б – the Kvarkush ridge; с – Nurgush mountain; д – Poperechnaya mountain.

Here and in Fig. 3: X-axis – groups of tundra communities with different percentage cover of *J. sibirica*: А – *J. sibirica* cover 0 %, В – *J. sibirica* cover 30–40 %, С – *J. sibirica* cover 80–95 %, Y-axis – percentage cover (%) of ecological groups of vascular plants (mean with mean error)

На г. Зыряновка отмечено значимое снижение покрытия высокогорных видов ($F(2, 12) = 5,21$; $p = 0,02$) и значимое увеличение доли опушечных ($F(2, 12) = 5,62$; $p = 0,02$). На хр. Кваркуш покрытие высокогорных видов сосудистых растений значимо уменьшается ($F(2, 9) = 23,04$; $p < 0,01$). Это косвенным образом свидетельствует об изменении условий местообитания на Северном Урале при увеличении доли участия *J. sibirica*. Тогда как на Южном Урале значимых изменений ценотической структуры не выявлено.

При этом сравнение полученных данных с результатами мировых исследований затруднено из-за различий в особенностях функционирования хвойных и лиственных кустарников. Так, внедрение *J. sibirica* не приводит к увеличению высоты и обилия сосудистых растений и снижению видового разнообразия сообществ, как это было показано для листопадных кустарников в работах [Walker et al., 2006; Pajunen et al., 2011; Elmendorf et al., 2012]. В изученных сообществах Ура-

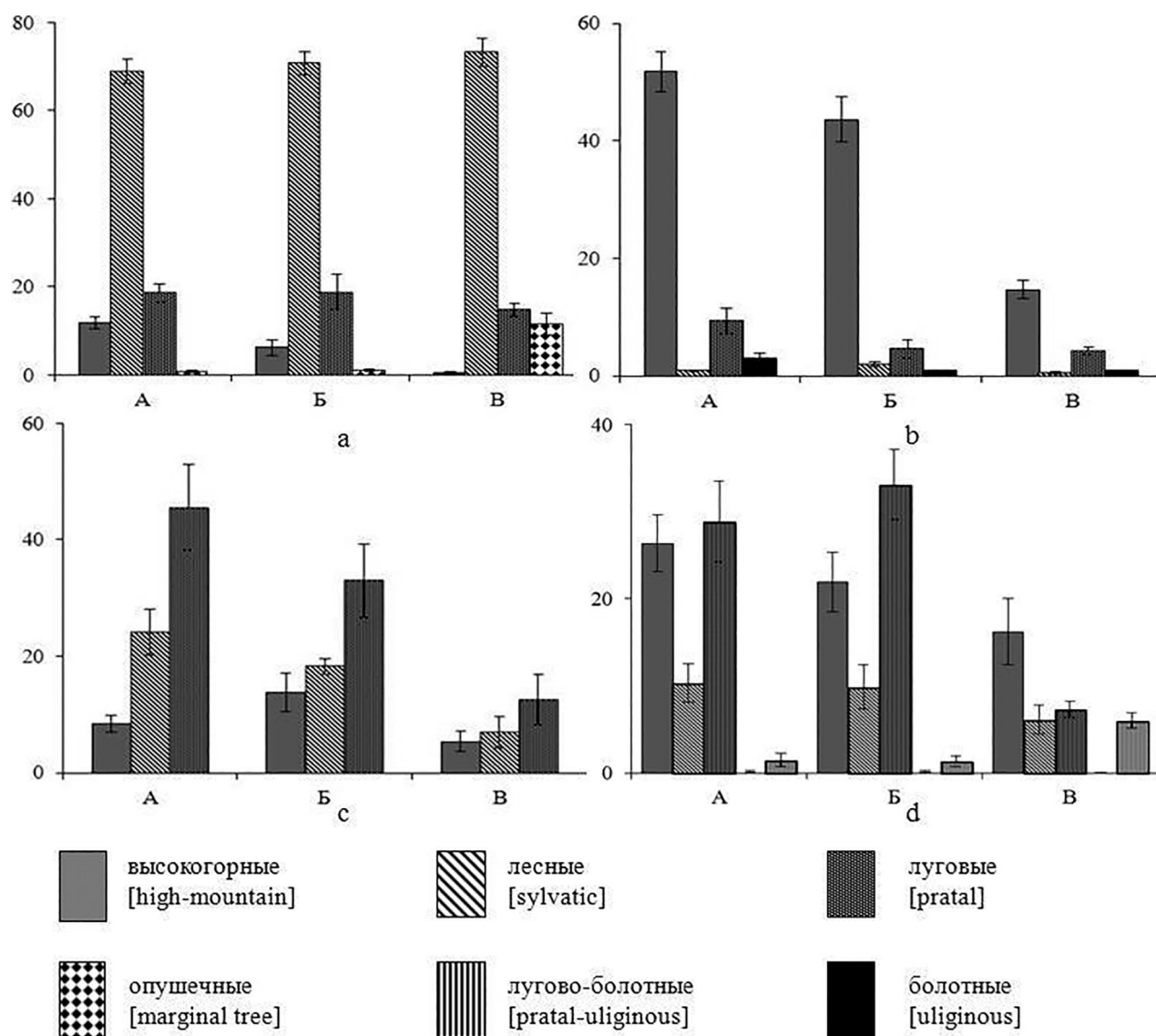


Рис. 3. Соотношение ценоотических групп сосудистых растений тундровых сообществ в условиях внедрения *J. sibirica* на вершинах Северного и Южного Урала: а – г. Зыряновка; б – хр. Кваркуш; в – г. Б. Нургуш; д – г. Попереchnая

Fig. 3. Ratio of coenotical groups of vascular plants in mountain-tundra communities during *J. sibirica* introduction in the Northern and Southern Urals: a – Zyryanovka mountain; b – the Kvarkush ridge; c – Nurgush mountain; d – Poperechnaya mountain

ла видовой состав сосудистых и лишайников практически не изменяется. Однако с увеличением участия *J. sibirica* отмечается снижение проективного покрытия сосудистых растений.

Выводы

1. Внедрение *J. sibirica* преобразовало горно-тундровые растительные сообщества Урала и привело к их структурной перестройке. На Северном и Южном Урале эта перестройка проявилась по-разному.

2. Наибольшие изменения в экологической и ценоотической структуре показаны для горных тундр Северного Урала. В растительных сообществах Южного Урала наименее выражены структурные изменения.

3. Наличие большого числа эндемичных и реликтовых видов, незначительные площади горных тундр свидетельствуют о высокой научной и природоохранной ценности изученных сообществ. Дальнейшее зарастание горных тундр *J. sibirica* и направленное продвижение верхней границы леса может привести к их исчезновению.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

Литература

Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорий Урала. М.: Наука, 1975. 284 с.

Григорьев А. А., Ерохина О. В., Соковнина С. Ю., Шалаумова Ю. В., Балакин Д. С. Продвижение древесно-кустарниковой растительности в горы и изменение состава тундровых сообществ (хр. Зигальга, Южный Урал) // Журнал СВУ. Биология. 2018. Вып. 11(3). С. 218–236. doi: 10.17516/1997-1389-0067

Ерохина О. В., Соковнина С. Ю. Характеристика горно-тундровых растительных сообществ с разной долей участия можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burgsd.) Северного и Южного Урала // Экология и география растений и растительных сообществ: Матер. IV Междунар. науч. конф. (Екатеринбург, 16–19 апреля 2018 г.). Екатеринбург, 2018. С. 262–265.

Игошина К. Н. Растительность Урала // Труды Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1964. Сер. 3. Вып. 16. С. 83–230.

Красная книга Пермского края / Под ред. А. И. Шепеля. Пермь: Книжный мир, 2008. 256 с.

Красная книга Челябинской области: Животные. Растения. Грибы. Изд. 2-е / Под ред. В. Н. Большакова. М.: Реарт, 2017. 511 с.

Куликов П. В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург; Миасс: Геотур, 2005. 537 с.

Моисеев П. А., Шиятов С. Г., Григорьев А. А. Климатогенная динамика древесной растительности на верхнем пределе ее распространения на хребте Большой Таганай за последнее столетие. Екатеринбург: УрО РАН, 2016. 136 с.

Овеснов С. А., Ефимик Е. Г., Плешиных Н. В. Флора и растительность ООПТ «Кваркуш» // Вестник Удмуртского ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. 2010. № 4. С. 74–85.

Флора и растительность Южно-Уральского гос. природного заповедника / Под ред. Б. М. Миркина. Уфа: Гилем, 2008. 516 с.

Шиятов С. Г. Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 216 с.

Шиятов С. Г., Моисеев П. А., Григорьев А. А. Мониторинг климатогенной динамики высокогорной древесной растительности при помощи ландшафтных фотоснимков на Южном Урале // Исследования

гор. Горные регионы Северной Евразии. Развитие в условиях глобальных изменений (Вопросы географии). 2014. Вып. 137. С. 125–155.

Elmendorf S. C., Henry G. H. R., Hollister R. D. et al. Plot-scale evidence of tundra vegetation change and links to recent summer warming // Nat. Clim. Change. 2012. Vol. 2. P. 453–457. doi: 10.1038/nclimate1465

Harsch M. A., Hulme P. E., McGlone M. S., Duncan R. P. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming // Ecology Letters. 2009. Vol. 12, no. 10. P. 1040–1049. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01355.x

Myers-Smith I. H., Elmendorf S. C., Beck P. S. A. Climate sensitivity of shrub growth across the tundra biome // Nat. Clim. Change. 2015. Vol. 5. P. 887–891. doi: 10.1038/nclimate2697

Myers-Smith I. H., Forbes B. C., Wilmking M., Hallinger M., Lantz T., Blok D., Tape K. D., Macias-Fauria M., Sass-Klaassen U., Lévesque E., Boudreau S., Ropars P., Hermanutz L., Trant A., Collier L. S., Weijers S., Rozema J., Rayback Sh. A., Schmidt N. M., Schaepman-Strub G., Wipf S., Rixen Ch., Ménard C. B., Venn S., Goetz S., Andreu-Hayles L., Elmendorf S., Ravolainen V., Welker J., Grogan P., Epstein H. E., Hik D. S. Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities // Environ. Res. Lett. 2011. Vol. 6, no. 4. P. 1–15. doi: 10.1088/1748-9326/6/4/045509

Pajunen A. M., Oksanen J., Virtanen R. Impact of shrub canopies on understorey vegetation in western Eurasian tundra // J. Veg. Sci. 2011. Vol. 22, no. 5. P. 837–846. doi: 10.1111/j.1654-1103.2011.01285.x

Tape K. D., Hallinger M., Welker J. M., Ruess R. W. Landscape heterogeneity of shrub expansion in Arctic Alaska // Ecosystems. 2012. Vol. 15, no. 5. P. 711–724.

Tape K. D., Sturm M., Racine C. The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic // Glob. Change Biol. 2006. Vol. 12, no. 4. P. 686–702.

Tsuyuzaki S., Matsuda M., Akasaka M. Effect of a deciduous shrub on microclimate along an elevation gradient, Mount Koma, northern Japan // Clim. Res. 2012. Vol. 51, no. 1. P. 1–10. doi: 10.3354/cr01047

Walker M. D., Wahren C. H., Hollister R. D., Henry G. H. R., Ahlquist L. E., Alatalo J. M., Bret-Harte M. S., Calef M. P., Callaghan T. V., Carroll A. B., Epstein H. E., Jónsdóttir I. S., Klein J. A., Magnússon B., Molau U., Oberbauer S. F., Rewa S. P., Robinson C. H., Shaver G. R., Suding K. N., Thompson C. C., Tolvanen A., Totland Ø., Turner P. L., Tweedie C. E., Webber P. J., Wookey Ph. A. Plant community responses to experimental warming across the tundra biome // PNAS. 2006. Vol. 103, no. 5. P. 1342–1346. doi: 10.1073/pnas.0503198103

Поступила в редакцию 06.05.2019

References

Erokhina O. V., Sokovnina S. U. Kharakteristika gorno-tundrovyykh rastitel'nykh soobshchestv s raznoi dolei uchastiya mozhzhevel'nika sibirskogo (*Juniperus sibirica* Burgsd.) Severnogo i Yuzhnogo Urala [Characteristics of mountain tundra plants communities with

different cover of *Juniperus sibirica* in the Northern and Southern Urals]. *Ekol. i geografiya rastenii i rast. soobshchestv*: Mat. IV mezhdunar. nauch. konf. (Ekat. erinburg, 16–19 aprelya 2018 g.) [Ecol. and geography of plants and plant communities: Proceed. IV int. sci.

conf. (Ekaterinburg, April 16–19, 2018)]. Ekaterinburg, 2018. P. 262–265.

Flora i rastitel'nost' Yuzhno-Ural'skogo gos. prirodnogo zapovednika [Flora and vegetation of the Southern-Ural Nature Reserve]. Ufa: Gilem, 2008. 516 p.

Gorchakovskii P. L. Rastitel'nyi mir vysokogorii Urala [Vegetative world of the Ural high mountains]. Moscow: Nauka, 1975. 284 p.

Grigor'ev A. A., Erokhina O. V., Sokovnina S. U., Shalaumova Yu. V., Balakin D. S. Prodvizhenie drevesno-kustarnikovoii rastitel'nosti v gory i izmenenie sostava tundrovyykh soobshchestv (khr. Zigal'ga, Yuzhnyi Ural) [The advance of woody and shrub vegetation to the mountains and changes in the composition of tundra communities (Poperechnaya Mountain, the Zigalga Mountain Range in the Southern Urals)]. *Zhurn. Sibirskogo fed. univ. Biol.* [J. Siberian Fed. Univ. Biol.]. 2018. Iss. 11(3). P. 218–236. doi: 10.17516/1997-1389-0067

Igoshina K. N. Rastitel'nost' Urala [Vegetation of the Urals]. *Tr. Botan. in-ta im. V. L. Komarova AN SSSR* [Proceed. Komarov Botan. Inst. AS USSR]. 1964. Ser. 3. Iss. 16. P. 83–230.

Krasnaya kniga Permskogo kraya [Red Data Book of the Perm Region]. Perm': Knizhnyi mir, 2008. 256 p.

Krasnaya kniga Chelyabinskoi oblasti: Zhivotnye. Rasteniya. Griby [Red Data Book of the Chelyabinsk Region: Animals. Plants. Fungi]. Moscow: Reart, 2017. 511 p.

Kulikov P. V. Konspekt flory Chelyabinskoi oblasti (sosudistye rasteniya) [Compendium of flora of the Chelyabinsk Region (vascular plants)]. Ekaterinburg; Miass: Geotur, 2005. 537 p.

Moiseev P. A., Shiyatov S. G., Grigoriev A. A. Klimatogennaya dinamika drevesnoi rastitel'nosti na verkhnem predele ee rasprostraneniya na khrebt Bol'shoi Taganai za poslednee stoletie [Climatogenic dynamics of woody vegetation at the upper limit of its distribution on the Big Taganay ridge during the last century]. Ekaterinburg: UB RAS, 2016. 136 p.

Ovesnov S. A., Efimik E. G., Pleshivyykh N. V. Flora i rastitel'nost' OOPT "Kvarkush" [Flora and vegetation of the Kvarkush specially protected natural area]. *Vestnik Udmurtskogo un-ta. Ser. Biol. Nauki o Zemle* [Bull. Udmurt Univ. Ser. Biol. Earth Sci.]. 2010. No. 4. P. 74–85.

Shiyatov S. G. Dinamika drevesnoi i kustarnikovoii rastitel'nosti v gorakh Polyarnogo Urala pod vliyaniem sovremennykh izmenenii klimata [Dynamics of woody and shrub vegetation in the Polar Ural mountains under influence modern climate changes]. Ekaterinburg: UD RAS, 2009. 216 p.

Shiyatov S. G., Moiseev P. A., Grigor'ev A. A. Monitoring klimatogennoi dinamiki vysokogornoii drevesnoi rastitel'nosti pri pomoshchi landshaftnykh fotosnimkov na Yuzhnom Urale [Monitoring of climatogenic dynamics highmountain woody vegetation using landscape photos on the Southern Ural]. *Issled. gor. Gornye regiony Severnoi Evrazii. Razvitie v usloviyakh global'nykh izme-*

nenii (Voprosy geografii) [Mountain research. Mountain regions of Northern Eurasia. Development in global change conditions (Question of geography)]. 2014. Iss. 137. P. 125–155.

Elmendorf S. C., Henry G. H. R., Hollister R. D. et al. Plot-scale evidence of tundra vegetation change and links to recent summer warming. *Nat. Clim. Change*. 2012. Vol. 2. P. 453–457. doi: 10.1038/nclimate1465

Harsch M. A., Hulme P. E., McGlone M. S., Dunca R. P. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology Letters*. 2009. Vol. 12, no. 10. P. 1040–1049. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01355.x

Myers-Smith I. H., Elmendorf S. C., Beck P. S. A. Climate sensitivity of shrub growth across the tundra biome. *Nat. Clim. Change*. 2015. Vol. 5. P. 887–891. doi: 10.1038/nclimate 2697

Myers-Smith I. H., Forbes B. C., Wilmking M., Hallinger M., Lantz T., Blok D., Tape K. D., Macias-Fauria M., Sass-Klaassen U., Lévesque E., Boudreau S., Ropars P., Hermanutz L., Trant A., Collier L. S., Weijers S., Rozema J., Rayback Sh. A., Schmidt N. M., Schaepman-Strub G., Wipf S., Rixen Ch., Ménard C. B., Venn S., Goetz S., Andreu-Hayles L., Elmendorf S., Ravolainen V., Welker J., Grogan P., Epstein H. E., Hik D. S. Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environ. Res. Lett.* 2011. Vol. 6, no. 4. P. 1–15. doi: 10.1088/1748-9326/6/4/045509

Pajunen A. M., Oksanen J., Virtanen R. Impact of shrub canopies on understorey vegetation in western Eurasian tundra. *J. Veg. Sci.* 2011. Vol. 22, no. 5. P. 837–846. doi: 10.1111/j.1654-1103.2011.01285.x

Tape K. D., Hallinger M., Welker J. M., Ruess R. W. Landscape Heterogeneity of Shrub Expansion in Arctic Alaska. *Ecosystems*. 2012. Vol. 15, no. 5. P. 711–724.

Tape K. D., Sturm M., Racine C. The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic. *Glob. Change Biol.* 2006. Vol. 12, no. 4. P. 686–702.

Tsuyuzaki S., Matsuda M., Akasaka M. Effect of a deciduous shrub on microclimate along an elevation gradient, Mount Koma, northern Japan. *Clim. Res.* 2012. Vol. 51, no. 1. P. 1–10. doi: 10.3354/cr01047

Walker M. D., Wahren C. H., Hollister R. D., Henry G. H. R., Ahlquist L. E., Alatalo J. M., Bret-Harte M. S., Calef M. P., Callaghan T. V., Carroll A. B., Epstein H. E., Jónsdóttir I. S., Klein J. A., Magnússon B., Molau U., Oberbauer S. F., Rewa S. P., Robinson C. H., Shaver G. R., Suding K. N., Thompson C. C., Tolvanen A., Totland Ø., Turner P. L., Tweedie C. E., Webber P. J., Wookey Ph. A. Plant Community Responses to Experimental Warming across the Tundra Biome. *PNAS*. 2006. Vol. 103, no. 5. P. 1342–1346. doi: 10.1073/pnas.0503198103

Received May 06, 2019

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ерохина Ольга Васильевна

научный сотрудник лаб. биоразнообразия растительного
мира и микобиоты, к. б. н.
Институт экологии растений и животных
Уральского отделения РАН
ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, Россия, 620144
эл. почта: erokhina@ipae.uran.ru

Соковнина Светлана Юрисовна

старший научный сотрудник лаб. динамики арктических
экосистем, к. б. н.
Арктический научно-исследовательский стационар
Института экологии растений и животных
Уральского отделения РАН
ул. Зеленая горка, 21, Лабытнанги, Россия, 629400
эл. почта: sokovnina_su@ipae.uran.ru

CONTRIBUTORS:

Erokhina, Olga

Institute of Plant and Animal Ecology,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
202 8th March St., 620144 Ekaterinburg, Russia
e-mail: erokhina@ipae.uran.ru

Sokovnina, Svetlana

Arctic Research Station of the Institute
of Plant and Animal Ecology,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
21 Zelenaya Gorka St., 629400 Labytnangi, Russia
e-mail: sokovnina_su@ipae.uran.ru

УДК 631.618:582.284

ОСОБЕННОСТИ МИКОБИОТЫ ИСКУССТВЕННЫХ НАСАЖДЕНИЙ *PINUS SYLVESTRIS* L. НА ОТВАЛАХ КЕДРОВСКОГО УГОЛЬНОГО РАЗРЕЗА (КЕМЕРОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

О. М. Легощина, В. И. Уфимцев

Институт экологии человека ФИЦ угля и углехимии СО РАН, Кемерово, Россия

Исследование микобиоты проводили в 2019 г. на опытной площадке в искусственных сосновых насаждениях на отвале Кедровского угольного разреза и на контрольной площадке – сосновые насаждения на зональных лугово-черноземных почвах на территории Кузбасского ботанического сада. На исследуемых площадках в течение летне-осеннего периода каждые 7 дней подсчитывали количество плодовых тел, обнаруженные грибы фотографировали и идентифицировали. На участках рекультивации Кедровского угольного разреза выявлено 43 вида грибов-макромицетов, на зональных почвах Кузбасского ботанического сада идентифицировано 33 вида высших грибов. В искусственных насаждениях породного отвала Кедровского угольного разреза наблюдалось обильное плодоношение грибов-макромицетов. В грибном сообществе сосняков контрольной площадки плодовых тел было в среднем на 15 % меньше. Трофическая структура микобиоты в фитоценозе породного отвала характеризовалась значительным разнообразием видов-микоризообразователей (18 видов), при этом группа подстилочных сапротрофов была менее разнообразна (13 видов). В незначительном количестве встречались почвенные, опадные и гумусовые сапротрофы. В сосняках Кузбасского ботанического сада на зональных почвах преобладала группа подстилочных сапротрофов (17 видов), а виды грибов-микоризообразователей были менее многочисленны (10 видов), остальные трофические группы представлены единичными экземплярами. Микобиота рекультивированных территорий Кедровского угольного разреза отличается высоким видовым богатством и обильностью плодоношения, при этом встречающиеся виды грибов являются типичными для Кемеровской области. В трофической структуре микобиоты сосняков, расположенных на рекультивированных землях, преобладают грибы-симбиотрофы, формирующие эктомикоризу с древесными растениями, обеспечивая их режим питания в олиготрофных условиях техногенных элювиев. Участие грибов разных трофических групп свидетельствует о комплексном вовлечении местообитаний отвалов под покровом сосновых насаждений в биологический круговорот.

Ключевые слова: сосняки; рекультивация; сапротрофы; грибы-микоризообразователи; плодовое тело.

O. M. Legoshchina, V. I. Ufimtsev. FEATURES OF THE MYCOBIOTA IN ARTIFICIAL STANDS OF *PINUS SYLVESTRIS* L. IN THE SPOIL DUMPS OF THE KEDROVSKY COAL MINE (KEMEROVO REGION)

The fungal biota was studied in 2019 in a test plot in pine stands planted on the spoil dump of the Kedrovsky coal mine, and in a control plot in pine stands on zonal meadow cher-

nozem soils in the Kuzbass Botanical Garden. In these plots, the number of fruit bodies was counted every seven days of the summer-autumn period, the fungi were photographed and identified. Surveys revealed 43 species of macrofungi in the Kedrovsky coal mine remediation sites, and 33 species of higher fungi on the zonal soils of the Kuzbass Botanical Garden. Abundant fruiting of macrofungi was observed in the stands planted of the spoil rock dump of the Kedrovsky coal mine. The number of fruit bodies formed in the mushroom community of pine forests in the control plot was 15 % lower on average. The trophic structure of the fungal biota in the plant community on the spoil dump was characterized by a high diversity of mycorrhizal species (18 species), while the group of litter saprotrophs was less diverse (13 species). The amount of soil-, litter-, and humus-dwelling saprotrophs was minor. The prevalent group in pine forests of the Kuzbass Botanical Garden, on zonal soils, was litter-dwelling saprotrophs (17 species), whereas mycorrhizal fungi were less numerous there (10 species), and the rest of trophic groups were represented by single specimens. The fungal biota of the remediated Kedrovsky coal mine areas featured high species richness and abundant fruiting, and the fungal species inhabiting the areas are typical of the Kemerovo Region. The prevalent component of the trophic structure of the fungal biota in the pine stands on remediated land was symbiotrophic fungi, forming ectomycorrhiza with woody plants, thus supplying the latter with nutrition in the oligotrophic conditions of technogenic residual rock. The presence of fungi of different trophic groups indicates that the dump habitats are involved in many ways in the biological cycle under the pine stand cover.

Key words: pine forests; remediation; saprotrophs; mycorrhizal fungi; fruit body.

Введение

Недра Кемеровской области богаты различными полезными ископаемыми: железными и марганцевыми рудами, флюсовыми известняками, огнеупорной глиной, рудой цветных металлов и др., но все же главным богатством Кузбасса является каменный уголь. Добыча угля в области растет с каждым годом. Так, в 2018 году добыто 255,3 млн тонн, что на 13,8 млн тонн больше прошлогоднего значения. Нарастание объемов добычи «черного золота» приводит к увеличению техногенно нарушенных площадей с трансформированными или уничтоженными природными экосистемами. В связи с этим особую актуальность приобретают вопросы функционирования экосистем, формирующихся на посттехногенных ландшафтах.

Согласно ГОСТ Р 57446–2017, одним из неотъемлемых критериев восстановления природных функций территорий, трансформированных в ходе техногенеза, является биологическое разнообразие [ГОСТ..., 2017], которое достигается образованием полнокомпонентных экосистем, то есть имеющих устойчивую флору, фауну и микобиоту [Сафонов, 2004]. В связи с этим оценка успешности рекультивации включает исследование не только состояния растительных сообществ, созданных методами рекультивации, но и механизмов их устойчивости и функционирования.

Высшие грибы являются одним из ключевых структурных компонентов наземных экосистем,

поддерживающих функционирование системы «почва – растение» [Веселкин и др., 2015]. Будучи гетеротрофами и редуцентами, грибы участвуют в разложении лесной подстилки, в том числе и такого трудноразлагаемого компонента, как опад хвойных пород, обеспечивая процессы минерализации и гумификации. Известно, что почвенные и подстилочные сапротрофные грибы наряду с целлюлозолитическими бактериями являются основными агентами деструкции целлюлозы в бореальных лесах [Dickinson, Pugh, 1974; Swift et al., 1979]. Высшие грибы в симбиозе с растениями формируют азотный режим местообитаний, обеспечивая функционирование сообществ в условиях резкого дефицита элементов питания. Кроме того, грибы способствуют биохимическому разрушению литогенных субстратов, без которого невозможны накопление достаточного количества фракций физической глины и почвенно-экологический эффект в целом [Андроханов и др., 2004].

В ходе ранее проведенных исследований сосновых насаждений на отвалах Кузбасса обнаружена высокая степень дифференциации древостоев по таксационным характеристикам, обуславливающая высокую разнородность местообитаний по формированию подчиненных ярусов, естественному возобновлению, распределению и вещественному составу опада, трансформации экологических факторов [Уфимцев и др., 2014; Уфимцев, Беланов, 2015, 2018]. В насаждениях II класса возраста проводили мониторинг различных показателей

состояния искусственных насаждений сосны обыкновенной на отвалах угольного разреза [Цандекова и др., 2013; Цандекова, Колмогорова, 2016; Колмогорова, 2016], также предпринимались попытки изучения микробиологической активности и ее роли в процессах почвообразования на техногенных элювиях [Макеева, Неверова, 2015]. В то же время сообщество грибов-макромицетов на рекультивированных территориях как механизм функционирования техногенных лесных экосистем остается неизученным.

Целью настоящей работы стало изучение микобиоты макромицетов в искусственных насаждениях сосны обыкновенной на отвалах Кедровского угольного разреза.

Материалы и методы

Исследования проводили в 2019 г. Опытная площадка размещалась на отвале Кедровского угольного разреза ОАО «УК Кузбассразрезуголь», расположенного в 25 км северо-восточнее г. Кемерово. Согласно эколого-географическому районированию Кедровский угольный разрез располагается в районе северной лесостепи Кузнецкой котловины [Экологическая..., 1995]. Объекты исследования – постоянные пробные площади в сосновых насаждениях, произрастающие на спланированном отвале Кедровского угольного разреза без нанесения плодородного или потенциально плодородного слоя. Выбраны участки без нанесения почвоулучшителей для выявления контрастных условий по сравнению с естественными ландшафтами – корнеобитаемый горизонт участка сложен из разнородной массы осадочных пород (песчаники и алевролиты), с некоторым включением магматических пород и лессовидных суглинков. По данным проведенных ранее таксационных исследований [Уфимцев, Беланов, 2018], возраст насаждений на 2019 год составил 29 лет (II класс возраста) (табл. 1).

Для контроля выбраны сосновые насаждения, произрастающие на зональных лугово-

черноземных почвах на территории Кузбасского ботанического сада в г. Кемерово, так как в пределах г. Кемерово нет зональных сосняков близкого возраста и в то же время сопоставимых по показателям разнородности густоты, что требует методология исследований. Так, посадки сосны в Кузбасском ботаническом саду проводились 8-летними саженцами в 2002 году, возраст деревьев в 2019 году составил 25 лет – таким образом, насаждения на отвалах близки по возрасту к лесным культурам на контрольных площадках. Контрольные участки подобраны с учетом минимального влияния грунтовых вод и близости озера Суховского, расположенного на территории ботанического сада, – на водораздельных мезоучастках на 10–12 м выше уровня водной поверхности озера. В свою очередь, участок отвала, где расположены пробные площадки, характеризуется ровной поверхностью, окружен более высокими новообразованными отвалами, у подножия которых встречаются переувлажненные участки в связи с наличием в толще отвала водоупорных глинистых слоев, препятствующих полному дренированию. Эти факты дают основание считать условия исследуемых и контрольных участков близкими по уровню увлажнения.

Грибное сообщество макромицетов исследовали в древостоях сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.), относящихся к II классу бонитета. Полевые работы проводились в течение летне-осеннего периода (с июня по сентябрь). На исследуемых площадках через каждые 7 дней подсчитывали количество плодовых тел макромицетов, обнаруженные грибы фотографировали и идентифицировали [Перова, Горбунова, 2001]. Принадлежность к эколого-трофическим группам проводили по литературным данным. Для анализа полученных результатов использовали схему трофических групп, предложенную А. Е. Коваленко [1980], согласно которой были выделены симбиотрофы-микоризообразователи, гумусовые сапротрофы, почвенные сапротрофы, сапротрофы на подстилке, сапротрофы на опаде.

Таблица 1. Таксационная характеристика насаждений

Table 1. Taxation description of standing wood

Сомкнутость крон, % Crown density, %	Густота шт./га Bushiness pcs/ha	Средняя высота, м Mean height, m	Средний диаметр, см Average diameter, cm	Сумма площадей сечений, м ² /га Sum of the cross- sectional areas, m ² /ha	Относительная полнота Relative density
30	328	8,0 ± 0,3	15,6 ± 0,4	9,78	0,42
50	675	9,5 ± 0,1	14,2 ± 0,5	8,61	0,37
70	938	9,7 ± 0,1	13,4 ± 0,7	13,25	0,57
90	2345	9,1 ± 0,2	11,1 ± 0,6	25,08	1,09

Таблица 2. Таксономический состав микобиоты древесных насаждений *Pinus sylvestris* на рекультивированных участках Кедровского угольного разреза

Table 2. The taxonomic composition of the mycobiota of *Pinus sylvestris* tree stands in the reclaimed areas of the Kedrovsky coal mine

Порядок Order	Семейство (число родов/видов) Family (number of genus / species)	Роды (виды) Genus (species)
Pezizales	Pezizaceae (1/1)	Peziza (1)
Agaricales	Cortinariaceae (2/4)	Cortinarius (2), Hebeloma (2)
	Inocybaceae (1/4)	Inocybe (4)
	Strophariaceae (1/1)	Galerina (1)
	Tricholomataceae (3/9)	Mycena (2), Tricholoma (4), Clitocybe (3)
	Marasmiaceae (4/5)	Baeospora (1), Rhodocollybia (1), Collybia (2), Megacollybia (1)
	Hygrophoraceae (1/1)	Hygrophorus (1)
	Agaricaceae (3/4)	Lycoperdon (2), Bovista (1), Bovista (1)
	Coprinaceae (1/1)	Coprinus (1)
Boletales	Suillaceae (1/2)	Suillus (2)
	Gomphidiaceae (1/1)	Chroogomphus (1)
	Physalacriaceae (1/1)	Strobilurus (1)
Russulales	Russulaceae (2/5)	Lactarius (2), Russula (3)
	Auriscalpiaceae (1/1)	Auriscalpium (1)
Hymenochaetales	Hymenochaetales (1/1)	Coltricia (1)
Thelephorales	Thelephoraceae (1/2)	Thelephora (2)
Всего Total	16 семейств sixteen families	25 родов (43 вида) twenty five genera (forty three species)

Результаты и обсуждение

В ходе проведенных исследований на участках рекультивации Кедровского угольного разреза выявлено 43 вида грибов-макромицетов. Анализ таксономической структуры исследуемой микобиоты показал значительное преобладание представителей класса Agaricomycetes (42 вида), к классу Pezizomycetes принадлежит 1 вид (табл. 2). Наиболее крупным по числу видов является порядок Agaricales (29 видов). Ведущим семейством по числу видов является Tricholomataceae (9 видов). В список крупнейших родов входят Inocybe (4 вида), Tricholoma (4 вида), Clitocybe (3 вида), Russula (3 вида). Преобладание данных родов и семейств в таксономической структуре исследуемого грибного сообщества указывает на его типичность для лесных сообществ умеренного пояса.

В ходе исследования видового состава грибного сообщества в насаждениях сосны обыкновенной на зональных почвах Кузбасского ботанического сада идентифицировано 33 вида макромицетов. Все обнаруженные грибы относились к классу Agaricomycetes. Самым крупным порядком по числу видов являлся Agaricales (24 вида). Доминирующим семейством по числу видов являлось Tricholomataceae (13 видов). В перечень крупных родов входили

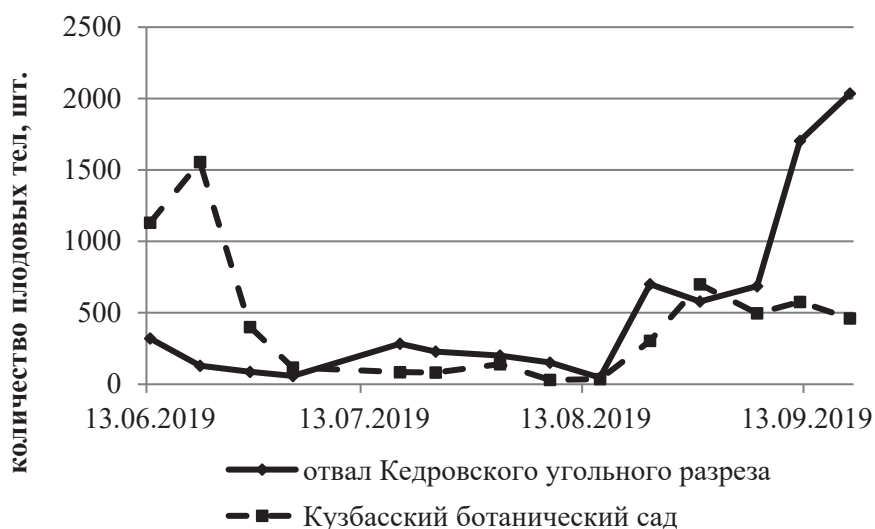
Mycena (6 видов), Collybia (4 вида), Tricholoma (3 вида), Clitocybe (3 вида), Russula (3 вида).

Таким образом, видовое разнообразие макромицетов сосновых насаждений на участках рекультивации на 23 % выше, чем на зональных почвах. Кроме того, микобиота сосновых насаждений на отвалах выделяется большим разнообразием всех таксономических единиц: порядков, семейств и родов.

Оценка количественного учета плодовых тел макромицетов показала обильность плодоношения грибов на рекультивированном отвале Кедровского угольного разреза. Грибное сообщество в сосняках контрольной площадки (Кузбасский ботанический сад) характеризовалось более низким плодоношением, где базидиом образовалось в среднем на 15 % меньше, чем на опытной площадке (рис.).

При этом максимальное обилие плодовых тел макромицетов на площадках наблюдения не совпадало по календарным срокам. На рекультивированной территории угольного разреза интенсивное плодоношение макромицетов наблюдалось в конце вегетационного периода (конец августа – начало сентября), в то время как на контрольной площадке максимальная насыщенность базидиом приходилась на начало вегетационного периода (начало июня).

Согласно результатам анализа трофической структуры грибного сообщества, в исследован-



Количество плодовых тел макромицетов, собранных на исследуемых площадках в течение полевого сезона

The number of bracket macromycetes collected at the research sites during the field season

Таблица 3. Распределение видов макромицетов по трофическим группам на исследуемых площадках наблюдения

Table 3. Distribution of macromycete species by trophic groups at the studied observation sites

Трофические группы макромицетов Trophic groups of macromycetes	Кедровский угольный разрез (число видов) Kedrovsky coal mine (number of species)	Кузбасский ботанический сад (число видов) Kuzbass Botanical Garden (number of species)
Микоризообразователи Mycorrhizal fungi	18	10
Сапротрофы на подстилке Saprotrophs on forest cover	13	17
Почвенные сапротрофы Soil saprotrophs	5	2
Сапротрофы на опаде Saprotrophs on litter	4	3
Гумусовые сапротрофы Humus saprotrophs	3	1
Всего Total	43	33

ном фитоценозе преобладают грибы-симбиотрофы, на втором месте подстилочные сапротрофы. В незначительном количестве представлены группы почвенных, опадных и гумусовых сапротрофов (табл. 3). Совершенно противоположная картина наблюдалась в сосняках Кузбасского ботанического сада на зональных почвах, где преобладала группа подстилочных сапротрофов (17 видов), а грибы-микоризообразователи были менее многочисленны (10 видов), остальные трофические группы представлены единичными экземплярами.

Известно, что грибы-микоризообразователи обеспечивают устойчивость лесных фитоценозов к негативным воздействиям экологических

факторов. Находясь в симбиозе с древесными растениями, они регулируют их водоснабжение и обеспечивают элементами минерального питания. На исследуемых участках рекультивированных отвалов было выявлено 18 видов грибов-макромицетов, способных к образованию микоризы с сосной обыкновенной, это составило 42 % от общего числа видов, обнаруженных на исследуемой территории. В древостоях Кузбасского ботанического сада доля грибов-симбиотрофов составила 30 %, что на 12 % ниже, чем на рекультивированной территории угольного разреза.

Грибы-сапрофиты играют очень важную роль в лесных фитоценозах – участвуя в разложении лесной подстилки (листьев, коры, шишек и др.),

они способствуют пополнению запасов почвы минеральными веществами. В сосняках рекультивированных участков Кедровского угольного разреза в группе редуцентов растительных остатков преобладали подстилочные сапротрофы, составляя 52 % от всех грибов-деструкторов. При этом на зональных почвах видовое обилие грибов-сапротрофов на подстилке было значительно выше, чем на опытном участке, здесь их доля составляла 74 % от всех грибов-деструкторов, идентифицированных в сосняках Кузбасского ботанического сада.

Заключение

Микобиота рекультивированных территорий Кедровского угольного разреза характеризуется высоким видовым богатством и обильностью плодоношения, при этом встречающиеся виды грибов являются типичными для данного региона. Трофическая структура микобиоты сосняков, расположенных на рекультивированных землях, характеризуется преобладанием грибов-микоризообразователей, формирующих эктомикоризу с древесными растениями, обеспечивающую их режим питания в олиготрофных условиях техногенных элювиев.

Участие грибов разных трофических групп свидетельствует о комплексном вовлечении местообитаний отвалов под покровом сосновых насаждений в биологический круговорот. Всплеск видового разнообразия макромицетов, более выраженный на отвалах, чем на зональных почвах, возникает именно как механизм преобразования техногенных субстратов, что позволяет сделать вывод о положительной роли сосны обыкновенной как эдификатора техногенных лесных экосистем на начальном этапе их функционирования.

Работа выполнена в рамках проекта № АААА-А17-117041410053-1 (0352-2019-0015 VI.52. Оценка состояния и охрана флористического разнообразия под влиянием антропогенных и техногенных факторов in situ и ex situ).

Литература

Андроханов В. А., Куляпина Е. Д., Курачев В. М. Почвы техногенных ландшафтов: генезис и эволюция. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2004. 151 с.

Веселкин Д. В., Лукина Н. В., Чибрик Т. С. Соотношение микоризных и немикоризных видов растений в первичных техногенных сукцессиях // Экология. 2015. № 5. С. 345–353.

ГОСТ Р 57446-2017. Наилучшие доступные технологии. Рекультивация нарушенных земель и земельных участков. Восстановление биологического раз-

нообразия. Изд. официальное. Утвержден и введен в действие Приказом Федерального агентства по техническому регулированию и метрологии от 18 апреля 2017 г. № 283-ст. М.: Стандартинформ, 2017. 23 с.

Коваленко А. Е. Экологический обзор грибов из порядка Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales в горных лесах центральной части Северо-Западного Кавказа // Микология и фитопатология. 1980. Т. 14, вып. 4. С. 300–314.

Колмогорова Е. Ю. Морфометрическая характеристика древесных растений, произрастающих в условиях угольного отвала разреза «Кедровский» // Бюллетень науки и практики [Электронный ресурс]. 2016. № 6(7). URL: <http://www.bulletennauki.com/#!kolmogorova/dfw3x> (дата обращения: 26.02.2020).

Макеева Н. А., Неверова О. А. Биогенность породного отвала при внесении почвенных микроорганизмов // Современные проблемы науки и образования [Электронный ресурс]. 2015. № 6. URL: <http://www.science-education.ru/130-23216> (дата обращения: 26.02.2020).

Перова Н. В., Горбунова И. А. Макромицеты юга Западной Сибири. Новосибирск: СО РАН, 2001. 158 с.

Сафонов М. А. Устойчивость грибных сообществ как критерий выделения ключевых микологических территорий // Известия Самарского научного центра РАН. Спец. вып. Природное население России. 2004. Ч. 1. С. 165–170.

Уфимцев В. И., Самаркина Е. И., Огиенко М. А. Значение сомкнутости крон для формирования подраста в культурах сосны обыкновенной на отвалах Кедровского угольного разреза // Вестник КемГУ. 2014. № 1(57). Т. 1. С. 13–17.

Уфимцев В. И., Беланов И. П. Самовозобновление сосны обыкновенной на отвалах угольной промышленности в лесостепной зоне Кузбасса // Вестник КрасГАУ. 2015. № 12. С. 23–30.

Уфимцев В. И., Беланов И. П. Восстановительные сукцессии лесных фитоценозов на отвалах Кедровского угольного разреза // Сибирский лесной журнал. 2018. № 6. С. 58–68.

Цандекова О. Л., Неверова О. А., Колмогорова Е. Ю. Роль антиоксидантной системы в устойчивости сосновых насаждений в условиях породного отвала // Известия Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15, № 3. С. 245–248.

Цандекова О. Л., Колмогорова Е. Ю. Особенности адаптационных перестроек хвои *Pinus sylvestris* L. в условиях породного отвала угольного разреза «Кедровский» // Вестник ОГУ. 2016. № 6(194). С. 81–85.

Экологическая карта Кемеровской области. Масштаб 1:500 000 / Под ред. Л. П. Баранника. М.: Федеральная служба геодезии и картографии России, 1995. 1 л.

Dickinson C. H., Pugh G. J. F. Biology of plant litter decomposition. London; New York, 1974. 775 p.

Swift M. J., Heal O. W., Anderson J. M. Decomposition in terrestrial ecosystem. Oxford: Blackwell Scientific Publ., 1979. 372 p.

Поступила в редакцию 17.03.2020

References

- Androkhonov V. A., Kulyapina E. D., Kurachev V. M. Pochvy tekhnogennykh landshaftov: genezis i evolyutsiya [Soils of technogenic landscapes: genesis and evolution]. Novosibirsk: SB RAS, 2004. 151 p.
- Ekologicheskaya karta Kemerovskoi oblasti. Masshtab 1:500000 [Ecological map of the Kemerovo Region. Scale 1: 500,000]. Ed. L. P. Barannik. Moscow: Federal Service of Geodesy and Cartography of Russia, 1995. 1 p.
- GOST R 57446-2017. Nailuchshie dostupnye tekhnologii. Rekul'tivatsiya narushennykh zemel' i zemel'nykh uchastkov. Vosstanovlenie biologicheskogo raznoobraziya. Izd. ofitsial'noe. Utverzhden i vveden v deistvie Prikazom Federal'nogo agentstva po tekhnicheskomu regulirovaniyu i metrologii ot 18 aprelya 2017 g. [GOST R 57446-2017. The best technology available. Reclamation of disturbed lands and land plots. Restore biodiversity. Ed. official. Approved and enforced by Order of the Federal Agency for Technical Regulation and Metrology of April 18]. No. 283-st. Moscow: Standartinform, 2017. 23 p.
- Kovalenko A. E. Ekologicheskii obzor gribov iz porjadka Poliporales, Boletales, Agaricales, Russulales v gornykh lesakh tsentral'noi chasti Severo-Zapadnogo Kavkaza [Ecological review of fungi from the order of Poliporales, Boletales, Agaricales, Russulales in the mountain forests of the central part of the Northwest Caucasus]. *Mikologiya i fitopatologiya* [Mycology and Phytopathology]. 1980. Vol. 14, no. 4. P. 300–314.
- Kolmogorova E. Yu. Morfometricheskaya kharakteristika drevesnykh rastenii, proizrastayushchikh v usloviyakh ugol'nogo otvala razreza «Kedrovskii» [Morphometric characteristics of woody plants growing under the conditions of a coal dump of the Kedrovsky open pit]. *Byull. nauki i praktiki* [Bull. Science and Practice. Electron. J.]. 2016. No. 6(7). URL: <http://www.bulletennauki.com/#!/kolmogorova/dfw3x> (accessed: 26.02.2020).
- Makeeva N. A., Neverova O. A. Biogennost' porodnogo otvala pri vnesenii pochvennykh mikroorganizmov [The biogenicity of the waste dump during the introduction of soil microorganisms]. *Sovr. probl. nauki i obrazovaniya* [Modern Probl. of Science and Ed.]. 2015. No. 6. URL: <http://www.science-education.ru/130-23216> (accessed: 26.02.2020).
- Perova N. V., Gorbunova I. A. Makromitsety yuga Zapadnoi Sibiri [Macromycetes of the south of Western Siberia]. Novosibirsk: SB RAS, 2001. 158 p.
- Safonov M. A. Ustoichivost' gribnykh soobshchestv kak kriterii vydeleniya klyuchevykh mikologicheskikh territorii [The stability of fungal communities as a criterion for the allocation of key mycological territories]. *Izv. Samarskogo nauch. tsentra RAN. Spets. vyp. Prirodnaselenie Rossii* [Bull. Samara Sci. Center RAS. Special Iss. The natural population of Russia]. 2004. Part 1. P. 165–170.
- Tsandekova O. L., Kolmogorova E. Yu. Osobennosti adaptatsionnykh perestroek khvoi *Pinus sylvestris* L. v usloviyakh porodnogo otvala ugol'nogo razreza «Kedrovskii» [Features of adaptive rearrangements of the needles of *Pinus sylvestris* L. in the conditions of the rock dump of the Kedrovsky coal mine]. *Vestnik OGU* [Bull. Orenburg St. Univ.]. 2016. No. 6(194). P. 81–85.
- Tsandekova O. L., Neverova O. A., Kolmogorova E. Yu. Rol' antioksidantnoi sistemy v ustoichivosti osnovnykh nasazhdenii v usloviyakh porodnogo ugol'nogo otvala [The role of the antioxidant system in the stability of pine plantations in conditions of rock coal dump]. *Izv. Samarskogo nauch. tsentra RAN* [Bull. Samara Sci. Center RAS]. 2013. Vol. 15, no. 3. P. 245–248.
- Ufimtsev V. I., Samarkina E. I., Ogienko M. A. Znachenie somknutosti kron dlya formirovaniya podrosta v kul'turakh sosny obyknovЕННОi na otvalakh Kedrovskogo ugol'nogo razreza [The value of crown crowns for the formation of undergrowth in common pine crops on the dumps of the Kedrovsky coal mine]. *Vestnik KemGU* [Bull. Kemerovo St. Univ.]. 2014. Vol. 1(57), no. 1. P. 13–17.
- Ufimtsev V. I., Belanov I. P. Samovozobnovlenie sosny obyknovЕННОi na otvalakh ugol'noi promyshlennosti v lesostepnoi zone Kuzbassa [Self-renewal of common pine on the dumps of the coal industry in the forest-steppe zone of the Kuzbass]. *Vestnik KrasGAU* [Bull. KrasSAU]. 2015. No. 12. P. 23–30.
- Ufimtsev V. I., Belanov I. P. Vosstanovitel'nye suktsessii lesnykh fitotsenozov na otvalakh Kedrovskogo ugol'nogo razreza [Restorative successions of forest phytocenoses on the dumps of the Kedrovsky coal mine]. *Sibirskii lesnoi zhurn.* [Siberian Forest J.]. 2018. No. 6. P. 58–68.
- Veselkin D. V., Lukina N. V., Chibrik T. S. Sootnoshenie mikoriznykh i nemikoriznykh vidov rastenii v pervichnykh tekhnogennykh suksessiyakh [The ratio of mycorrhizal and non-mycorrhizal plant species in primary technogenic successions]. *Ekol.* [Ecol.]. 2015. No. 5. P. 345–353.
- Dickinson C. H., Pugh G. J. F. Biology of plant litter decomposition. London; New York, 1974. 775 p.
- Swift M. J., Heal O. W., Anderson J. M. Decomposition in terrestrial ecosystem. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1979. 372 p.

Received March 17, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Легощина Ольга Михайловна

младший научный сотрудник лаб. рекультивации
и биомониторинга, к. б. н.
Институт экологии человека,
Федеральный исследовательский центр угля и углехимии
Сибирского отделения РАН
пр. Ленинградский, 10, Кемерово, Россия, 650065
эл. почта: arabena@inbox.ru
тел.: +79045768524

Уфимцев Владимир Иванович

заведующий лаб. рекультивации и биомониторинга, к. б. н.
Институт экологии человека,
Федеральный исследовательский центр угля и углехимии
Сибирского отделения РАН
пр. Ленинградский, 10, Кемерово, Россия, 650065
эл. почта: uwy2079@gmail.com

CONTRIBUTORS:

Legoshchina, Olga

Institute of Human Ecology, Federal Research Center
for Coal and Coal Chemistry,
Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences
10 Leningradsky Ave., 650065 Kemerovo, Russia
e-mail: legoshchina@mail.ru
tel.: +79045768524

Ufimtsev, Vladimir

Institute of Human Ecology, Federal Research Center
for Coal and Coal Chemistry,
Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences
10 Leningradsky Ave., 650065 Kemerovo, Russia
e-mail: uwy2079@gmail.com

УДК 581.52

О РАСПРОСТРАНЕНИИ *LUPINUS POLYPHYLLUS* LINDL. НА ОТВАЛАХ КОСТОМУКШСКОГО ГОРНО-ОБОГАТИТЕЛЬНОГО КОМБИНАТА И В КАРЬЕРЕ ПО ДОБЫЧЕ ПЕСЧАНО- ГРАВИЙНОГО МАТЕРИАЛА В КАРЕЛИИ

Е. Э. Костина

Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

Приводится информация о распространении одного из адвентивных видов *Lupinus polyphyllus* Lindl. на землях, нарушенных при добыче полезных ископаемых. Показано, что за 17 лет люпин распространился практически по всей площади карьера (8 га), куда был занесен случайно. На отвалах Костомукшского ГОКа, где люпин специально внедрялся в качестве биомелиоранта, он остался в границах опытных участков (1 га), не выходя за пределы рекультивированной территории. Проведенное здесь разреживание древесного яруса положительно отразилось на его обилии. Фактором, сдерживающим дальнейшее распространение люпина, в первую очередь явился неблагоприятный световой режим. Несмотря на высокую скорость распространения люпина по нарушенной территории, после формирования сомкнутого древостоя вид заметно сокращает обилие и преимущественно занимает место в окнах межкрупных пространств. В ненарушенные естественные лесные сообщества, окружающие карьер, люпин не внедряется.

Ключевые слова: *Lupinus polyphyllus* Lindl.; инвазивный вид; карьеры; отвалы; Карелия.

E. E. Kostina. THE SPREAD OF *LUPINUS POLYPHYLLUS* LINDL. OVER SPOIL DUMPS OF THE KOSTOMUKSHA MINING AND PROCESSING PLANT AND IN SAND AND GRAVEL QUARRIES IN KARELIA, RUSSIA

The spread of an alien species *Lupinus polyphyllus* Lindl. in the sand and gravel quarry and on spoil rock dumps of the Kostomuksha mining and processing plant was assessed. During 17 years, lupine has spread almost over the entire area of the quarry (8 ha). On the dumps, lupine remained within the boundaries of the experimental plots (1 ha), without going beyond the reclaimed territory. Its percent cover there is low, the species mainly occupying gaps between tree crowns. Despite the high rate of lupine spread across the disturbed area, the species significantly declines in abundance after tree canopy closure. Further spread of lupine is hindered by waterlogging of the substrate, unfavorable light conditions, and soil instability on steep slopes. Lupine does not invade undisturbed natural forest communities surrounding the quarry.

Keywords: *Lupinus polyphyllus* Lindl.; invasive species; quarries; spoil dumps; Karelia.

Введение

В настоящее время под инвазивными понимают виды, распространяющиеся за пределы мест их естественного обитания в результате деятельности человека, что угрожает биологическому многообразию [Энциклопедия..., 2006]. Число таких «агрессивных» инвазивных видов, наносящих урон естественным экосистемам, постоянно увеличивается. Как правило, их расселение происходит в антропогенно измененных территориях, где имеется нарушение растительного и/или почвенного покрова и отсутствует или сводится к минимуму конкуренция с видами местной флоры, откуда в дальнейшем они могут распространяться в естественные сообщества [Гусев, 2012, 2014]. В связи с этим актуальной становится любая информация о биологии и экологии инвазивных видов и факторах, которые способствуют или препятствуют их распространению.

В Карелии одним из наиболее агрессивных инвазивных видов является люпин многолистный – *Lupinus polyphyllus* Lindl. [Кравченко и др., 2011, 2020; Кравченко, Сухов, 2019] – травянистый многолетник до 0,8–1,5 м высотой и с мощной корневой системой, гемикриптофит, североамериканский бореальный вид из семейства бобовых. Люпин был интродуцирован как ценная кормовая культура и почвоулучшающий вид, часто выращивается населением как декоративное растение [Довбан и др., 1987; Такунов, 1996; Такунов, Яговенко, 2005; Анохина и др., 2012]. Основной причиной его широкого распространения является «бегство» из сельскохозяйственных посадок [Виноградова и др., 2009]. По данным М. Л. Раменской [1983], до 1980-х годов вид во флоре Карелии еще отсутствовал. В настоящее время он успешно заселяет луга [Знаменский, 2017], вырубки [Крышень, 2006], карьеры [Костина, 2013, 2014], часто встречается по обочинам дорог [Кравченко, 2007]. Внесен в Черные книги флоры Средней России [Виноградова и др., 2009] и Сибири [Черная..., 2016]. Потенциальная опасность вида состоит в образовании густых одновидовых зарослей, приводящих к вытеснению местных видов, что в конечном итоге может привести к снижению биоразнообразия территории.

Материалы и методы

Первым объектом исследований являлся 40-летний карьер по добыче песчано-гравийного материала (ПГМ), расположенный в среднетаежной подзоне Карелии

вблизи от дер. Сопоха Кондопожского района (62°19'37" с. ш. 34°0'9" в. д.). Естественное лесное сообщество, окружающее карьер, – сосняк брусничный возрастом 90 лет. Карьер площадью 8 га имеет чашеобразную форму. Высота бортов колеблется от 8,5 м в северной до 2 м в южной части. Склоны бортов карьера довольно крутые (35°), в отдельных местах произошло их естественное выполаживание до 6–15°. Субстрат карьера – кварцевый песок с примесью гальки, гравия, небольших валунов. На дне карьера естественным путем образовались различные растительные группировки и сообщества¹ с участием древесных пород, а также водоем, размеры которого меняются в зависимости от количества осадков. Имеются кучи грунта и мусора. В результате здесь создан целый комплекс различных условий, контрастных по влажности, типу субстрата, световому режиму, который позволил провести оценку распространения люпина в зависимости от условий местообитания.

Вторым объектом являлись экспериментальные участки с посадками древесных видов на отвалах Костомукшского горно-обогатительного комбината (64°41'12" с. ш. 30°39'24" в. д.). Эти постоянные опытные участки созданы в 1990 г. сотрудниками Института леса КарНЦ РАН с целью ускорения процессов восстановления растительности на отвалах [Федорец и др., 1998, 1999]. После завершения создания отвала поверхность опытных участков общей площадью 1 га была дополнительно отсыпана смесью супесчаной морены и торфа и выровнена. На одной половине созданы экспериментальные посадки древесных культур *Picea abies* Karst., *Pinus sylvestris* L. и *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, а вторая оставлена под естественное восстановление.

Геоботанические наблюдения осуществлялись периодически (в карьере в 1990, 2008, 2020 гг., на отвалах в 1992, 2008, 2009 гг.), по общепринятым методикам и включали описание живого напочвенного покрова на трансектах (размер учетных площадок 1×1 м) и на пробных площадках большего размера (10×10 м). В случае, если выделенные расти-

¹ Все выделенные и обсуждаемые нами растительные разности нельзя полностью отнести к понятию «растительное сообщество» или «фитоценоз». Считаем, что весь комплекс растительности, присутствующий на территории карьера, можно считать гетерогенным фитоценозом (комплексным, сложным, квазифитоценозом), состоящим из микрогруппировок растений [Ипатов, Мирин, 2008], но для простоты изложения в данной публикации пользуемся понятием «растительное сообщество».

тельные группировки имели размер меньше, чем 100 м², описание выполняли в их естественных границах.

Результаты и обсуждение

Впервые вид отмечен в карьере А. М. Крышенем в 1990 г. в одном месте – в нижней части южного склона, куда он был занесен с мусором: заброшенный карьер использовался дачниками и местными жителями как свалка. Произрастал он компактно, с проективным покрытием (ПП) до 50 % на площадке около 30 м² [Разработка..., 1993]. В дальнейшем был отмечен нами в 2008 году. Тогда люпин расселился по карьеру и обнаруживался по краю невысоких бортов южной и юго-западной части карьера, по обочинам дороги, ведущей к погрузочной площадке, расположенной в восточной части карьера, на кучах бытового мусора. Особенностью этих биотопов являлось отсутствие сомкнутого древесного яруса. Здесь более половины всех особей составляли растения в генеративном состоянии. Кроме того, люпин был обнаружен в двух сообществах на дне карьера с преобладанием березы и сосны в древесном ярусе площадью около 100 м² каждое. В силу того, что в составе древесного яруса и подроста сосняка имелось много усыхающих или полностью усохших экземпляров сосны и древесный ярус отличался низким проективным покрытием (в среднем 50 %), люпин активно цвел и характеризовался высокими показателями ПП, которое в среднем составляло 30 % (рис. 1). В березняке (ПП древесного яруса 80 %) он занимал только межкروновые пространства.

В дальнейшем отмечалось постепенное распространение люпина, и уже в 2020 г. он появился в сообществе, где в древесном ярусе произрастали береза, ива, ольха. При этом доля растений в генеративном состоянии здесь была значительно меньше (20 %) по сравнению с другими местообитаниями. ПП люпина в березняке увеличилось только в межкروновых пространствах, где составило уже 90 %, ПП люпина в сосняке изменилось незначительно и составило 40 %, а на кучах бытового мусора в некоторых случаях достигало 99 %.

К 2020 г. (за 30 лет) люпин распространился почти по всей территории карьера и отсутствовал только на крутых склонах с подвижным субстратом и в тех местах, которые подвергаются периодическому затоплению, а также в густом ольшанике (ПП древесного яруса 95 %), где в напочвенном покрове доминирует *Equisetum hyemale* L. (рис. 2).



Рис. 1. Люпин в сосняке на дне карьера по добыче песчано-гравийного материала

Fig. 1. Lupine in a pine forest at the bottom of the sand and gravel quarry

На отвалы Костомукшского ГОКа люпин был привезен специально в качестве биомелиоранта [Разработка..., 1993] и посеян на одной из двух площадок с культурами сосны. Исследования 2007 года показали, что за 15 лет вид полностью освоил участок с посадками сосны и самостоятельно распространился по соседним опытным участкам – с посадками ели европейской и березы карельской [Федорец и др., 2011]. После смыкания крон, когда световой режим стал неблагоприятным для дальнейшего существования вида, его обилие постепенно снижалось. Так, встречаемость люпина в посадках сосны в 2007 г. составила 12 %, в 2008 – только 7 %, и фактически он был представлен отдельными экземплярами в межкروновых пространствах. При этом на участке с посадками карельской березы его встречаемость составляла 20 %. Проведенное здесь разреживание древесного яруса благоприятно отразилось на среднем проективном покрытии люпина, которое уже через год увеличилось с 3 до 11 % [Соколов и др., 2010]. На контрольном участке с естественным возобновлением растительности люпин поселился только в 10-метровой зоне на границе с опытными участками и был представлен единичными экземплярами и только в тех местах, где древесный ярус отсутствовал.

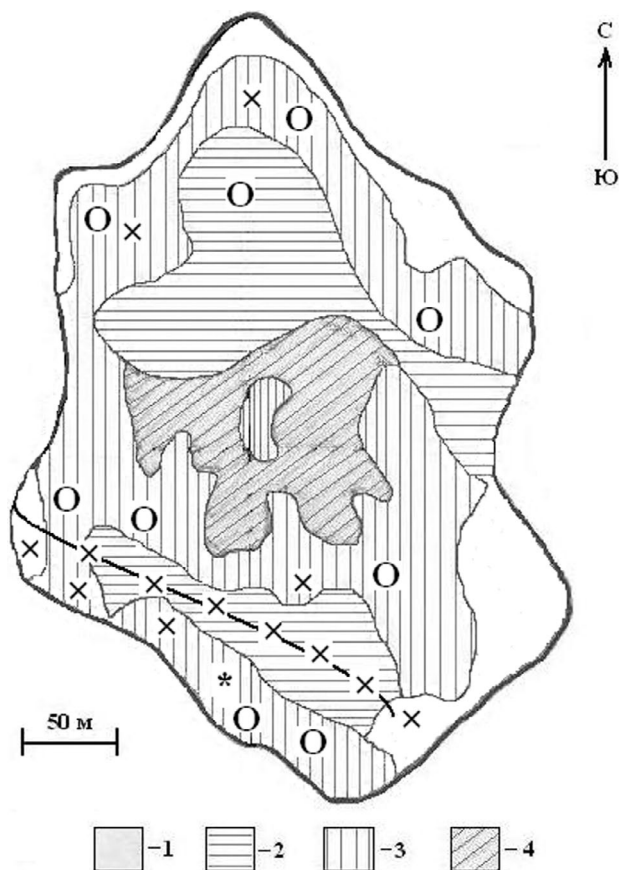


Рис. 2. Распространение *Lupinus polyphyllus* на территории карьера по добыче песчано-гравийного материала.

Биотопы в карьере: 1 – лишённые древесного яруса участки, мохово-лишайниковые группировки и открытый песок; 2 – растительные группировки с преобладанием лиственных пород (березы, ивы и ольхи) в древесном ярусе; 3 – растительные группировки с преобладанием хвойных пород (сосны) в древесном ярусе; 4 – периодически затопляемая часть.

Находки произрастания люпина многолистного в различные годы: * – 1990 г.; x – 2008 г.; O – 2020 г.

Fig. 2. Distribution of *Lupinus polyphyllus* on the territory of the sand and gravel quarry.

Biотopes in the quarry: 1 – moss-lichen aggregations, open sand, areas without the tree layer; 2 – plant aggregations with a predominance of deciduous species (birch, willow, and alder) in the tree layer; 3 – plant aggregations with a predominance of conifers (pines) in the tree layer; 4 – periodically flooded area.

Finds of the multifoliate lupine in different years: * – 1990; x – 2008; O – 2020

Известно, что люпин – вид-автохор, размножается преимущественно тяжелыми нелетучими семенами, выпадающими на землю в непосредственной близости (до 1 м) от материнского растения при растрескивании бобов, что, конечно, не может обеспечить его быстрое расселение на большое расстояние [Майсурия, Атабекова, 1974; Valtonen et al., 2006; Виноградова и др., 2009, 2014; Ramula, 2014; Антипина,

Платонова, 2015]. Первоначальный занос люпина в виде семян и дальнейшее активное его расселение в относительно небольшой промежуток времени связаны, как правило, с человеческим фактором. Семена могут случайно переноситься транспортными средствами или при транспортировке грунта, что подтверждается активным разрастанием люпина вдоль дорог на начальных этапах поселения. Все это подтверждается тем, что в соседнем карьере, расположенном всего в двухстах метрах от описанного и находящемся гораздо ближе к населенному пункту, люпин нами не отмечен.

Успешное долговременное существование вида связано уже с его биологическими особенностями. Так, в естественном ареале *L. polyphyllus* растет по берегам рек, на лугах и обочинах дорог и в других подобных местообитаниях, которые характеризуются умеренно сухими почвами от песчаных до суглинистых [Виноградова и др., 2009]. Во вторичном ареале люпин занимает сходные экологические условия: обочины автомобильных дорог и железнодорожных путей, карьеры, рудеральные места, которые в целом характеризуются достаточно легкими, бедными питательными веществами почвами и почти полным отсутствием конкуренции с другими видами. Кроме того, *L. polyphyllus* растет в симбиозе с азотфиксирующей бактерией *Bradyrhizobium* sp., которая образует клубеньки на корнях растения и способна фиксировать атмосферный азот, в результате чего бедность почвы питательными веществами, характерная для карьеров, не ограничивает разрастание люпина [Виноградова и др., 2009].

Наши исследования подтвердили способность люпина достаточно быстро и агрессивно распространяться по нарушенным местообитаниям. В то же время им не были освоены переувлажненные местообитания в карьере. Кроме этого, можно с уверенностью заявить, что люпин не переносит затенение и в плотных древесных посадках и естественных лесных местообитаниях не будет иметь высокого обилия. По литературным данным, люпин выпадает из сообществ при сомкнутости древостоя от 0,8 [Жилкин, 1959, 1974]. На этом основываются рекомендации по его использованию в качестве биомелиоранта при лесовосстановлении – кроме почвоулучшения, он препятствует развитию лесных злаков, которые являются основным фактором гибели лесных культур на ранних стадиях. При формировании сомкнутого полога он «уйдет» из сообщества, при этом может заселить лесные дороги, поляны, опушки и другие антропогенные местообитания.

Заключение

В результате проведенных исследований показано, что, несмотря на высокую скорость распространения по нарушенной территории (за 17 лет в карьере люпин освоил площадь 8 га, на отвалах – 1 га), после формирования сомкнутого древостоя люпин заметно сокращает обилие. На обоих типах нарушенных местообитаний вид характеризуется низким показателем проективного покрытия и преимущественно занимает площади в окнах межкрупных пространств. На отвалах Костомукшского ГОКа люпин остался в границах опытных участков, не выходя за пределы рекультивированной территории. В ненарушенные естественные лесные сообщества, окружающие карьер, люпин не внедряется. Факторами, сдерживающими дальнейшее распространение люпина, явились переувлажнение субстрата, неблагоприятный световой режим, подвижный грунт крутых склонов.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН).

Литература

- Анохина В. С., Дебелый Г. А., Конорев П. М. Люпин: селекция, генетика, эволюция. Минск: БГУ, 2012. 271 с.
- Антипина Г. С., Платонова Е. А. Семенная продуктивность как показатель натурализации люпина многолистного в Ботаническом саду Петрозаводского государственного университета // Вестник МГОУ. Сер. Естественные науки. 2015. № 3. С. 6–13.
- Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. Черная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 494 с.
- Виноградова Ю. К., Куклина А. Г., Ткачева Е. В. Инвазионные виды растений семейства Бобовых (люпин, галега, робиния, аморфа, карагана). М.: АБФ, 2014. 304 с.
- Гусев А. П. Особенности сукцессий растительности в ландшафтах, нарушенных деятельностью человека (на примере юго-востока Белоруссии) // Сиб. экол. журн. 2012. № 2. С. 231–236.
- Гусев А. П. Пространственно-временные изменения структуры ландшафтов юго-востока Белоруссии и их экологические последствия (на примере инвазий растений) // Вестник ВГУ. Сер. География, геоэкология. 2014. № 1. С. 18–23.
- Довбан К. И., Шутов Г. К., Шуканов А. С. Люпин – важнейший резерв высококачественного белка. Минск: БелНИИТИ, 1987. 48 с.
- Жилкин Б. Д. Опыт посева люпина в лесах БССР. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1959. 23 с.
- Жилкин Б. Д. Повышение продуктивности сосновых насаждений культурой люпина. Минск: Вышэйшая школа, 1974. 254 с.
- Знаменский С. Р. Чужеродные виды сосудистых растений на лугах Республики Карелия // РЖБИ. 2017. № 3. С. 12–20.
- Ипатов В. С., Мирин Д. М. Описание фитоценоза: Метод. рекомендации. СПб., 2008. 71 с.
- Костина Е. Э. Формирование живого напочвенного покрова на отвалах пустой породы Костомукшского горно-обогатительного комбината (Республика Карелия) // Антропогенная трансформация природной среды. 2013. № 1. С. 105–109.
- Костина Е. Э. Особенности структуры напочвенного покрова в песчано-гравийных карьерах Республики Карелия // Современная ботаника в России: Труды XIII Съезда Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (Тольятти, 16–22 сент. 2013 г.). Тольятти: Кассандра, 2014. С. 241–243.
- Кравченко А. В. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2007. 493 с.
- Кравченко А. В., Кузнецов О. Л., Тимофеева В. В. Инвазивные и карантинные виды растений в Карелии // Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции: Матер. I Междунар. науч. конф. (Санкт-Петербург, 6–8 дек. 2011 г.). СПб., 2011. С. 139–145.
- Кравченко А. В., Сухов А. В. Инвазивные и чужеродные виды в заповеднике «Кивач»: натурализация, особенности расселения, угроза экосистемам // Научные исследования: от истоков к вершинам: Матер. науч. конф. (Смоленск – Пржевальское, 26–28 сент. 2019 г.). Смоленск, 2019. С. 99–102.
- Кравченко А. В., Тимофеева В. В., Рудковская О. А. Освоение инвазивными видами растений естественных и полустественных местообитаний в городах Карелии // Труды КарНЦ РАН. 2020. № 1. С. 109–114. doi: 10.17076/bg1176
- Крышень А. М. Растительные сообщества выруб-бок Карелии. М.: Наука, 2006. 262 с.
- Майсурия Н. А., Атабекова А. И. Люпин. М.: Колос, 1974. 463 с.
- Разработка методов лесомелиорации техногенных пустошей Европейского Севера. Отчет о научно-исследовательской работе. Петрозаводск, 1993. 294 с.
- Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1983. 216 с.
- Соколов А. И., Федорец Н. Г., Кривенко Т. И., Лейбонен Е. Э., Новицкая Л. Л. Первичные этапы формирования биогеоценозов при развитии карельской березы на отвалах Костомукшского железорудного месторождения // Изв. СПбГЛТУ. 2010. Вып. 191. С. 22–32.
- Такунов И. П. Люпин в земледелии России. Брянск: Придесенье, 1996. 372 с.
- Такунов И. П., Яговенко Л. Л. Люпин в биологическом земледелии // Агрохимические проблемы биологической интенсификации земледелия: Сб. тр. конф. (Владимир, 5–7 июля 2005 г.). Владимир: ГНУ ВНИПТИОУ, 2005. С. 252–260.

Федорец Н. Г., Соколов А. И., Шильцова Г. В., Германова Н. И., Крышень А. М., Антипина Г. С. Начальные стадии формирования биогеоценозов на техногенных землях Европейского Севера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1999. 74 с.

Федорец Н. Г., Шильцова Г. В., Германова Н. И., Антипина Г. С., Крышень А. М., Соколов А. И. Начальные этапы почвообразования на отвалах железорудного месторождения в северотаежной подзоне Карелии // Почвоведение. 1998. № 2. С. 133–139.

Федорец Н. Г., Соколов А. И., Крышень А. М., Медведева М. В., Костина Е. Э. Формирование лесных сообществ на техногенных землях северо-запада таежной зоны России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. 130 с.

References

Anokhina V. S., Debelyi G. A., Konorev P. M. Lyupin: selektsiya, genetika, evolyutsiya [Lupin: breeding, genetics, and evolution]. Minsk: BGU, 2012. 271 p.

Antipina G. S., Platonova E. A. Semennaya produktivnost' kak pokazatel' naturalizatsii lyupina mnogolistnogo v Botanicheskom sadu Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta [Seed productivity as an indicator of the naturalization of multifoliate lupine in the Botanical Garden of Petrozavodsk State University]. *Vestnik MGOU. Ser. Estestv. nauki* [MGOU Bull. Series: Nat. Sci.]. 2015. No. 3. P. 6–13.

Chernaya kniga flory Sibiri [The Black Data Book of the flora in Siberia]. Eds. Yu. K. Vinogradova, A. N. Kupriyanov. Novosibirsk: Geo, 2016. 440 p.

Dovban K. I., Shutov G. K., Shukanov A. S. Lyupin – vazhneishii rezerv vysokokachestvennogo belka [Lupin – the most important reserve of high-quality protein]. Minsk: BelNIINTI, 1987. 48 p.

Entsiklopediya lesnogo khozyaistva [Encyclopedia of forestry]. Moscow: VNIILM, 2006. Vol. 1. 416 p.

Fedorets N. G., Shil'tsova G. V., Germanova N. I., Antipina G. S., Kryshen' A. M., Sokolov A. I. Nachal'nye etapy pochvoobrazovaniya na otvalakh zhelezorudnogo mestorozhdeniya v severotaezhnoi podzone Karelii [Initial stages of soil formation on the dumps of an iron ore deposit in the north taiga subzone of Karelia]. *Pochvovedenie* [Soil Sci.]. 1998. No. 2. P. 133–139.

Fedorets N. G., Sokolov A. I., Kryshen' A. M., Medvedeva M. V., Kostina E. E. Formirovanie lesnykh soobshchestv na tekhnogennykh zemlyakh severo-zapada taezhnoi zony Rossii [Formation of forest communities on the technogenic lands of the north-west of the taiga zone in Russia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2011. 130 p.

Fedorets N. G., Sokolov A. I., Shil'tsova G. V., Germanova N. I., Kryshen' A. M., Antipina G. S. Nachal'nye stadii formirovaniya biogeotsenozov na tekhnogennykh zemlyakh Evropeiskogo Severa [The initial stage of formation of technogenic ecosystems on the lands of the European North]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1999. 74 p.

Gusev A. P. Osobennosti suktessii rastitel'nosti v landshaftakh, narushennykh deyatel'nost'yu cheloveka (na primere yugo-vostoka Belorussii) [Features of the successions of vegetation in the man-disturbed landscapes (for south-eastern Belarus as example)].

Черная книга флоры Сибири / Науч. ред. Ю. К. Виноградова, отв. ред. А. Н. Куприянов. Новосибирск: Гео, 2016. 440 с.

Энциклопедия лесного хозяйства. М.: ВНИИЛМ, 2006. Т. 1. 416 с.

Ramula S. Linking vital rates to invasiveness of a perennial herb // *Oecologia*. 2014. Vol. 174. P. 1255–1264. doi: 10.1007/s00442-013-2869-3

Valtonen A., Jantunen J., Saarinen K. Flora and lepidoptera fauna adversely affected by invasive *Lupinus polyphyllus* along road verges // *Biol. Conserv.* 2006. Vol. 133, no. 3. P. 389–396.

Поступила в редакцию 06.10.2020

Sib. ecol. zhurn. [Contemporary Probl. Ecol.]. 2012. No. 2. P. 231–236.

Gusev A. P. Prostranstvenno-vremennye izmeneniya struktury landshaftov yugo-vostoka Belorussii i ikh ekologicheskie posledstviya (na primere invazii rastenii) [Spatial and temporal changes in the landscape structure of the South-East of Belarus and their ecological consequences (on the example of plant infestations)]. *Vestnik VGU. Ser. Geografiya, geoekol.* [Bull. Voronezh St. Univ. Ser.: Geography, Geoecol.]. 2014. No. 1. P. 18–23.

Ipatov V. S., Mirin D. M. Opisanie fitotsenozov: Metod. rekomend. [Description of phytocenosis: Guidelines]. St. Petersburg, 2008. 71 p.

Kostina E. E. Formirovanie zhivogo napochvennogo pokrova na otvalakh pustoi porody Kostomukshskogo gorno-obogatitel'nogo kombinata (Respublika Kareliya) [Formation of living ground cover on waste rock dumps of the Kostomuksha mining and processing plant (Republic of Karelia)]. *Antropogennaya transformatsiya prirod. sredy* [Anthropogenic transformation of the natural environ.]. 2013. No. 1. P. 105–109.

Kostina E. E. Osobennosti struktury napochvennogo pokrova v peschano-graviinykh kar'erakh Respubliki Kareliya [Features of the ground cover structure in sand and gravel quarries of the Republic of Karelia]. *Sovr. botanika v Rossii: Trudy XIII S'ezda Russ. bot. obshchestva i konf. "Nauch. osnovy okhrany i ratsional'nogo ispol'zovaniya rastitel'nogo pokrova Volzhskogo basseina"* (Tol'yatti, 16–22 sent. 2013) [Modern botany in Russia: Proceed. XIII Congress of the Russ. Bot. Society and the conf. *Sci. bases of protection and rational use of vegetation in the Volga basin* (Tolyatti, Sept. 16–22, 2013)]. Tol'yatti: Cassandra, 2014. P. 241–243.

Kravchenko A. V. Konspekt flory Karelii [Compendium of flora in Karelia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2007. 493 p.

Kravchenko A. V., Kuznetsov O. L., Timofeeva V. V. Invazivnye i karantinnye vidy rastenii v Karelii [Invasive and quarantine plant species in Karelia]. *Sornye rasteniya v izmenyayushchemsya mire: aktual'nye voprosy izucheniya raznoobraziya, proiskhozhdeniya, evolyutsii*: Mat. I Mezhdunar. nauch. konf. (Sankt-Peterburg, 6–8 dek. 2011 g.) [Weeds in a changing world: topical issues of studying diversity, origin, evolution: Proceed.

I Int. Sci. Conf. (St. Petersburg, Dec. 6–8, 2011)]. St. Petersburg, 2011. P. 139–145.

Kravchenko A. V., Sukhov A. V. Invazivnye i chuzherodnye vidy v zapovednike "Kivach": naturalizatsiya, osobennosti rasseleniya, ugroza ekosistemam [Invasive and alien species in the Kivach Nature Reserve: naturalization, settlement features, threat to ecosystems]. *Nauch. issled.: ot istokov k vershinam: Mat. nauch. konf. (Smolensk – Przheval'skoe, 26–28 sent., 2019 g.)* [Sci. research: from origins to peaks: Proceed. sci. conf. (Smolensk – Przheval'skoe, Sept. 26–28, 2019)]. Smolensk, 2019. P. 99–102.

Kravchenko A. V., Timofeeva V. V., Rudkovskaya O. A. Osvoenie invazivnymi vidami rastenii estestvennykh i poluestestvennykh mestoobitaniy v gorodakh Karelii [Invasions of alien vascular plants to natural and semi-natural habitats in towns of the Republic of Karelia]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2020. No. 1. P. 109–114. doi: 10.17076/bg1176

Kryshen' A. M. Rastitel'nye soobshchestva vyrubok Karelii [Plant communities of the felling of Karelia]. Moscow: Nauka, 2006. 262 p.

Maisuryan N. A., Atabekova A. I. Lyupin [Lupin]. Moscow: Kolos, 1974. 463 p.

Ramenskaya M. L. Analiz flory Murmanskoi oblasti i Karelii [Analysis of the flora of the Murmansk Region and Karelia]. Leningrad: Nauka, 1983. 216 p.

Razrabotka metodov lesomelioratsii tekhnogenykh pustoshei Evropeiskogo Severa. Otchet o nauchno-issledovatel'skoi rabote [Development of methods for forest reclamation of man-made wastelands in the European North. A report on the research work]. Petrozavodsk, 1993. 294 p.

Sokolov A. I., Fedorets N. G., Krivenko T. I., Leibonen E. E., Novitskaya L. L. Pervichnye etapy formirovaniya biogeotsenozov pri razviti karel'skoi berezy na otvalakh Kostomukshskogo zhelezorudnogo mestorozhdeniya [Primary stages of formation of biogeocenoses during the development of Karelian birch on the dumps of the Kostomuksha iron ore deposit]. *Izv. Sankt-Peterburg. lesotekh. akad.* [Proceed. St. Petersburg Forestry Acad.]. 2010. Vol. 191. P. 22–32.

Takunov I. P. Lyupin v zemledelii Rossii [Lupin in the agriculture of Russia]. Bryansk: Pridesen'e, 1996. 372 p.

Takunov I. P., Yagovenko L. L. Lyupin v biologicheskoy zemledelii [Lupin in biological farming]. *Agrokhim. probl. biol. intensifikatsii zemledeliya: Sb. tr. konf. (Vladimir, 5–7 iyulya 2005 g.)* [Agrochem. probl. of biol. intensification of agriculture: Proceed. conf. (Vladimir, July 5–7, 2005)]. Vladimir: GNU VNIPTIOU, 2005. P. 252–260.

Vinogradova Yu. K., Maierov S. R., Khorun L. V. Chernaya kniga flory Srednei Rossii (Chuzherodnye vidy rastenii v ekosistemakh Srednei Rossii) [The Black Data Book of flora of Central Russia (Alien plant species in ecosystems of Central Russia)]. Moscow: GEOS, 2009. 494 p.

Vinogradova Yu. K., Kuklina A. G., Tkacheva E. V. Invazionnye vidy rastenii semeistva Bobovykh (lyupin, galega, robiniya, amorf, karagana) [Invasive plant species of the Legume family (lupine, galega, robinia, amorph, caragana)]. Moscow: ABF, 2014. 304 p.

Zhilkin B. D. Opyt poseva lyupina v lesakh BSSR [Experience in planting lupine in the forests of the BSSR]. Moscow; Leningrad: Goslesbumizdat, 1959. 23 p.

Zhilkin B. D. Povyshenie produktivnosti sosnovykh nasazhdenii kul'turoi lyupina [Increasing the productivity of pine plantations with lupine culture]. Minsk: Vysheish. shkola, 1974. 254 p.

Znamenskii S. R. Chuzherodnye vidy sosudistykh rastenii na lugakh Respubliki Karelii [Alien species of vascular plants in the meadows of the Republic of Karelia]. *RZhBI* [Russ. J. Biol. Invasions]. 2017. No. 3. P. 12–20.

Ramula S. Linking vital rates to invasiveness of a perennial herb. *Oecologia*. 2014. Vol. 174. P. 1255–1264. doi: 10.1007/s00442-013-2869-3

Valtonen A., Jantunen J., Saarinen K. Flora and lepidoptera fauna adversely affected by invasive *Lupinus polyphyllus* along road verges. *Biol. Conserv.* 2006. Vol. 133, no. 3. P. 389–396.

Received October 06, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Костина Екатерина Эйнаривна

младший научный сотрудник лаб. лесных биотехнологий
Институт леса КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: kostina_krc@mail.ru

CONTRIBUTOR:

Kostina, Ekaterina

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: kostina_krc@mail.ru

УДК 582.594

СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА ORCHIDACEAE В БАССЕЙНЕ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ПЕЧОРСКАЯ ПИЖМА (КОМПЛЕКСНЫЙ ЗАКАЗНИК «ПИЖЕМСКИЙ», РЕСПУБЛИКА КОМИ)

И. А. Кириллова, Д. В. Кириллов

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар, Россия

В ходе экспедиционных работ в июле 2018 г. на территории комплексного заказника «Пижемский» (Республика Коми) в среднем течении р. Печорская Пижма выявлены местонахождения девяти видов сем. Орхидные: *Coeloglossum viride* (L.) Hartm., *Corallorhiza trifida* Châtel., *Cypripedium calceolus* L., *C. guttatum* Sw., *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser, *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Listera cordata* (L.) R. Br. и *L. ovata* (L.) R. Br. Это позволило расширить представление об их распространении и фитоценотической приуроченности. *L. ovata* зарегистрирован для данной ООПТ впервые. Составлены точечные карты ареалов орхидных на исследуемом участке Среднего Тимана. Они приурочены в основном к выходам карбонатных пород в долине р. Печорская Пижма. Обследовано 35 ценопопуляций семи видов орхидных. Наши исследования показали, что орхидные достаточно хорошо адаптированы к условиям Среднего Тимана, о чем свидетельствует довольно высокая численность их ценопопуляций, успешное самоподдержание и соответствие онтогенетических спектров их биологическим особенностям. Основным отрицательным фактором, ограничивающим репродукцию орхидных, является короткий вегетационный период. Заморозки в начале лета повреждают бутоны, особенно у раннецветущих видов (*C. calceolus*, *C. guttatum*), заморозки в конце лета приводят к появлению поврежденных генеративных побегов у *E. atrorubens*. Можно заключить, что заказник «Пижемский» – уникальный резерват, где в неизменном виде сохраняются местонахождения таких редких и уязвимых растений, как орхидные, и существуют стабильные условия для сохранения их популяций.

Ключевые слова: Orchidaceae; ценопопуляции; редкие виды; Средний Тиман; ООПТ.

I. A. Kirillova, D. V. Kirillov. STATE OF COENOPOPULATIONS OF ORCHIDS IN THE MIDDLE-COURSE PECHORSKAYA PIZHMA RIVER CATCHMENT (PIZHEMSKIY NATURE RESERVE, KOMI REPUBLIC)

Nine species of Orchidaceae were studied through fieldwork in July 2018 in the integrated nature reserve Pizhemskiy (middle-course Pechorskaya Pizhma River catchment, Komi Republic): *Coeloglossum viride* (L.) Hartm., *Corallorhiza trifida* Châtel., *Cypripedium calceolus* L., *C. guttatum* Sw., *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser, *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Listera cordata* (L.) R. Br., and *L. ovata* (L.) R. Br. Data on their distribution and phytocoenotic affiliations in this territory are provided. *L. ovata* was found in this protected area for the first time. Point maps of the orchids' distribution in the surveyed part of the Middle Timan were compiled. Most

of the studied plant populations are confined to calcareous rock outcrops in the valley of the Pechorskaya Pizhma River. A total of 35 coenopopulations of seven orchid species were studied during the expedition. Orchids were found to be well adapted to the environmental conditions of the Middle Timan as evidenced by the relatively high abundance of the coenopopulations, successful reproduction, and conformance of ontogenetic spectra to specific biological characteristics. The main limiting factor for the reproduction of orchids is the short growing season. Early-summer frosts damage flower buds, especially in early flowering species (*C. calceolus*, *C. guttatum*), while late-summer frosts lead to the formation of damaged reproductive shoots in *E. atrorubens*. It can be concluded from the research results that the Pizhenskiy Nature Reserve is a unique area where habitats of such rare and vulnerable plants as orchids are preserved in their original state, offering good conditions for sustainable existence of their populations.

Key words: Orchidaceae; coenopopulations; rare species; Middle Timan; protected area.

Введение

Сохранение биоразнообразия – важнейшая проблема современности. Одна из ее составляющих – сохранение отдельных видов и групп растений. Семейство Orchidaceae Juss. – крупнейшее среди покрытосеменных растений [Chase et al., 2015], имеющее при этом наибольшее число редких и исчезающих видов [Swarts, Dixon, 2009]. Причины редкости орхидных связаны в основном с особенностями их биологии, такими как микосимбиотрофизм, высокая специализация опыления, стеноитность, слабая конкурентоспособность. Большинство орхидных чувствительны к изменениям среды обитания и первыми выпадают из состава фитоценозов при любых антропогенных нагрузках [Fay et al., 2015]. Они являются своеобразными «индикаторами» состояния экосистем [Gale et al., 2018]. Для успешного сохранения природных популяций этих уязвимых растений в условиях усиливающейся антропогенной трансформации ландшафтов необходимы всесторонние исследования их биологии и экологии [Fay, 2018].

Огромная роль в сохранении естественных популяций редких видов принадлежит особо охраняемым природным территориям. Комплексный заказник «Пижемский» расположен на северо-западе Республики Коми, в Усть-Цилемском районе. Он был создан с целью сохранения уникального долинного комплекса Среднего Тимана. Река Печорская Пижма в верхнем и среднем течении прорезает Каменноугольную гряду Тимана, по ее берегам расположены многочисленные обнажения известняков, к которым приурочены местообитания множества редких видов сосудистых растений, в том числе представителей сем. Орхидные. Результаты предыдущих исследований флоры и фауны заказника «Пижемский» опубликованы

в монографии «Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми» [2011]. Целью нашей работы стало уточнение распространения и изучение современного состояния и онтогенетической структуры ценопопуляций орхидных в среднем течении р. Печорская Пижма на территории заказника «Пижемский».

Материалы и методы

Район исследований относится к Атлантико-Арктической области умеренного климатического пояса [Алисов, 1969] и характеризуется избыточно влажным умеренно континентальным климатом с продолжительной зимой и коротким, сравнительно теплым летом [Атлас..., 1964]. Среднегодовая температура воздуха составляет от $-1,2$ до $+2,2$ °C. Продолжительность вегетационного периода (с температурой воздуха выше $+5^{\circ}$) – 120–125 дней, период активного роста (с температурой выше $+10^{\circ}$) – 75–85 дней. Общее количество осадков за год – 600–635 мм.

В ходе экспедиционных работ в июле 2018 г. на территории комплексного заказника «Пижемский» в среднем течении р. Печорская Пижма обнаружены местонахождения девяти видов орхидных: *Coeloglossum viride* (L.) Hartm., *Corallorhiza trifida* Châtel., *Cypripedium calceolus* L., *C. guttatum* Sw., *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser, *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Listera cordata* (L.) R. Br. и *L. ovata* (L.) R. Br. Последний вид приводится для этой территории впервые.

Обследовано 35 ценопопуляций (ЦП) семи видов орхидных (табл.). При изучении ЦП орхидных использовали общепринятые в популяционной биологии методики [Ценопопуляции..., 1976, 1977, 1988], с учетом специфики изучения редких видов [Злобин и др., 2013].

Характеристика изученных ценопопуляций (ЦП) видов семейства Orchidaceae в заказнике «Пижемский»

Description of the studied orchid coenopopulations (CP) in the Pizhemskiy Nature Reserve

ЦП CP	Местообитание Habitat	Плотность, экз./м² Density, pcs./m²	Онтогенетический спектр, % Ontogenetic spectrum, %				g поврежд. Damaged g
			j	im	v	g	
Cypripedium calceolus							
1	Сосняк разнотравно-лишайниковый по склону Herb lichen pine forest on a slope	–	4,1	20,7	40,7	34,5	10,7
2	Каменистая крупновалуновья осыпь, мохово-лишайниковое сообщество Limestone outcrops, large stony scree, moss-lichen community	–	12,8	17,0	31,9	38,3	16,7
3	Облесенный замоховелый кустарничково-лишайниковый склон Limestone outcrops, dwarf shrub lichen-green moss communities on an afforested slope	–	1,1	8,8	35,9	54,2	56,1
4	Сосняк кустарничково-зеленомошный Dwarf shrub green moss pine forest	–	3,3	9,9	26,4	60,4	34,5
5	Сосняк разнотравно-кустарничково-зеленомошный Herb-dwarf shrub green moss pine forest	–	0,7	14,3	58,6	26,4	56,8
6	Сосняк кустарничковый мохово-лишайниковый Dwarf shrub moss-lichen pine forest	–	3,2	14,4	36,0	46,4	43,1
7	Ельник разнотравно-кустарничково-зеленомошный с участками камней Herb-dwarf shrub green moss spruce forest, stony place	–	1,7	6,1	35,7	56,5	29,2
8	Облесенный склон, сосняк кустарничково-разнотравный лишайничково-зеленомошный Dwarf shrub-herb lichen-green moss pine forest on an afforested slope	–	1,1	12,6	22,4	63,8	30,6
9	Склон кустарничково-зеленомошно-лишайниковый Limestone outcrops, dwarf shrub green moss-lichen communities on a slope	–	3,6	12,5	46,4	37,5	71,4
10	Верхняя часть склона, слабозадерненный участок с Antennaria dioica Weakly swarded place with Antennaria dioica on the upper part of the slope	–	3,8	12,3	49,1	34,9	8,1
11	Облесенный склон, сосняк кустарничково-лишайничково-зеленомошный Dwarf shrub lichen-green moss pine forest on an afforested slope	–	4,9	10,4	26,9	57,8	29,7
12	Лиственничник разнотравно-кустарничково-лишайниковый Herb-dwarf shrub lichen larch forest	–	0,7	8,8	25,5	65,0	11,2
13	Сосняк разнотравно-зеленомошный по склону Herb green moss pine forest on an afforested slope	–	2,1	19,6	29,9	48,5	31,9
14	Верхняя часть склона, открытый участок слабозадерненный Weakly swarded place on the upper part of the slope	–	2,3	15,8	45,0	36,8	7,9
15	Выходы известняков, нижняя часть, сосняк с лиственницей, каменистая осыпь Limestone outcrops, lower part of the stony scree, pine-larch forest	–	0	0	24,1	75,9	54,5
Cypripedium guttatum							
1	Крупновалуновья осыпь, кустарничково-моховое сообщество Large stony scree, dwarf shrub moss community	8,9	0	8,4	56,1	35,5	97,4

Продолжение табл.

Table (continued)

ЦП СР	Местообитание Habitat	Плотность, экз./м ² Density, pcs./m ²	Онтогенетический спектр, % Ontogenetic spectrum, %				g поврежд. Damaged g
			j	im	v	g	
2	Ельник кустарничково-лишайниковый по каменистому склону Dwarf shrub lichen spruce forest on a stony slope	22,6	1,7	21,0	61,9	15,5	25,0
<i>Epipactis atrorubens</i>							
1	Склон скалы, разнотравно-мохово-лишайниковый Limestone outcrops, herb moss-lichen community	3,7	2,7	11,6	42,9	42,9	29,0
2	Нижняя часть склона, кустарничково-лишайниковое сообщество Limestone outcrops, dwarf shrub lichen community on lower part of the slope	2,3	0	15,7	45,7	38,6	25,9
3	Верхняя часть склона, кустарничково-лишайниковое сообщество Limestone outcrops, dwarf shrub lichen community on the upper part of the slope	3,7	2,7	6,3	17,0	74,1	7,2
4	Каменистая осыпь Limestone outcrops, in stones	3,4	1,4	8,7	36,2	53,6	0
5	Каменистая осыпь Limestone outcrops, in stones	2,8	0	7,5	47,8	44,8	3,3
6	Слабозадерненная осыпь с участием разнотравья и кустарничков Limestone outcrops, herb-dwarf shrub communities on a weakly swarded place	4,9	1,9	12,1	37,4	48,6	7,7
7	Верхняя часть скалы, каменистая незакрепленная осыпь Limestone outcrops, on the upper part of the slope, in stones	2,8	0	3,6	39,3	57,1	0
8	Нижняя часть склона, каменистая слабозакрепленная осыпь Limestone outcrops, on the lower part of the slope, in stones	2,9	2,7	6,8	37,0	53,4	12,8
<i>Listera ovata</i>							
1	Болото разнотравно-хвощово-сфагновое Herb-Equisetum sphagnum mire	2,8	2,8	16,9	31,0	49,3	0
<i>Coeloglossum viride</i>							
1	Болото разнотравно-гипново-сфагновое Herb hypnum-sphagnum mire	4,5	11,6	32,6	15,8	40,0	0
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>							
1	Болото разнотравно-хвощово-сфагновое Herb-Equisetum sphagnum mire	1,3	4,8	4,8	19,0	71,4	6,7
2	Разнотравный бечевник Herb towpath communities	2,7	8,9	14,3	35,7	41,1	0
<i>Gymnadenia conopsea</i>							
1	Склон скалы, открытый лишайниковый участок и кустарничково-мохово-лишайниковое сообщество Limestone outcrops, open lichen and dwarf shrub moss-lichen communities	6,6	6,0	15,0	59,4	19,6	0
2	Болото осоково-сфагновое с ерником Carex sphagnum mire	6,1	3,3	12,0	47,8	37,0	0
3	Слабозадерненная осыпь, кустарничково-зеленомошное сообщество Weakly swarded place on limestone outcrops, dwarf shrub green moss communities	5,1	8,8	27,5	29,4	34,3	0

Окончание табл.

Table (continued)

ЦП CP	Местообитание Habitat	Плотность, экз./м ² Density, pcs./m ²	Онтогенетический спектр, % Ontogenetic spectrum, %				g поврежд. Damaged g
			j	im	v	g	
4	Замоховелое, слабозадерненное подножие склона, граница с бечевником Weakly swarded place on the lower part of the slope, moss communities close to the towpath	3,4	20,4	35,9	15,5	28,2	0
5	Каменистая слабозадерненная осыпь в нижней части склона Weakly swarded place on limestone outcrops with stones, on the lower part of the slope	11,5	6,7	21,0	33,3	39,0	0
6	Подножие склона, разнотравно-зеленомошное сообщество Limestone outcrops foothill, herb green moss communities	16,0	21,1	38,4	32,7	7,7	0

Жизненные формы даны по И. В. Татаренко [1996]. Счетной единицей для корневищных орхидных был взят парциальный побег (на ранних стадиях онтогенеза – особь семенного происхождения), для орхидных со стеблесторневыми тубероидами – особь. В пределах исследуемых сообществ были заложены трансекты (1×10 м²), по пять для каждой ЦП. Трансекты разбивали на учетные площадки по 1 м². На каждой учетной площадке подсчитывали число особей изучаемого вида, определяли его встречаемость в сообществе, плотность и онтогенетическую структуру ЦП. Выделение онтогенетических состояний проводили по методикам, разработанным с учетом специфических для орхидных особенностей [Вахрамеева и др., 1987; Блинова, 1998 и др.]. Выделяли следующие онтогенетические состояния: ювенильное (j), имматурное (im), взрослое вегетативное (v) и генеративное (g). Чтобы не нарушать местообитания орхидных и целостность ЦП, проростки, ведущие подземный образ жизни, не учитывали. Сенильные растения также не отмечали, так как в природе они встречаются крайне редко, из-за того, что многие особи после последнего цветения отмирают [Вахрамеева, 2000; Вахрамеева и др., 2014]. Выделение онтогенетических состояний проводили по морфометрическим параметрам надземных органов (число и размеры листьев, число жилок, наличие цветка).

Для исследования морфометрических особенностей орхидных в каждой ЦП проанализировано по 30 растений, находящихся в генеративной фазе. Измеряли следующие показатели: высоту растения, длину соцветия, число листьев и их размеры, число цветков в соцветии. Для видов, которые находились в июле

в фазе плодоношения, была определена плодозавязываемость – доля цветков, образовавших плоды (для 20–40 генеративных растений в каждой ЦП).

Результаты и обсуждение

Coeloglossum viride – евразийско-североамериканский преимущественно голарктический вид. Вегетативный однолетник с пальчатораздельным стеблесторневым тубероидом. На территории среднего течения р. Печорская Пижма редок. Нами выявлены два местонахождения вида (рис. 1): на скале Поясовата (единичные растения) и на правом берегу р. Печорская Пижма, напротив руч. Большой Каменный, на ключевом разнотравном гипново-сфагновом болоте. Последняя ЦП довольно крупная для этого вида – около 100 растений при средней плотности размещения 4,5 экз. на 1 м². Обычно *C. viride* образует ЦП из единичных растений или насчитывающие несколько десятков экземпляров [Блинова, 2009; Вахрамеева и др., 2014]. Растения в изученной ЦП тяготеют к окраине болота. Онтогенетический спектр ЦП – нормальный, полночленный, с максимумом на генеративных особях (табл.). Правосторонние спектры с преобладанием генеративных растений характерны для вида и в других частях его ареала [Вахрамеева и др., 2003]. Средняя высота генеративных растений *C. viride* на Среднем Тимане составляет 17 см, на каждое приходится 2–3 листа около 4–5 см длиной и 1,3 см шириной. Соцветие около 5 см длиной в среднем из 10 желтовато-зеленоватых цветков.

Corallorhiza trifida – голарктический бореальный вид. Бесхлорофилльное коралловид-

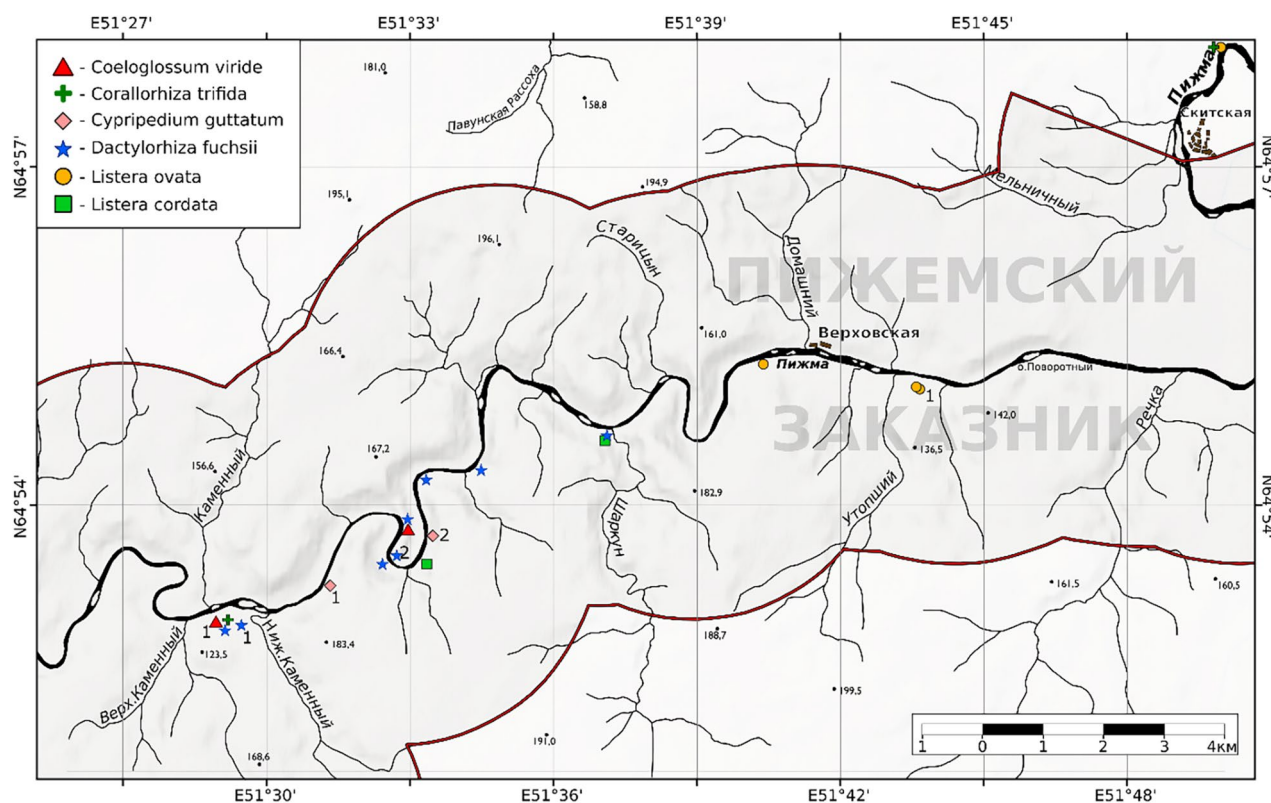


Рис. 1. Распространение некоторых видов сем. *Orchidaceae* в бассейне среднего течения р. Печорская Пижма (здесь и на рис. 2, 4, 5 номерами отмечены изученные ценопопуляции)

Fig. 1. Distribution of some *Orchidaceae* species in the middle reaches of the Pechorskaya Pizhma River basin (here and in fig. 2, 4, 5 the studied coenopopulations are marked by numbers)

нокорневищное растение. В бассейне среднего течения р. Печорская Пижма отмечен в двух точках – на правом берегу реки напротив руч. Большой Каменный и на левом берегу реки в 1,5 км ниже дер. Скитская, где произрастает на болотах в составе разнотравно-хвощово-сфагновых сообществ (рис. 1). Встречается единичными экземплярами.

Cypripedium calceolus – евразийский бо-реальный вид, относящийся к короткокорне-вищной жизненной форме. Редкий вид, вклю-ченный в Красную книгу России [2008]. В Рес-публике Коми находится на северной границе своего распространения, встречается по югу региона, на Тимане и Урале. На исследованной территории вид достаточно широко распро-странен (рис. 2), приурочен к выходам извест-няков, где растет по склонам и облесенным вершинам [Kirillov, Kirillova, 2018].

Обследовано 15 ЦП вида (табл.), числен-ность их варьирует от 29 до 500 побегов. Расте-ния в ЦП встречаются в основном небольшими куртинами, насчитывающими в среднем от 6 до 31 побега. Наиболее крупная куртина отмечена в ЦП 11 и насчитывает 227 побегов на площади 49 м². В двух ЦП отмечено сплошное распро-

странение. В ЦП 8 на скале Митриева Щелья побеги *C. calceolus* размещаются узкой поло-сой сверху вниз по облесенному сосной разнотравно-кустарничковому лишайниково-зелено-мошному склону со средней плотностью раз-мещения 3,4 экз. на 1 м². На скале Еленинская Щелья вид распространен большим пятном на площади 54 м² и насчитывает 430 побегов.

Большинство изученных ЦП *C. calceolus* – нормальные, полночленные, с преобладанием взрослых вегетативных или генеративных ра-стений и наличием молодых ювенильных осо-бей (табл.), что свидетельствует о присутствии семенного размножения в данных ЦП наряд-ду с вегетативным. Минимальное количество ювенильных особей (0,7 %) отмечено в ЦП 5 и 12, а в ЦП 15 они полностью отсутствуют. Возможно, это связано с сильным затенением в данных ЦП, которые расположены в лесах, так как выявлено [Kull, 1998; Garsia et al., 2010; Кириллова, Кириллов, 2018], что свет являет-ся ограничивающим фактором для появления проростков в популяциях этого вида. В ЦП 15 отсутствуют и имматурные побеги, кроме того, она характеризуется самой низкой численно-стью, представлена всего двумя куртинами, на-

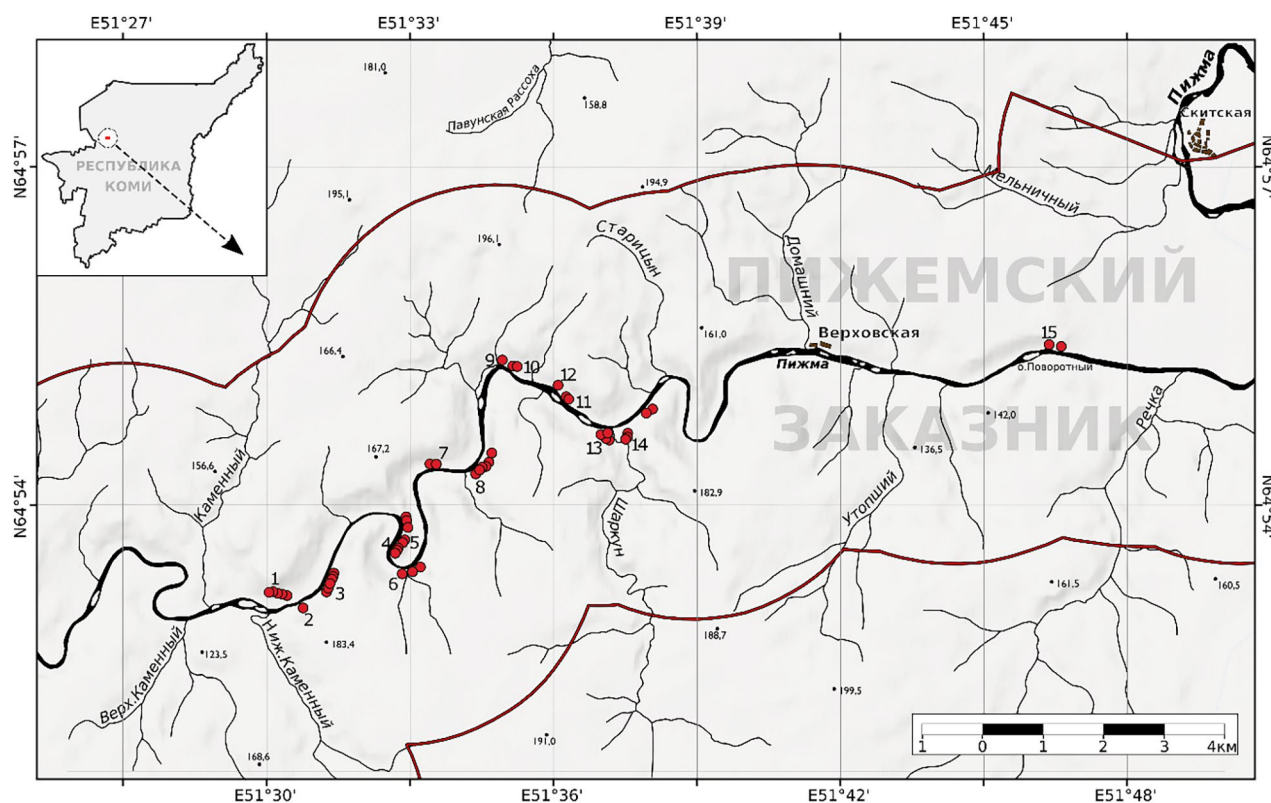


Рис. 2. Распространение *Cyripedium calceolus* в бассейне среднего течения р. Печорская Пижма
 Fig. 2. Distribution of *Cyripedium calceolus* in the middle reaches of the Pechorskaya Pizhma River basin

считываемыми 4 и 25 побегов. Возможно, это связано со специфичностью данного фитоценоза – каменистая незакрепленная осыпь под пологом леса.

Средний онтогенетический спектр всех изученных нами ЦП *C. calceolus* на обследованной территории оказался следующим: ювенильные побеги – 3 %, имматурные – 12,2, взрослые вегетативные – 35,6, генеративные – 49,2. Он в целом соответствует базовому спектру этого вида (7 : 16 : 40 : 37) [Вахрамеева и др., 2014], отличаясь лишь несколько повышенной долей генеративных побегов. Интересно, что для периферийных ЦП этого вида, напротив, выявлен низкий процент генеративных побегов, как для северной границы в Мурманской области [Блинова, 2009], так и для западной в Пиренеях [Aymerich, 2001].

Во всех изученных ЦП *C. calceolus* отмечены поврежденные генеративные побеги, их доля варьирует в разных ЦП от 8,1 до 71,4 %, составляя в среднем 32,8 %. Для Республики Коми характерны возвратные весенние заморозки, которые в зависимости от фазы развития растения приводят либо к массовому недоразвитию бутонов на генеративных побегах, либо к гибели уже распустившихся цветков этого вида [Кириллова и др., 2012]. Самое большое коли-

чество поврежденных генеративных побегов (71,4 %) приходится на ЦП 9, которая расположена на склоне южной экспозиции на открытом участке, – вероятно, фаза бутонизации здесь наступила раньше, что совпало с заморозками.

Плодозавязываемость в обследованных ЦП варьирует от 2,8 до 42,9 % (рис. 3), составляя в среднем 21 %. Она чуть ниже средней по региону (30 %) [Кириллова и др., 2012]. Наибольшая эффективность опыления отмечена в ЦП 14, расположенной на открытом склоне южной экспозиции, минимальная – в ЦП 8, в сосняке северо-западной экспозиции.

Высота генеративных побегов *C. calceolus* на Среднем Тимане составляет 17–24 см, на каждое растение приходится 2–5 листьев 7–12 см длиной и 3,5–6,5 см шириной. В большинстве изученных ЦП присутствуют побеги с двумя цветками, их доля составляет от 6,7 до 26,7 % от всех генеративных побегов. Только одноцветковые генеративные побеги отмечены лишь в ЦП 2.

Cyripedium guttatum – голарктический бореальный вид, относящийся к длиннокорневичной жизненной форме. В Республике Коми проходит северо-западная граница его ареала, вид встречается в южных районах региона, на Тиманском кряже и Урале [Kirillov, Kirillova,

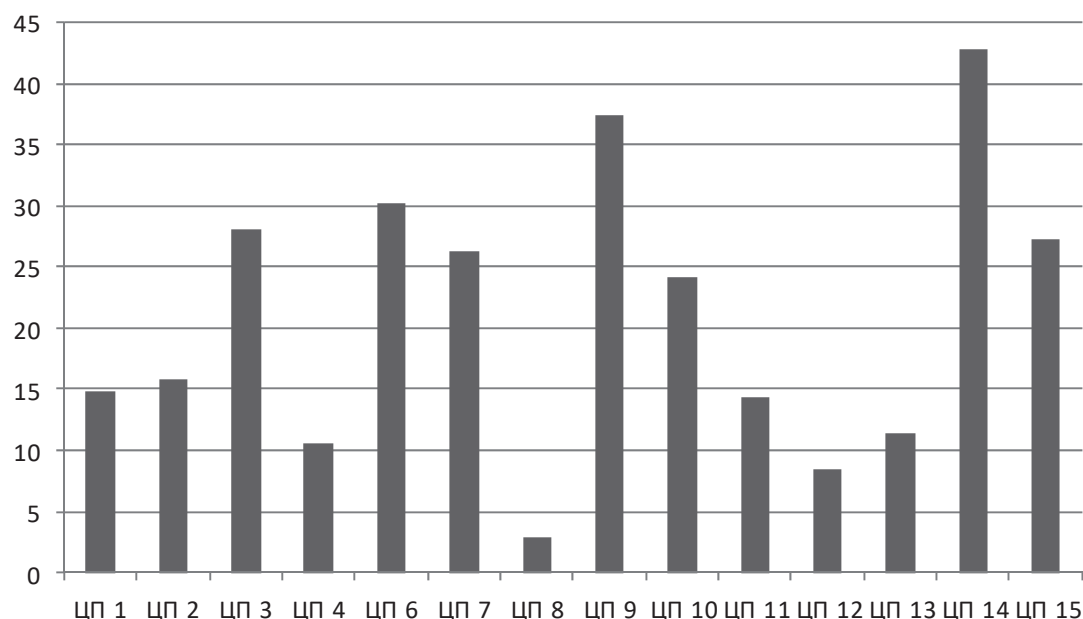


Рис. 3. Плодозавязываемость *Cypripedium calceolus* в заказнике «Пижемский»

Fig. 3. Fruit set of *Cypripedium calceolus* coenopopulations in the Pizhemskiy Nature Reserve

2019a]. Включен в Красную книгу Республики Коми [2019].

На территории заказника «Пижемский» ранее было известно всего два места произрастания *C. guttatum* – по р. Светлая и в урочище Каменный по р. Печорская Пижма [Биологическое..., 2011]. Нами обнаружено два новых местонахождения *C. guttatum* – на выходах известняков северо-западной экспозиции по правому берегу р. Печорская Пижма в 1,7 км ниже устья руч. Нижний Каменный (ЦП 1) и на скалах Кресты (ЦП 2) (рис. 1). Первая ЦП расположена на открытой крупновалуновой осыпи, в кустарничково-моховом сообществе. Она насчитывает около 300 побегов, расположенных на площади 36 м². Онтогенетический спектр ее неполноценный, с отсутствием ювенильных особей и максимумом на взрослых вегетативных побегах (табл.). Доминирование взрослых вегетативных побегов характерно для этого вида и свидетельствует о вегетативном размножении, которое происходит у него с частичным омоложением потомства до взрослого вегетативного и имматурного состояний. Отсутствие молодых растений и завязавшихся плодов указывает на проблемы с семенным возобновлением в данной ЦП. Кроме того, большинство генеративных побегов (97,4 %) здесь повреждены заморозками.

Вторая ЦП расположена в ельнике кустарничково-лишайниковом в нижней части склона. Численность ее составляет 452 побега, площадь – 20 м². Онтогенетический спектр –

полноценный, с максимумом на взрослых вегетативных побегах и достаточно представленной долей молодых растений (табл.). 25 % генеративных побегов повреждено заморозками. Плодозавязываемость очень высокая для этого вида – 73,3 %. Средняя эффективность опыления *C. guttatum* по региону составляет всего 21 % [Кириллова и др., 2017]. Наличие ювенильных особей семенного происхождения и высокая плодозавязываемость свидетельствуют об активном семенном возобновлении в данной ЦП. Эта ЦП расположена в лесу, что, вероятно, уберегло большинство генеративных побегов от поздних весенних заморозков, которые повредили практически все генеративные побеги в ЦП 1, расположенной на открытом склоне. Более позднее цветение *C. guttatum* в ЦП 2 положительно сказалось и на эффективности опыления – видимо, фаза цветения совпала с благоприятными погодными условиями.

Высота генеративных побегов *C. guttatum* на Среднем Тимане составляет в среднем 16 см, на каждое растение приходится по два листа длиной около 7 см, шириной 3–4 см, брактя длиной 2 см, шириной 1 см.

Dactylorhiza fuchsii – евразийский вид. Жизненная форма – вегетативный однолетник с пальчатораздельным стеблекорневым тубероидом. Включен в приложение к Красной книге Республики Коми [2019] как нуждающийся в бионадзоре.

На исследованной территории в заказнике «Пижемский» выявлено 8 местонахо-

ждений вида (рис. 1). *D. fuchsii* произрастает в основном на травянистых бечевниках по берегам р. Печорская Пижма, реже поднимается по подножиям осыпей. Вид отмечен также на окраине ключевого разнотравного гипново-сфагнового болота напротив руч. Большой Каменный.

Обследовано две ЦП: на разнотравно-хвощово-сфагновом болоте (ЦП 1) и травянистом бечевнике у подножия скалы Поясоватая (ЦП 2). ЦП 1 – небольшая, около 30 растений на 16 м². ЦП 2 насчитывает около 200 особей при средней плотности размещения 2,7 экз. на 1 м². Онтогенетические спектры исследованных ЦП – полночленные, с максимумом на генеративных растениях (табл.). Это характерно для вида и связано с более длительным нахождением растений в данной фазе онтогенеза и как следствие – накоплением их в ЦП. В ЦП 1 часть генеративных растений (6,7 %) повреждены заморозками. Высота растений *D. fuchsii* 30–33 см, на каждое приходится 2–4 листа, нижний 6–9 см длиной и 1,9–2,5 см шириной, второй снизу – 7–10 см длиной и около 1,5 см шириной.

Epipactis atrorubens – евразийский вид, относящийся к короткокорневищной жизненной форме. В Республике Коми находится

на северной границе своего ареала, встречается на выходах карбонатных пород на территории двух горных систем региона – Тиманского кряжа и Урала [Kirillov, Kirillova, 2019]. Включен в Красную книгу Республики Коми [2019]. На исследуемой территории вид широко распространен, отмечен нами на всех выходах известняков (рис. 4).

Обследовано 8 ЦП вида (рис. 4). ЦП небольшие – 50–200 побегов при средней плотности размещения 2,3–4,9 экз. на 1 м². В целом ЦП в 50–150 побегов характерны для этого вида по всей России [Блинова, 2009]. Онтогенетические спектры обследованных ЦП правосторонние, с преобладанием взрослых вегетативных и генеративных побегов (табл.). Это связано с большей длительностью данных онтогенетических периодов и вегетативным размножением генеративных побегов, в результате которого из почек возобновления развиваются побеги с признаками уже взрослых растений [Вахрамеева и др., 1997]. В трех ЦП (2, 5 и 7) ювенильные побеги отсутствуют, что может быть связано со спецификой указанных экотопов (каменистые незакрепленные осыпи) и подвижностью субстрата. В остальных ЦП они присутствуют, что свидетельствует о наличии в них и семенного возобновления.

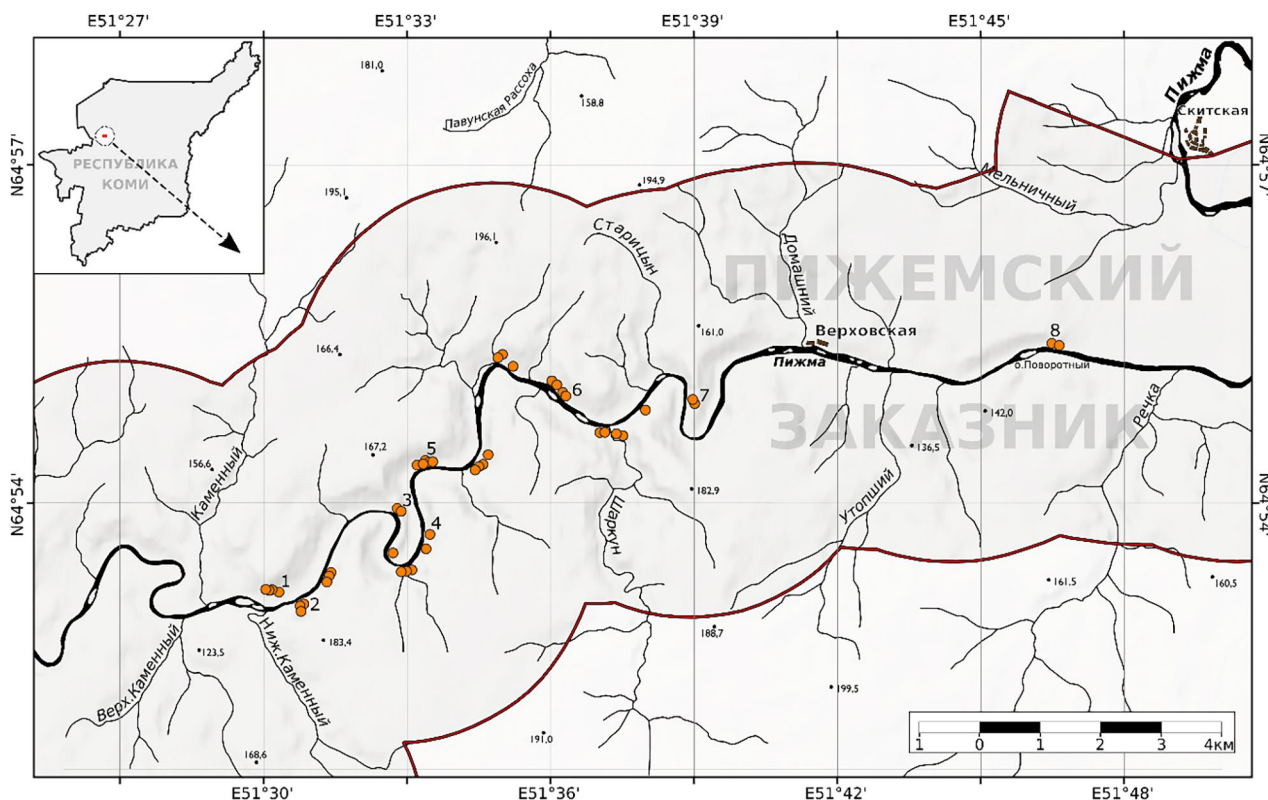


Рис. 4. Распространение *Epipactis atrorubens* в бассейне среднего течения р. Печорская Пижма
Fig. 4. Distribution of *Epipactis atrorubens* in the middle reaches of the Pechorskaya Pizhma River basin

В шести из восьми обследованных ЦП отмечено повреждение генеративных побегов (от 3,3 до 29 %) (табл.). Цветочные почки этого вида в Республике Коми формируются в конце августа – начале сентября, в это же время отмечены и первые заморозки. Период с конца августа до начала октября наиболее губителен по воздействию низких температур, так как в это время почки с цветочными зачатками, из которых разовьются новые побеги на следующий год, уже находятся над землей. Ранние осенние заморозки приводят к тому, что на следующий год развиваются побеги с мертвыми рудиментарными цветками.

Средняя высота растений на Среднем Тимане составляет 30 см. На каждое растение приходится 3–7 листьев 3–5 см длиной и 2,7–2,9 см шириной. Цветки темно-пурпурные, собраны в однобокую кисть длиной около 10 см, состоящую из 14 (до 33) цветков.

Gymnadenia conopsea – бореальный евразийский вид. Vegetативный однолетник с пальчатораздельным стеблекорневым тубероидом. В Республике Коми находится на северной границе ареала, чаще встречается в южных и юго-западных районах региона [Мартыненко, 1976], включен в приложение к Красной книге Респуб-

лики Коми [2019]. На территории среднего течения р. Печорская Пижма – довольно обычный вид (рис. 5). Произрастает в основном на выходах известняков и у их подножий на травянистых бечевниках, реже встречается на болотах.

Нами обследовано шесть ЦП этого вида (табл.). ЦП довольно крупные – несколько сот растений со средней плотностью размещения 3,4–16 экз. на 1 м². ЦП полночленные, в большинстве ЦП преобладают взрослые вегетативные и генеративные побеги (табл.), что характерно для этого вида. Только в ЦП 4 и 6, расположенных на бечевниках, максимум приходится на молодые растения (ювенильные и имматурные особи в сумме составляют более 56 %). Вероятно, здесь складываются наиболее благоприятные условия для семенного возобновления.

Генеративные растения *G. conopsea* в изученных нами ЦП – 24–30 см высотой, с 3–4 линейно-ланцетными листьями длиной 6–10 см и шириной 0,6–0,9 см. Соцветие – густой многоцветковый колос длиной 6–10 см из 21–30 (до 45) цветков.

Listera cordata – голарктический бореальный вид, относящийся к длиннокорневищной факультативно-корнеотпрысковой жизненной

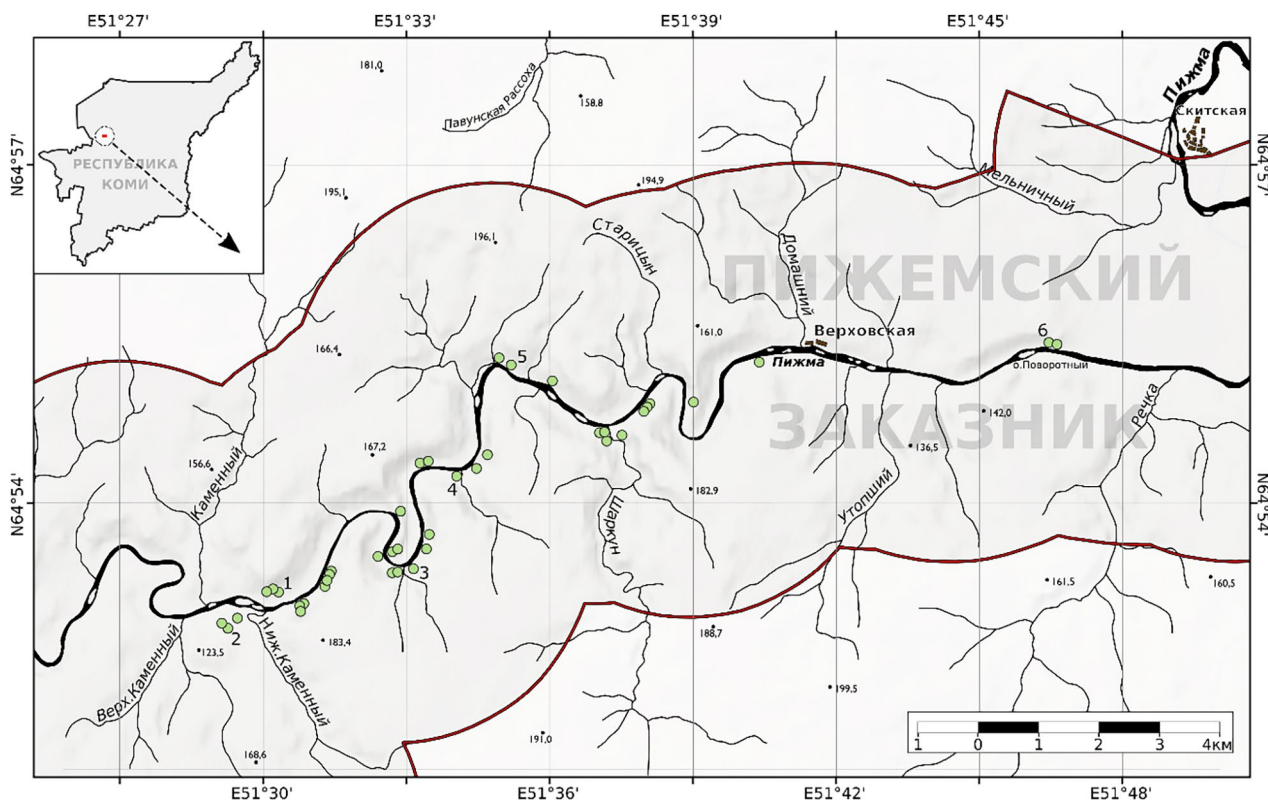


Рис. 5. Распространение *Gymnadenia conopsea* в бассейне среднего течения р. Печорская Пижма
Fig. 5. Distribution of *Gymnadenia conopsea* in the middle reaches of the Pechorskaya Pizhma River basin

форме. На территории заказника выявлено два местонахождения вида: в сосняках лишайниково-зеленомошных на выходах известняков в устье руч. Шаркун и на скале Кременная (рис. 1). ЦП небольшие – от единичных особей до нескольких десятков растений.

Listera ovata – евразийский бореально-неморальный вид, относящийся к короткокорневищной жизненной форме. Приводится нами для территории заказника «Пижемский» впервые. Выявлено четыре местонахождения вида (рис. 1).

Исследована одна ЦП вида на правом берегу р. Печорская Пижма, в 1 км ниже дер. Верховской, на разнотравно-хвощово-сфагновом болоте. ЦП довольно крупная, средняя плотность размещения 2,8 экз. на 1 м². Онтогенетический спектр – нормальный, полночленный, с преобладанием взрослых (вегетативных и генеративных) растений (табл.). Он соответствует базовому спектру вида [Вахрамеева и др., 2014]. Присутствие ювенильных особей в ЦП *L. ovata* свидетельствует о довольно благоприятных условиях для семенного возобновления на данной территории.

Средняя высота генеративных растений в исследованной ЦП составляет 33 см. Два листа длиной 8 см и около 5 см шириной. Соцветие – рыхлая кисть длиной 13 см, состоящая из 24 (4–45) зеленовато-желтоватых цветков.

Заключение

В ходе экспедиционных работ на территории среднего течения р. Печорская Пижма (комплексный заказник «Пижемский») выявлены местонахождения девяти видов сем. *Orchidaceae*, один из которых охраняется на федеральном уровне, пять подлежат региональной охране. *Listera ovata* приводится для этой территории впервые. Большинство изученных ценопопуляций орхидных приурочены к выходам известняков в долине р. Печорская Пижма. Наши исследования показали, что орхидные достаточно хорошо адаптированы к условиям Среднего Тимана, о чем свидетельствует довольно высокая численность их ценопопуляций, успешное самоподдержание и соответствие онтогенетических спектров их биологическим особенностям. Основным отрицательным фактором, ограничивающим репродукцию орхидных, является короткий вегетационный период. Заморозки в начале лета повреждают бутоны, особенно у раннецветущих видов. У *Cypripedium calceolus* и *C. guttatum* отмечены поврежденные генеративные побеги (от 7,9 до 97,4 %) во всех изученных ценопопуляциях.

Заморозки в конце лета приводят к появлению поврежденных генеративных побегов у *Epiras-tis atrorubens*.

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А19-119011790022-1.

Литература

- Алисов Б. П. Климат СССР. М.: Высшая школа, 1969. 104 с.
- Атлас Коми АССР / Отв. ред. С. В. Калесник. М.: ГУГК, 1964. 112 с.
- Биологическое разнообразие особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Вып. 4: Охраняемые природные комплексы Тимана (часть III). Комплексный заказник «Пижемский» / Отв. ред. С. В. Дегтева. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2011. 176 с.
- Блинова И. В. Особенности онтогенеза некоторых корнеклубневых орхидных (*Orchidaceae*) Крайнего Севера // Ботанический журнал. 1998. Т. 83, № 1. С. 85–94.
- Блинова И. В. Численность популяций орхидных и их динамика на северном пределе распространения в Европе // Ботанический журнал. 2009. Т. 94, № 2. С. 212–240.
- Вахрамеева М. Г. Род Пальчатокоренник // Биологическая флора Московской области. М.: Гриф и К, 2000. Вып. 14. С. 55–86.
- Вахрамеева М. Г., Блинова И. В., Богомолова Т. И., Жирнова Т. В. Пололепестник зеленый // Биологическая флора Московской области. М.: Гриф и К, 2003. Вып. 15. С. 62–77.
- Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Баталов А. Е., Тимченко И. А., Богомолова Т. И. Род Дремлик // Биологическая флора Московской области. М.: Полиэкс, 1997. Вып. 13. С. 50–87.
- Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В., Никитина С. В. Особенности структуры ценопопуляций видов семейства орхидных // Популяционная экология растений. М.: Наука, 1987. С. 147–150.
- Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2014. 437 с.
- Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская книга, 2013. 439 с.
- Кириллова И. А., Кириллов Д. В. Влияние условий освещения на репродуктивный успех *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*, *Liliopsida*) // Поволжский экол. журн. 2018. № 3. С. 259–273. doi: 10.18500/1684-7318-2018-3-259-273
- Кириллова И. А., Пестов С. В., Кириллов Д. В. Репродуктивная биология *Cypripedium guttatum* Sw. (*Orchidaceae*, *Monocotyledones*) на северной границе ареала // Поволжский экол. журн. 2017. № 2. С. 117–127. doi: 10.18500/1684-7318-2017-2-117-127
- Кириллова И. А., Тетерюк Л. В., Пестов С. В., Кириллов Д. В. Репродуктивная биология *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*) на европейском северо-

востоке России // Ботанический журнал. 2012. № 12. С. 1516–1532.

Красная книга Республики Коми. Сыктывкар: Коми республик. тип., 2019. 768 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. 855 с.

Мартыненко В. А. Сем. Orchidaceae Juss. – Ятрышниковые // Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 118–133.

Татаренко И. В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 207 с.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / Отв. ред. А. А. Уранов, Т. И. Серебрякова. М.: Наука, 1976. 217 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Отв. ред. Т. И. Серебрякова, Т. Г. Соколова. М.: Наука, 1988. 131 с.

Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения) / Отв. ред. Т. И. Серебрякова. М.: Наука, 1977. 182 с.

Aymerich P. Estatus de l'orquidia *Cypripedium calceolus* L. a Catalunya // Butll. Inst. Catalana Hist. 2001. Vol. 69. P. 25–36.

Chase M. W., Cameron K. M., Freudenstein J. V., Pridgeon A. M., Salazar G., Van den Berg C., Schuiteman A. An updated classification of Orchidaceae // Bot. J. Linn. Soc. 2015. Vol. 177. P. 151–174. doi: 10.1111/boj.12234

Fay M. F. Orchid conservation: how can we meet the challenges in the twenty-first century? // Bot. Stud. 2018. Vol. 59, no. 1. P. 16. doi: 10.1186/s40529-018-0232-z

Fay M. F., Pailler T., Dixon K. W. Orchid conservation: making the links // Annals Bot. 2015. Vol. 116. P. 377–379. doi: 10.1093/aob/mcv142

Gale S. W., Fischer G. A., Cribb P. J., Fay M. F. Orchid conservation: bridging the gap between science and practice // Bot. J. Linn. Soc. 2018. Vol. 186. P. 425–434. doi: 10.1093/botlinnean/boy003

García M. B., Goñi D., Guzmán D. Living at the edge: local versus positional factors in the long-term population dynamics of an endangered orchid // Conserv. Biol. 2010. Vol. 24, no. 5. P. 1219–1229. doi: 10.1111/j.1523-1739.2010.01466.x

Kirillov D., Kirillova I. *Cypripedium calceolus* in the Komi Republic / Inst. Biol. Komi Sci. Centre Ural Br. RAS. Occurrence dataset. 2018. doi: 10.15468/2tvr0w

Kirillov D., Kirillova I. *Cypripedium guttatum* Sw. in the Komi Republic / Inst. Biol. Komi Sci. Centre Ural Br. RAS. Occurrence dataset. 2019a. doi: 10.15468/pdjzui

Kirillov D., Kirillova I. The Genus *Epipactis* Zinn (Orchidaceae) in the Komi Republic / Inst. Biol. Komi Sci. Centre Ural Br. RAS. Occurrence dataset. 2019b. doi: 10.15468/dnuqwf

Kull T. Fruit-set and recruitment in populations of *Cypripedium calceolus* L. in Estonia // Bot. J. Linn. Soc. 1998. Vol. 126. P. 27–38. doi: 10.1111/j.1095-8339.1998.tb02513.x

Swarts N. D., Dixon K. W. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction // Annals Bot. 2009. Vol. 104, no. 3. P. 543–556. doi: 10.1093/aob/mcp025

Поступила в редакцию 31.10.2020

References

Alisov B. P. Klimat SSSR [Climate in the USSR]. Moscow: Vysshaya shkola, 1969. 104 p.

Atlas Komi ASSR [Atlas of the Komi Autonomous Soviet Socialist Republic]. Ed. S. V. Kalesnik. Moscow: GUGK, 1964. 112 p.

Biologicheskoe raznoobrazie osobo okhranyaemykh prirodnnykh territorii Respubliki Komi. Vyp. 4: Okhranyaemye prirodnye komplekсы Timana (chast' III). Kompleksnyi zakaznik "Pizhetskii" [Biological diversity of the specially protected natural territories of the Komi Republic. Vol. 4. Protected natural complexes of Timan (part III). Pizhetsky Complex Nature Reserve]. Ed. S. V. Degteva. Syktyvkar: Komi NTs UrO RAN, 2011. 176 p.

Blinova I. V. Chislennost' populyatsii orkhidnykh i ikh dinamika na severnom predele rasprostraneniya v Evrope [Number of individuals and dynamics of orchid populations at the northern limit of their distribution in Europe]. Bot. zhurn. [Bot. J.]. 2009. Vol. 94, no. 2. P. 212–240.

Blinova I. V. Osobennosti ontogeneza nekotorykh korneklubnykh orkhidnykh (Orchidaceae) Krainego Severa [Specific features of the ontogeny in some root-tuber orchids (Orchidaceae) in the Extreme North]. Bot. zhurn. [Bot. J.]. 1998. Vol. 83, no. 1. P. 85–94.

Kirillova I. A., Kirillov D. V. Vliyanie uslovii osveshcheniya na reproduktivnyi uspekх *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae, Liliopsida) [Effect of lighting conditions on the reproductive success of *Cypripedium calceolus*

L. (Orchidaceae, Liliopsida)]. Povolzhskii ecol. zhurn. [Povolzhskiy J. Ecol.]. 2018. Vol. 3. P. 259–273. doi: 10.18500/1684-7318-2018-3-259-273

Kirillova I. A., Pestov S. V., Kirillov D. V. Reprodukativnaya biologiya *Cypripedium guttatum* Sw. (Orchidaceae, Monocotyledones) na severnoi granitse areala [Reproductive biology of *Cypripedium guttatum* Sw. (Orchidaceae, Monocotyledones) at the northern border of its habitat]. Povolzhskii ecol. zhurn. [Povolzhskiy J. Ecol.]. 2017. Vol. 2. P. 117–127. doi: 10.18500/1684-7318-2017-2-117-127

Kirillova I. A., Teteryuk L. V., Pestov S. V., Kirillov D. V. Reprodukativnaya biologiya *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) na evropeiskom severo-vostoке Rossii [Reproduction biology of *Cypripedium calceolus* L. (Orchidaceae) in the European North-East of Russia]. Bot. zhurn. [Bot. J.]. 2012. Vol. 12. P. 1516–1532.

Krasnaya kniga Respubliki Komi [Red Date Book of the Komi Republic]. Ed. S. V. Degteva. Syktyvkar: Komi respubl. tip., 2019. 768 p.

Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii (rasteniya i griby) [Red Date Book of Russian Federation]. Moscow: KMK, 2008. 855 p.

Martynenko V. A. Сем. Orchidaceae Juss. – Ятрышниковые [Family Orchidaceae Juss.]. Flora Severo-Vostoka evropeiskoi chasti SSSR [Flora of the North-East of the European part of the USSR]. Leningrad, 1976. Vol. 2. P. 118–133.

Tatarenko I. V. Orkhidnye Rossii: zhiznennye formy, biologiya, voprosy okhrany [Orchids of Russia: life forms, biology, and strategy of preservation]. Moscow: Argus, 1996. 207 p.

Tsenopopulyatsii rastenii (oчерki populyatsionnoi biologii) [Coenopopulations of plants (essays on population biology)]. Eds. T. I. Serebryakova, T. G. Sokolova. Moscow: Nauka, 1988. 131 p.

Tsenopopulyatsii rastenii (osnovnye ponyatiya i struktura) [Coenopopulations of plants (basic concepts and structure)]. Eds. A. A. Uranov, T. I. Serebryakova. Moscow: Nauka, 1976. 217 p.

Tsenopopulyatsii rastenii (razvitie i vzaimootnosheniya) [Coenopopulations of plants (development and relationships)]. Ed. T. I. Serebryakova. Moscow: Nauka, 1977. 182 p.

Vakhrameeva M. G. Rod Pal'chatokorennik [Dactylorhiza Juss.]. *Biol. flora Moskovskoi obl.* [Biol. Flora of the Moscow Region]. Moscow: Grif i K, 2000. Vol. 14. P. 55–86.

Vakhrameeva M. G., Blinova I. V., Bogomolova T. I., Zhirnova T. V. Pololepestnik zelenyi [Coeloglossum viride]. *Biol. flora Moskovskoi obl.* [Biol. Flora of the Moscow Region]. Moscow: Grif i K, 2003. Vol. 15. P. 62–77.

Vakhrameeva M. G., Denisova L. V., Nikitina S. V. Osobennosti struktury tsenopopulyatsii vidov semeistva orkhidnykh [Features of the structure of coenopopulations of species of the Orchidaceae]. *Populyatsionnaya ekol. rastenii* [Population ecol. of plants]. Moscow: Nauka, 1987. P. 147–150.

Vakhrameeva M. G., Varlygina T. I., Batalov A. E., Timchenko I. A., Bogomolova T. I. Rod Dremlik [Epipactis Zinn.]. *Biol. flora Moskovskoi obl.* [Biol. Flora of the Moscow Region]. Moscow: Poliex, 1997. Vol. 13. P. 50–87.

Vakhrameeva M. G., Varlygina T. I., Tatarenko I. V. Orhidnye Rossii (biologiya, ekologiya i okhrana) [Orchids of Russia (biology, ecology, and conservation)]. Moscow: KMK, 2014. 437 p.

Zlobin Yu. A., Sklyar V. G., Klimenko A. A. Populyatsii redkikh vidov rastenii: teoreticheskie osnovy i metodika izucheniya [Populations of rare plant species: theoretical foundations and methods of study]. Sumy: Universitetskaya kniga, 2013. 439 p.

Aymerich P. Estatus de l'orquídia *Cypripedium calceolus* L. a Catalunya. *Butll. Inst. Catalana Hist.* 2001. Vol. 69. P. 25–36.

Chase M. W., Cameron K. M., Freudenstein J. V., Pridgeon A. M., Salazar G., Van den Berg C., Schuiteman A. An updated classification of Orchidaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 2015. Vol. 177. P. 151–174. doi: 10.1111/boj.12234

Fay M. F. Orchid conservation: how can we meet the challenges in the twenty-first century? *Bot. Stud.* 2018. Vol. 59, no. 1. P. 16. doi: 10.1186/s40529-018-0232-z

Fay M. F., Paillet T., Dixon K. W. Orchid conservation: making the links. *Annals Bot.* 2015. Vol. 116. P. 377–379. doi: 10.1093/aob/mcv142

Gale S. W., Fischer G. A., Cribb P. J., Fay M. F. Orchid conservation: bridging the gap between science and practice. *Bot. J. Linn. Soc.* 2018. Vol. 186. P. 425–434. doi: 10.1093/botlinnean/boy003

García M. B., Goñi D., Guzmán D. Living at the edge: local versus positional factors in the long-term population dynamics of an endangered orchid. *Conserv. Biol.* 2010. Vol. 24, no. 5. P. 1219–1229. doi: 10.1111/j.1523-1739.2010.01466.x

Kirillov D., Kirillova I. *Cypripedium calceolus* in the Komi Republic. Inst. Biol. Komi Sci. Centre Ural Br. RAS. Occurrence dataset. 2018. doi: 10.15468/2tvr0w

Kirillov D., Kirillova I. *Cypripedium guttatum* Sw. in the Komi Republic. Inst. Biol. Komi Sci. Centre Ural Br. RAS. Occurrence dataset. 2019a. doi: 10.15468/pdjzui

Kirillov D., Kirillova I. The Genus *Epipactis* Zinn (Orchidaceae) in the Komi Republic. Inst. Biol. Komi Sci. Centre Ural Br. RAS. Occurrence dataset. 2019b. doi: 10.15468/dnuqwf

Kull T. Fruit-set and recruitment in populations of *Cypripedium calceolus* L. in Estonia. *Bot. J. Linn. Soc.* 1998. Vol. 126. P. 27–38. doi: 10.1111/j.1095-8339.1998.tb02513.x

Swarts N. D., Dixon K. W. Terrestrial orchid conservation in the age of extinction. *Annals Bot.* 2009. Vol. 104, no. 3. P. 543–556. doi: 10.1093/aob/mcp025

Received October 31, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Кириллова Ирина Анатольевна

научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения РАН
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, Республика Коми,
Россия, 167982
эл. почта: kirillova_orchid@mail.ru
тел.: 89121700534

Кириллов Дмитрий Валерьевич

научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Коми научного центра Уральского
отделения РАН
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, Республика Коми,
Россия, 167982
эл. почта: kirdimka@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Kirillova, Irina

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

Kirillov, Dmitry

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

УДК 574. 587 (925. 11)

ИЗУЧЕННОСТЬ МАКРОЗООБЕНТОСА БАССЕЙНА ВЕРХНЕЙ ОБИ

О. Н. Вдовина, Л. В. Яныгина, Д. М. Безматерных

Институт водных и экологических проблем СО РАН, Барнаул, Россия

Приведен обзор исследований макробеспозвоночных водоемов и водотоков бассейна Верхней Оби (юг Западной Сибири). Выделены основные периоды изучения зообентоса в зависимости от объема и целей проведенных работ. Исследования были направлены на определение таксономического разнообразия, количественных показателей и условий формирования донных сообществ под влиянием природных и антропогенных факторов. В изучении зообентоса Верхней Оби отмечено четыре периода: до 1925 г., с 1925 по 1977 г., с 1977 по 1995 г., с 1995 г. по настоящее время. В первый период исследования в основном носили рекогносцировочный характер и касались прежде всего выявления видового состава обитателей водных экосистем. Второй период отличается от предыдущего хорошо организованными экспедициями групп ученых, к концу этого периода были накоплены общие сведения о гидрологии и биологии основных бассейнов рек и наиболее важных озер Верхней Оби, а также начато углубленное изучение экологии, биомассы и сезонной динамики донных беспозвоночных. Третий период ознаменован строительством гидротехнических сооружений, основная масса исследований касалась изучения реакции донных беспозвоночных на изменения среды обитания. На современном этапе (четвертый период) продолжены исследования крупных водных объектов Верхней Оби, происходило существенное расширение спектра исследований, на передний план выходят исследования донных сообществ локальных территорий. Большое внимание уделяется определению экологического состояния окружающей среды по характеристикам донных беспозвоночных. Значительные размеры водосборного бассейна Верхней Оби, труднодоступность некоторых его участков обуславливают ощутимую разницу уровня гидробиологических исследований отдельных частей бассейна.

Ключевые слова: водные беспозвоночные; зообентос; изученность; Верхняя Обь; Западная Сибирь; реки; озера; водохранилища.

O. N. Vdovina, L. V. Yanygina, D. M. Bezmaternykh. STUDIES OF MACROZOOBENTHOS IN THE UPPER OB RIVER CATCHMENT

The paper presents a review of studies of macroinvertebrates dwelling in waterbodies and watercourses of the Upper Ob catchment (southern part of West Siberia). Major periods of zoobenthos studies were distinguished depending on the scope and goals of the activities performed. Studies have focused on determining the taxonomic diversity, quantitative indicators and conditions for the formation of benthic communities influenced by natural and anthropogenic factors. Studies of the Upper Ob zoobenthos fall in four periods: before 1925, 1925–1977, 1977–1995, and since 1995 onwards. In the first period, the research was mainly of a reconnaissance nature, aiming to identify the species composition of aquatic ecosystem inhabitants. The second period differed from the previous one in having well-organized scientific expeditions. During that period, general in-

formation on the hydrology and biology of key river catchments and lakes of the Upper Ob was gathered, and an in-depth study of the ecology, biomass and seasonal dynamics of benthic invertebrates began. The third period was marked by the construction of hydraulic engineering facilities, wherefore research mostly concentrated on studying benthic invertebrates' response to changes in their habitat. In the ongoing (fourth) period, studies of large waterbodies in the Upper Ob catchment continue, the amount and spectrum of research has broadened, with studies of local benthic communities moving to the foreground. Much attention is given to the state of the environment as indicated by characteristics of benthic invertebrates. Because of the large size of the Upper Ob catchment and inaccessibility of some sites, the level of hydrobiological research is highly variable across the catchment.

Key words: aquatic invertebrates; zoobenthos; level of knowledge; Upper Ob; West Siberia; rivers; lakes; storage reservoirs.

Введение

Обь – одна из крупнейших рек на Земле, вместе с Катунью имеет протяженность 4338 км, площадь бассейна – 2990 тыс. км². Она занимает первое место в России по водосборной площади и третье по водному стоку. Средний расход Оби в верхнем течении (у г. Барнаула) составляет 1,46 тыс. м³/с, но он подвержен значительным колебаниям по сезонам и годам: минимальный зарегистрированный расход – 162 м³/с, максимальный – 12,6 тыс. м³/с [География..., 2016].

Традиционно реку Обь принято подразделять на три участка: Верхняя Обь (от слияния Бии и Катуни до устья Томи), Средняя Обь (от устья Томи до устья Иртыша) и Нижняя Обь (от устья Иртыша до Обской губы) [Жадин, Герд, 1961]. Особенности формирования и функционирования экосистем водотоков и водоемов бассейна Верхней Оби обусловлены высоким разнообразием природных условий и характером антропогенной деятельности на этой обширной территории на юге Западной Сибири, включающей Республику Алтай, Алтайский край, частично Кемеровскую и Новосибирскую области. Верхняя Обь включает горный и равнинный участки. Горный участок характеризуется наличием быстротекущих рек и ручьев и нескольких больших озер, питающих полноводные реки предгорий. Только после впадения р. Алей Обь принимает черты полноводной равнинной реки.

Исследования таксономического разнообразия биоценозов текучих и стоячих вод бассейна Верхней Оби начались в еще в XVIII веке [Иоганзен, 1968]. Особое внимание на этот участок исследователи-гидробиологи обратили в начале XX века, когда развитие промышленности и сельского хозяйства повлекло за собой рост потребности в питьевой и технической воде, что послужило толчком к исследованию реки в целом.

Но несмотря на посвященный этому значительный период, степень изученности гидрофауны водоемов бассейна Верхней Оби ощутимо различается. Чаще всего подобные сведения для малых водоемов вообще отсутствуют, по многим другим имеются лишь отрывочные рекогносцировочные данные, лучше изучена фауна донных беспозвоночных Телецкого озера и Новосибирского водохранилища.

В исследовании донных сообществ бассейна Верхней Оби можно условно выделить четыре основных периода: до 1925 г., с 1925 по 1977 г., с 1977 по 1995 г., с 1995 г. по настоящее время.

В первый период (до 1925 г.) исследования в основном носили рекогносцировочный характер и касались прежде всего выявления видового состава обитателей водных экосистем. В 1829 г. в водоемах окрестностей г. Барнаула проведен отбор зоологического материала барнаульским врачом и естествоиспытателем Ф. А. Геблером [Gebler, 1829a, b], а также немецким зоологом К. Г. Эренбергом в составе экспедиции А. фон Гумбольдта. Сборы Эренберга и часть коллекции Геблера в настоящее время хранятся в фондах Зоологического института [Винарский, 2010]. В 1851 году А. Ф. Миддендорф по итогам своих экспедиций 1842–1845 гг. опубликовал первую монографию, посвященную континентальным моллюскам Сибири [Middendorff, 1851]. Большинство опубликованных в этот период работ о фауне водных беспозвоночных животных горных водотоков и водоемов бассейна Верхней Оби касается Телецкого озера, притоков и озер его бассейна [Лепнева, 1935; Липина, 1949; Иоганзен, 1952, 1982] (табл.). Это связано с особым интересом к данному водоему как к одному из глубочайших озер мира, уникальному объекту мирового наследия ЮНЕСКО, источнику чистой пресной воды, а также в свя-

Изученность макрозообентоса водоемов и водотоков бассейна Верхней Оби

State of knowledge of the macrozoobenthos of water bodies and watercourses in the Upper Ob basin

Исследованные водные объекты Investigated water bodies	Период изучения, г. Research period, years	Исследованные параметры Investigated parameters				Примечания Notes	Публикации References
		таксоны, глубина определения taxa, level of identification	био-масса biomas	численность number	прочие other		
Река Бия и бассейн Телецкого озера Biya River and the Lake Teletskoye basin	1901	все, до видов all taxa identified to species	-	-	-	Лимн. Limn.	Игнатов (Ignatov), 1902; Michaelsen, 1903; Мартынов (Martynov), 1929, 1930; Попова (Popova), 1933; Соколов (Sokolov), 1949
	1909	«	-	-	-	«	Бартенев (Bartenev), 1910; Мартынов (Martynov), 1929, 1930; Попова (Popova), 1933; Лепнева (Lepneva), 1949; Соколов (Sokolov), 1949
	1925	«	-	-	-	«	Липина (Lipina), 1926; Лепнева (Lepneva), 1930, 1949; Мартынов (Martynov), 1930
	1928–1934	«	+	+	ЗП, БФ, АБ, ЗГ ZP, AF, BF, ZG	Лимн., описаны новые виды Limn., new species are described	Малевич (Malevich), 1949; Булыгина (Bulygina), 1949; Бронштейн (Bronshstein), 1949; Соколов (Sokolov), 1949; Чернова (Chernova), 1949; Попова (Popova), 1933; Липина (Lipina), 1949; Лепнева (Lepneva), 1949
	1946	моллюски, ручейники, хирономиды, до видов phylum Mollusca, ordo Trichoptera, familia Chironomidae identified to species	+	+	-	Бассейн р. Чулышман River basin Chulyshman	Иоганзен (Ioganzhen), 1950а, б, 1952; Гундризер (Gundrizher), 1950; Лепнева (Lepneva), 1950б; Круглова (Kruglova), 1950а, б

Продолжение табл.

Table (continued)

Исследованные водные объекты Investigated water bodies	Период изучения, г. Research period, years	Исследованные параметры Investigated parameters				Примечания Notes	Публикации References
		таксоны, глубина определения taxa, level of identification	био-масса biomas	численность number	прочие other		
	1971–1975	веснянки, до видов ordo Plecoptera identified to species	-	-	АБ, БФ AF, BF	Исследованы бассейн Телецкого озера, р. Бия The basin of Lake Teletskoye, the river Biya was investigated	Запекина-Дулькейт (Zapekina-Dul'keit), 1977; Запекина-Дулькейт, Дулькейт (Zapekina-Dul'keit, Dul'keit), 1980
	Обобщение на весь период исследований Generalization for the entire research period	хируномиды, до видов familia Chironomidae identified to species	+	+	-		Рузанова (Ruzanova), 1984, 1986
	?	олигохеты, пиявки до видов classis Oligochaeta, classis Hirudinea identified to species	+	+	-	-	Залозный (Zaloznyi), 1984; Залозный, Крылова (Zaloznyi, Krylova), 1996
	С 1992 по настоящее время From 1992 to the present	все, до видов all taxa identified to species	+	+	ЗП, БФ, АБ, К, Н, Ко; ПР ZP, BF, AF, K, H, Ko, SpD	Лимн., Лаборатория водной экологии ИВЭП СО РАН, исследованы бассейн Телецкого озера и р. Бия Limn., Laboratory of Aquatic Ecology Institute for Water and Environmental Problems Organization Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences investigated the basin of Lake Teletskoy and the Biya River	Крылова (Krylova), 1998, 2004, 2007; Руднева (Rudneva), 2000; Руднева и др. (Rudneva et al.), 1997; Ковешников, Крылова (Koveshnikov, Krylova), 2002, 2004, 2005; Яныгина и др. (Yanygina et al.), 2005, 2007; Зарубина и др. (Zarubina et al.), 2005, 2006, 2007; Яныгина (Yanygina), 2011, 2013; Yanygina, 2013
Бассейн р. Катунь The basin of the Katun River	1932–1933	все, до крупных таксонов macroinvertebrates identified to large taxa	-	-	-	Лимн., озера Катунских Альп Limn. Katun Alps Lakes	Алекин (Alekin), 1935; Жинкин (Zhinkin), 1935
	1933	ручейники, до видов ordo Trichoptera identified to species	-	-	-		Лепнева (Lepneva), 1935

Продолжение табл.

Table (continued)

Исследованные водные объекты Investigated water bodies	Период изучения, г. Research period, years	Исследованные параметры Investigated parameters				Примечания Notes	Публикации References
		таксоны, глубина определения taxa, level of identification	био-масса biomas	численность number	прочие other		
	1936–1949	все, до крупных таксонов, доминанты до видов macroinvertebrates identified to large taxa dominants identified to species	+	+	-		Романова (Romanova), 1963
	Обобщение на весь период исследований Generalization for the entire research period	хируномиды, до видов familia Chironomidae identified to species	+	+	-		Рузанова (Ruzanova), 1984, 1986
	1989–1990	«	-	-	-		Макарченко, Руднева (Makarchenko, Rudneva), 1994
	1989–1992	все, до видов all taxa identified to species	+	+	TBI		Руднева (Rudneva), 1993, 1995
	1993–1996	«	-	-	-		Мисейко, Ковешников (Miseiko, Koveshnikov), 1998
	1989, 1990, 2008, 2009	«	+	+	TBI, BMWP, ASPT, FBI, EPT, TM (HM)		Яныгина (Yanygina), 2017
Бассейн р. Чарыш The basin of the Charysh River	1936–1949	все, до крупных таксонов, доминанты до видов macroinvertebrates identified to large taxa dominants identified to species	+	+	-		Романова (Romanova), 1963
	1995, 1999–2001	все, до видов all taxa identified to species	+	+	K, Ko, TBI, S		Мисейко (Miseiko), 2003
	2007	«	+	+	-		Яныгина (Yanygina), 20106

Продолжение табл.

Table (continued)

Исследованные водные объекты Investigated water bodies	Период изучения, г. Research period, years	Исследованные параметры Investigated parameters				Примечания Notes	Публикации References
		таксоны, глубина определения taxa, level of identification	био-масса biomas	численность number	прочие other		
Среднегорные и высокогорные озера Верхней Оби Mid-mountain and high-mountain lakes of the Upper Ob	1999–2001	все, до крупных таксонов macroinvertebrates identified to large taxa	+	+	-	Озера Кара-Кудюрской и Чибитской систем, оз. Джулукуль и водоемы плато Укок Lakes of the Kara-Kudyr and Chibit systems, lake Dzhulukul, and reservoirs of the Ukok plateau	Попов и др. (Popov et al.), 2003
	2007	все, до видов all taxa identified to species	+	+	ЗГ (ZG), Ко, Н, ТБИ	Озера бассейна р. Чульча Lakes of the river basin Chulcha	Яныгина, Крылова (Yanygina, Krylova), 2008
	1998	олигохеты, до видов classis Oligochaeta, identified to species	+	+	-	Озера плато Укок, Джулукульской котловины, бассейнов рек Чульча, Башкаус, Боскон, Чири, литораль Телецкого озера Lakes of the Ukok Plateau, the Dzhulukul Basin, and the river basins of Chulcha, Bashkaus, Boscon, Chiri, littoral of Lake Teletskoye	Крылова (Krylova), 2003, 2016
	2018	все, до видов all taxa identified to species	+	+	Т	Лимн., исследовано 11 озер плато Укок и Чуйской степи Limn., 11 lakes of the Ukok plateau and Chui steppe were investigated	Вдовина, Безматерных (Vdovina, Bezmaternykh), 2019
Новосибирское водохранилище Novosibirsk reservoir	1952	все, до крупных таксонов macroinvertebrates identified to large taxa	+	+	-		Иоганзен, Петкевич (Iogansen, Petkevich), 1957
	1957–1972	«	+	+	-	Большое внимание уделено изучению малакофауны Much attention is paid to the study of malacofauna	Благовидова (Blagovidova), 1969а, б, 1976

Продолжение табл.

Table (continued)

Исследованные водные объекты Investigated water bodies	Период изучения, г. Research period, years	Исследованные параметры Investigated parameters				Примечания Notes	Публикации References
		таксоны, глубина определения taxa, level of identification	био-масса biomas	численность number	прочие other		
	Периодически с 1978 г., обсохших мелководий в 2005, 2008, 2009 и 2012 Studied periodically since 1978, dry shallow waters in 2005, 2008, 2009 and 2012	все, до видов all taxa identified to species	+	+	АФ AF		Визер (Vizer), 2006, 2011, 2017
	1995–2000	«	+	+	Ко		Померанцева, Селезнева (Pomerantseva, Selezneva), 1998; Селезнева (Selezneva), 2001, 2005
	С 2004 по настоящее время From 2004 to the present	«	+	+	ПР, СД, МД, ЗП, АФ, БФ (SpD, SD, ID, ZP AF, BF), Ко, TBI	Лимн., Лаборатория водной экологии ИВЭП СО РАН Limn., Laboratory of Aquatic Ecology Institute for Water and Environmental Problems Organization Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences	Яныгина (Yanygina), 2011a, б, 2012a; Gorgulenko, Yanygina, 2014; Yanygina, 2011, 2012, 2017, 2020
Притоки равнинной части бассейна Tributaries of the plain part of the basin	1936–1949	все, до крупных таксонов, доминанты до видов macroinvertebrates identified to large taxa dominants identified to species	+	+	-	Реки Чумыш, Алей Chumysh and Alei rivers	Романова (Romanova), 1963
	1982–1984	все, до видов all taxa identified to species	+	+	-	Р. Алей Alei River	Мисейко (Miseiko), 1991
	1992	«	+	+	-	Р. Алей Alei River	Кириллов и др. (Kirillov et al.), 1993
	1994–1999	«	+	+	К, Ко, TBI, S	Реки Алей, Барнаулка Alei and Barnaulka rivers	Мисейко (Miseiko), 2003

Окончание табл.
Table (continued)

Исследованные водные объекты Investigated water bodies	Период изучения, г. Research period, years	Исследованные параметры Investigated parameters				Примечания Notes	Публикации References
		таксоны, глубина определения taxa, level of identification	био-масса biomas	численность number	прочие other		
	1996–2003	«	+	+	ТМ, ЗГ (НМ, ZG), Ко, TBI, S	Бассейны рек Барнаулки, Большой Черемшанки и нижнего течения Чумыша River basins of Barnaulka, Bolshaya Cheremshanka and lower currents Chumysh	Безматерных (Bezmaternykh), 2008
	2008	«	+	+	Ко, Н	Р. Чумыш River Chumysh	Яныгина (Yanygina), 2010a
Обобщения Generalizations	Обобщение на весь период исследований Generalization for the entire research period	олигохеты, пиявки до видов classis Oligochaeta, classis Hirudinea identified to species	+	+	-	Обобщение по Западной Сибири Generalization in Western Siberia	Залозный, Воробьев (Zaloznyi), 2006
	С середины XX века по настоящее время From the middle of the XX century to the present	все, до видов all taxa identified to species	+	+	-	Обзор истории изучения зообентоса озер A review of the history of the study of zoobenthos lakes	Безматерных, Вдовина (Bezmaternykh, Vdovina), 2017, 2018
	Обобщение на весь период исследований Generalization for the entire research period	все, до крупных таксонов macroinvertebrates identified to large taxa	+	+	-	Водоемы и водотоки Алтайского края Reservoirs and watercourses of the Altai Territory	Водоемы (Vodoemy)..., 1999

Примечания. (?) – период изучения не указан; К – индекс Балушкиной; Ко – олигохетный индекс Goodnight, Whitley; Н – индекс видового разнообразия по Шеннону; S – индекс сапробности Пантле – Букка; TBI – индекс Вудивисса; BMWP – Biological Monitoring Working Party Index; ASPT – Average Score Per Taxon Index; FBI – Family Biotic Index; EPT – количество видов веснянок, поденок и ручейников; ТМ – тяжелые металлы; Лимн. – в составе комплексных лимнологических исследований; ЗГ – зоогеографический анализ; ПР – пространственное распределение; СД – сезонная динамика; МД – межгодовая динамика; ЗП – зооперифитон; АФ – абиотические факторы; БФ – биотические факторы; Т – трофность.

Note. (?) – period of study is not specified; K – Balushkina index; Ko – Goodnight, Whitley oligochaete index; H – Shannon index of species diversity; S – Pantle-Buka saprobity index; TBI – Vudiviss index; BMWP – Biological Monitoring Working Party Index; ASPT – Average Score Per Taxon Index; FBI – Family Biotic Index; EPT – number of species of Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera; HM – heavy metals; Limn. – as part of complex limnological studies; ZG – zoogeographic analysis; SpD – spatial distribution; SD – seasonal dynamics; ID – interannual dynamics; ZP – zoophytes; AF – abiotic factors; BF – biotic factors; T – trophic levels.

зи с возможным строительством гидроузла на р. Бия. В 1901 г. Русское географическое общество, Морское министерство, Военно-топографический отдел Главного штаба, Главное гидрографическое управление, Зоологический музей Академии наук организовали

экспедицию по комплексному исследованию озера. Экспедицией проведена топографическая съемка берегов, составлена карта, изучен гидрологический режим озера, температура, цвет и прозрачность, собран материал по гидрохимии и гидробиологии [Малолетко, 2007].

В 1902 году П. Г. Игнатов и его сотрудники довольно полно охватили различные участки озера бентосными сборами. Материалы П. Г. Игнатова были обработаны А. В. Мартыновым [1929] в части Trichoptera, А. Н. Поповой [1933] – Odonata, W. Michaelsen [1903] – Oligochaeta. Позднее, в 1909 году донную фауну Телецкого озера исследовали томские зоологи А. А. Емельянов и В. В. Хворов. Их сборы обработаны А. Н. Бартеневым [1910] (Odonata), А. В. Мартыновым [1930] (Amphipoda), С. Г. Лепневой [1949] (Trichoptera) и затрагивают фауну прибрежных участков озера в районе пос. Артыбаш, Яйлю, а также устья рек Кыги и Кокши.

Таким образом, на первом этапе основная масса исследований посвящена Телецкому озеру и его притокам, собранный материал дал начало обширным и системным исследованиям.

Второй период (1925–1977 гг.) отличается от предыдущего хорошо организованными экспедициями групп ученых. Первое крупное гидробиологическое исследование Верхней Оби и ее притоков проведено в 1925 г. Государственным гидрологическим институтом [Петкевич, Иоганзен, 1958]. Результаты этих работ были обобщены Н. Н. Липиной [1926], С. Г. Лепневой [1930] и А. В. Мартыновым [1930]. Обширные работы Телецкой экспедиции 1928–1934 гг. под руководством С. Г. Лепневой охватили литораль, сублитораль и профундаль наиболее характерных участков озера, а также его притоки и р. Бия. В статье С. Г. Лепневой [1949] по материалам экспедиции дан систематический обзор донной фауны Телецкого озера и связанных с ним текущих вод. Отмечено 225 видов бентосных организмов, большую часть которых (64 %) составили насекомые. До сих пор данные, полученные Телецкой экспедицией, являются основными для этого региона. По материалам, собранным под руководством С. Г. Лепневой, опубликован ряд работ об основных группах водных беспозвоночных животных. Подведены итоги изучения фауны олигохет Телецкого озера [Малевич, 1949], моллюсков [Булыгина, 1949], ракушковых ракообразных [Бронштейн, 1949], гидрокарин [Соколов, 1949], поденок [Чернова, 1949], стрекоз [Попова, 1933] и хирономид [Липина, 1949]. В работе С. Г. Лепневой [1930] впервые для Сибири дан фаунистико-экологический обзор основных групп донных животных и проведен анализ их распределения в зависимости от глубины, грунта и течения. Позднее были обобщены и данные по бассейну Телецкого озера [Лепнева, 1950а, б, 1966а, б, в; Жильцова, 1976; Запекина-Дулькейт, 1977].

В этот период изучением Телецкого озера занимались также сотрудники Алтайского государственного заповедника и других учреждений. Экспедицией Государственного гидрологического института под руководством О. А. Алекина в 1932–1933 гг. проведена лимнологическая съемка озер Катунских Альп [Алекин, 1935; Жинкин, 1935].

Значительная часть предгорной и равнинной территории Верхней Оби обследована в 1936–1949 годах Г. П. Романовой [1963]. Приведенные ею результаты исследований таксономического состава, численности, биомассы и доминантов зообентоса стали первыми сведениями о макробеспозвоночных для многих притоков Верхней Оби.

Большое внимание гидробиологическим исследованиям водоемов Алтая с 1936 г. уделено кафедрой ихтиологии и гидробиологии Томского университета, а с 60-х годов – НИИ биологии и биофизики этого университета [Иоганзен, 1954]. В 1937 г. кафедрой проведены исследования в бассейнах рек Катунь и Чулышмана, начат цикл пятилетних комплексных исследований водоемов Восточного Алтая (бассейны рек Чульчи и Шавлы) [Иоганзен, 1937, 1950а, б, 1952; Гундризер, 1950; Круглова, 1950а, б].

Значительно расширилось знание о водных экосистемах Верхней Оби (в первую очередь на участке от г. Камень-на-Оби до г. Новосибирска) в 1950-е годы в связи со строительством Новосибирской ГЭС. Новосибирское водохранилище стало объектом исследований на многие годы для специалистов различного профиля, изучающих его как водоем комплексного назначения, в том числе как источник водоснабжения г. Новосибирска, как экосистему и как модельный объект для исследования отдельных экологических сообществ и процессов. В 1952 г. проведены гидробиологические исследования Верхней Оби на участке Барнаул – Новосибирск [Иоганзен, Петкевич, 1957; Пирожников, 1986]. В 1956 г. исследована пойма Верхней Оби перед ее затоплением Новосибирским водохранилищем [Иоганзен, 1982]. В дальнейшем зообентологами ВНИРО (ранее – Госрыбцентр) особое внимание было уделено исследованиям формирования фауны водохранилища [Благовидова, 1969а, б, 1976; Миронова, 1985].

С 1974 г., после регулярных исследований водоемов Русского Алтая лабораторией гидробиологии и рыбоводства НИИ биологии и биофизики при Томском университете, появились современные работы по фауне донных беспозвоночных этого региона. Обширные гидробиологические исследования горных водоемов

были связаны с оценкой кормовой базы при интродукции рыб [Вершинин и др., 1979].

В этот период проведена систематическая инвентаризация основных групп водных организмов. Ценные сведения о систематическом составе и распространении ряда групп водных организмов бассейна Верхней Оби содержатся в работах по отдельным группам зообентоса Н. Н. Липиной [1926, 1949], С. Г. Лепневой [1930, 1950б, 1966а], В. М. Кругловой [1949, 1950а, б], Б. Г. Иоганзен [1952], Н. В. Боровой [1985]. С. Г. Лепневой [1935] приведен также обзор фауны ручейников Катунских Альп, Ю. И. Запекиной-Дулькейт [1955, 1960, 1977] выполнена ревизия веснянок Алтая, описаны новые виды, дана зоогеографическая характеристика видов. Существенный вклад внесли работы С. И. Бобровой [1967], ею определено 39 видов мошек из различных районов Алтая.

К концу этого периода были накоплены общие сведения о гидрологии и биологии основных бассейнов рек и наиболее важных озер Верхней Оби, а также начато углубленное изучение экологии, биомассы и сезонной динамики донных беспозвоночных.

Третий период (1977–1995 гг.). В 1970-е годы в институте «Гидропроект» была разработана схема строительства каскада ГЭС на р. Катунь. В 1977 г. экспедиционный отряд под руководством Е. А. Новикова провел гидро-биологическое обследование зоны сооружения Еландинского водохранилища на р. Катунь [Гундризер и др., 1982]. На этом этапе специалисты нескольких десятков институтов изучали реку Катунь и ее притоки, а также были организованы регулярные комплексные исследования экосистемы Телецкого озера в качестве аналога будущего водохранилища. Реализация проекта сразу же вызвала общественную дискуссию о необходимости строительства ГЭС и экологических последствиях ее создания. Одним из основных аргументов послужило то, что в зону затопления ГЭС попадают месторождения ртути и это вызовет загрязнение водохранилища, Катунь и Оби, сделав воду непригодной для использования. Также указывалось на возможность метилирования ртути, ее миграции и аккумуляции по пищевым цепям. В связи с этим в конце 1980-х – начале 1990-х внимание исследователей было сосредоточено на изучении влияния ртути на состояние водных биоценозов, на особенности накопления ртути гидробионтами различной таксономической принадлежности и ее миграции по трофической цепи. Эти исследования выполнены сотрудниками Института водных и экологических проблем СО РАН (г. Барнаул) в рамках эко-

логической экспертизы проекта строительства гидроузла на р. Катунь. В ходе работ обследованы разнотипные водотоки бассейна Верхней Оби, расположенные в бассейнах рек Катунь, Бии и Томи [Папина и др., 1995а, б; Vasiliev et al., 1996; Руднева, 1997].

В этот период также продолжались работы по Телецкому озеру. Значительно пополнены сведения о фауне хирономид Телецкого озера работы А. И. Рузановой [1984], олигохет и пиявок – Н. М. Залозного [1984]. Впервые приведены сведения о фауне хирономид многочисленных озер и ручьев Восточного Алтая [Рузанова, 1984, 1986]. Изучены макробеспозвоночные бассейна р. Катунь [Руднева, 1991]. Исследования самцов хирономид, проведенные Е. А. Макаренченко, уточнили таксономический состав хирономид и позволили пополнить фаунистические списки хирономид Алтая [Макаренченко, Руднева, 1994]. На равнинной части Верхней Оби исследован зообентос бассейна р. Алей [Мисейко, 1991; Кириллов и др., 1993].

Четвертый период (с 1995 г. по настоящее время). В эти годы продолжаются исследования Телецкого озера. Лабораторией водной экологии ИВЭП СО РАН проводится комплексное исследование экосистемы озера, в том числе изучение глубоководных донных сообществ [Залозный, Крылова, 1996; Руднева, 2000; Крылова, 2007; Яныгина и др., 2007]. Обзор изученности зообентоса Телецкого озера и рек бассейна р. Бия сделан М. И. Ковешниковым [2010], составившим список из 535 видов, указанных различными авторами за весь период исследований этого района. Большое внимание уделено изучению литоральных биоценозов озера [Вострова и др., 1999; Ковешников, Крылова, 2004; Зарубина и др., 2005; Яныгина и др., 2005; Yanygina, 2013].

Продолжены исследования зообентоса горных водотоков бассейна Верхней Оби. Проанализированы структура донных биоценозов и дрейф беспозвоночных в горных водотоках бассейна [Руднева, 1995; Петрожицкая, Руднева, 2000]. Большой пласт работ посвящен определению экологического состояния водотоков по составу и структуре зообентоса [Яныгина, 2012б, 2017; Яныгина, Эйрих, 2016].

В последние годы сведения о водных макробеспозвоночных водотоков бассейна Верхней Оби дополнили работы М. А. Бекетова и Н. С. Батуриной, посвященные фауне ручейников, поденок и веснянок рек Черга, Ануй, Бердь [Ежегодник..., 2003; Бекетов, 2004; Батурина, 2011, 2012]. Д. В. Кузменкин [2015] провел инвентаризацию и изучил биологическое разнообразие фауны моллюсков, исследова-

нием фауны водных жесткокрылых окрестностей Телецкого озера занимался П. Н. Петров [2004], Л. В. Петрожицкой исследована фауна семейства Simuliidae [Петрожицкая, Родькина, 2007, 2009].

На этом этапе продолжены исследования зообентоса Новосибирского водохранилища. Выявлены состав, структура, сезонная и многолетняя динамика донных беспозвоночных, охарактеризованы основные этапы формирования фауны моллюсков [Селезнева, 2001; Яныгина, 2011а, б, 2012а; Yanygina, 2011]. Показаны особенности структуры сообществ водных организмов при различном уровне воды водохранилища [Померанцева, Селезнева, 1998; Визер, 2011, 2017]. Исследовано экологическое состояние водохранилища [Селезнева, 2005; Gorgulenko, Yanygina, 2014]. Строительство и последующее использование водохранилищ стало ведущим фактором проникновения и распространения чужеродных видов в Обь-Иртышском бассейне, в связи с этим большое количество исследований на современном этапе посвящено видам-вселенцам [Визер, 2006; Yanygina, 2012, 2017, 2020].

Современные данные о зообентосе равнинной части бассейна были дополнены работами Д. М. Безматерных [2008] и Г. Н. Мисейко [Мисейко, Ковешников, 1998; Мисейко, Гамаюнова, 2001; Мисейко, 2003; Яныгина, 2010а]. Большое внимание на этом этапе стали уделять исследованиям макрозообентоса озер бассейна Верхней Оби [Река..., 2000; Безматерных, 2007; Кириллов и др., 2008, 2009; Биоразнообразие..., 2010; Безматерных, Вдовина, 2017]. Помимо видового состава, количественных характеристик и сезонной динамики зообентоса озер активно изучались закономерности функционирования, зональное распределение и факторы формирования донных сообществ [Безматерных, Жукова, 2013].

Из-за труднодоступности хуже изучен зообентос среднегорных (на высоте 1–2 км), а также средних и малых высокогорных озер Верхней Оби (на высоте более 2 км над уровнем моря), сведения зачастую отрывочны (в основном только оценена кормовая база рыб) или отсутствуют [Попов и др., 2003; Залозный, Воробьев, 2006; Веснина и др., 2012; Крылова, 2016]. Лишь для некоторых озер описаны состав и структура макрозообентоса [Яныгина, Крылова, 2008; Вдовина, Безматерных, 2019]. Инвентаризация фауны озер Алтая до сих пор не завершена.

Таким образом, на современном этапе продолжены исследования крупных водных объектов Верхней Оби, хуже изучены малые водо-

емы. Происходит существенное расширение спектра исследований, на передний план выходит изучение донных сообществ локальных территорий. Большое внимание уделяется определению экологического состояния окружающей среды по характеристикам донных беспозвоночных. В широкую практику вошло использование современных методов статистической обработки данных.

Заключение

Исследования донных беспозвоночных Верхней Оби ведутся с XVIII века. На начальном этапе собраны первые отрывочные сведения о составе зообентоса некоторых водных экосистем. Целенаправленные экспедиции, а также хорошо организованная работа специализированных учреждений на втором и третьем этапах позволили получить ценные сведения о составе и структуре донных сообществ водных объектов Верхней Оби. Расширение тематики исследований на современном этапе позволило уделить внимание локальным проблемам и частным вопросам, а использование современных методов сделало возможным работу с большими массивами данных. Несмотря на довольно длительный период и большой объем исследований, пока отсутствуют крупные обобщающие работы о составе, структуре и функционировании зообентоса водоемов и водотоков всего бассейна Верхней Оби. Значительные размеры водосборного бассейна, труднодоступность некоторых его участков обуславливают неоднородность уровня гидробиологических исследований отдельных частей бассейна. В настоящее время остается актуальным вопрос выявления закономерностей формирования донных беспозвоночных таких «нетронутых» водных объектов, отсутствие существенных изменений особо значимо для использования водоемов как фоновых. В то же время ретроспективный анализ накопленных данных наиболее исследованных водоемов позволяет выявить тенденции в развитии макро-беспозвоночных и оценить изменения состояния окружающей среды.

Литература

- Алекин О. А. Озера Катунских Альп // Исследования озер СССР. Вып. 8. Л.: ГГИ, 1935. С. 153–235.
- Бартенев В. В. Материалы по фауне стрекоз Сибири // Изв. Варш. ун-та. 1910. Т. 4. С. 6–14.
- Батурина Н. С. Видовой состав поденок (Ephemeroptera) водотоков Северного Алтая // Вестник Новосибирского гос. ун-та. 2012. Т. 10, вып. 2. С. 72–78.

- Батурина Н. С. Ручейники (Trichoptera) водотоков Северного Алтая: видовой состав и структура сообществ // Амурский зоологический журнал. 2011. Т. 3(1). С. 46–51.
- Безматерных Д. М. Зообентос Барнаульской озерной системы (юг Западной Сибири) // Мир науки, культуры, образования. 2007. № 2(5). С. 18–21.
- Безматерных Д. М. Зообентос равнинных притоков Верхней Оби. Барнаул: Изд-во Алтайского гос. ун-та, 2008. 186 с.
- Безматерных Д. М., Вдовина О. Н. Изученность макрозообентоса озер юга Обь-Иртышского междуречья // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 5. С. 39–57. doi: 10.17076/есo638
- Безматерных Д. М., Вдовина О. Н. Зообентос озер юга Обь-Иртышского междуречья // Экология. Серия аналитических обзоров мировой литературы. 2017. № 106. С. 1–180.
- Безматерных Д. М., Жукова О. Н. Состав, структура и факторы формирования сообществ донных беспозвоночных озер юга Обь-Иртышского междуречья // Экология. 2013. № 2. С. 152–160. doi: 10.7868/S0367059713020054
- Бекетов М. А. Новые сведения о поденках (Ephemeroptera) Юго-Западной Сибири // Евразийский энтомолог. журн. 2004. № 3. С. 25–27.
- Биоразнообразие Карасукско-Бурлинского региона (Западная Сибирь). Новосибирск: СО РАН, 2010. 273 с.
- Благовидова Л. А. Зообентос Новосибирского водохранилища // Рыбное хозяйство водоемов южной зоны Западной Сибири. Новосибирск: Зап.-Сиб. кн. изд-во, 1969а. С. 139–150.
- Благовидова Л. А. Особенности распространения моллюсков в Новосибирском водохранилище // Вопросы малакологии Сибири. Томск: ТГУ, 1969б. С. 113–116.
- Благовидова Л. А. Состояние зообентоса водохранилища на втором десятилетии его существования // Биологический режим и рыбохозяйственное использование Новосибирского водохранилища. Новосибирск: Зап.-Сиб. кн. изд-во, 1976. С. 83–98.
- Боброва С. И. Материалы по фауне и экологии мошек Алтая // Итоги исследований по проблемам борьбы с гнусом. Новосибирск: Наука, 1967. С. 95–102.
- Борисова Н. В. Ручейники Алтайского заповедника // Латвийский энтомолог. 1985. Т. 28. С. 76–84.
- Бронштейн З. С. К фауне олигохет Телецкого озера // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1949. Т. 7. С. 119–123.
- Булыгина А. И. Моллюски Телецкого озера // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1949. Т. 7, вып. 4. С. 124–128.
- Вдовина О. Н., Безматерных Д. М. Макрозообентос высокогорных озер Русского Алтая // Современное состояние водных биоресурсов: Матер. 5-й междунар. конф. (Новосибирск, 27–29 ноября 2019 г.). Новосибирск: НГАУ, 2019. С. 23–25.
- Вершинин В. К., Коновалова О. С., Фоменко Л. А. Зообентос некоторых водоемов Алтая и его роль в питании интродуцированной пеляди // Биологические ресурсы Алтайского края и пути их рационального использования: Сб. тез. конф. (Барнаул, 01–30 июля 1979 г.). Екатеринбург: Полиграфист, 1979. С. 123–124.
- Веснина Л. В., Зеленцов Н. В., Рыжакова О. Г. Рыбохозяйственная характеристика высокогорного озера Зерлюколь-Нур Кош-Агачского района Республики Алтай // Вестник НГАУ. 2012. № 4. С. 45–48.
- Визер А. М. Акклиматизация байкальских гаммарид и дальневосточных мизид в Новосибирском водохранилище: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2006. 21 с.
- Визер А. М. Влияние уровня режима на сообщества зообентоса в литорали Новосибирского водохранилища // Водные и экологические проблемы Сибири и Центральной Азии. Барнаул: ИВЭП СО РАН, 2017. С. 40–47.
- Визер А. М. Зообентос осушенной зоны Новосибирского водохранилища // Сиб. экол. журнал. 2011. № 1. С. 69–75.
- Винарский М. В. Очерк истории изучения пресноводной малакофауны Сибири (конец XVIII – середина XX вв.) // Ruthenica. 2010. Vol. 20, no. 1. P. 45–67.
- Водоемы Алтайского края / Отв. ред. В. П. Соловов. Новосибирск: Наука, 1999. 285 с.
- Вострова Л. Г., Истомина А. Г., Айманова К. Г. Видовой состав хирономид Телецкого озера // Место и роль двукрылых насекомых в экосистемах: Тез. докл. научн. конф. СПб., 1999. 35 с.
- География Сибири в начале XXI века: в 6 т. Т. 5. Западная Сибирь / Отв. ред. Ю. И. Винокуров, Б. А. Краснаярова. Новосибирск: Гео, 2016. 447 с.
- Гундризер А. Н. К морфометрии озер бассейна реки Чульчи // Труды ТГУ. 1950. Т. 11. С. 51–58.
- Гундризер А. Н., Иогансен Б. Г., Кафанова В. В., Петлина А. П. Ихтиология и гидробиология в Западной Сибири. Томск: ТГУ, 1982. 318 с.
- Ежегодник качества поверхностных вод и эффективности проведения водоохранных мероприятий по территории деятельности Западно-Сибирского территориального управления по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды за 2002 год. Новосибирск, 2003. 129 с.
- Жадин В. И., Герд С. В. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора. М.: Учпедгиз, 1961. 598 с.
- Жильцова Л. А. Материалы к познанию фауны веснянок семейства Leuctridae (Insecta, Plecoptera) Сибири и Дальнего Востока // Вестник зоологии. 1976. № 5. С. 34–39.
- Жинкин Л. Н. Донная фауна озер Катунских Альп. О рыбах озер Катунских Альп // Исследования озер СССР. Л., 1935. Вып. 8. С. 274–293.
- Залозный Н. А. Роль олигохет и пиявок в экосистемах водоемов Западной Сибири // Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1984. С. 24–143.
- Залозный Н. А., Воробьев Д. С. Олигохеты и пиявки водоемов Западной Сибири (сбор и обработка материала в полевых и лабораторных условиях). Томск: ТГУ, 2006. 216 с.
- Залозный Н. А., Крылова Е. Н. Состав и структура сообщества олигохет озера Телецкое // Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск: ТГУ, 1996. С. 20–21.

Запекина-Дулькейт Ю. И. Веснянки (Plecoptera, Insecta) бассейна Телецкого озера // Вопросы экологии. Тр. гос. заповедника «Столбы». 1977. Вып. XI. С. 77–81.

Запекина-Дулькейт Ю. И. Веснянки Северо-Восточного Алтая // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск: ТГУ, 1955. С. 30–38.

Запекина-Дулькейт Ю. И. Три новых вида веснянок из Горного Алтая и Саян // Энтомологическое обозрение. 1960. Т. XXXIX, вып. 3. С. 667–671.

Запекина-Дулькейт Ю. И., Дулькейт Г. Д. Фауна веснянок (Plecoptera, Insecta) и их роль в природе водоемов Сибири // Вопросы экологии. Тр. гос. заповедника «Столбы». 1980. Вып. XII. С. 53–90.

Зарубина Е. Ю., Митрофанова Е. Ю., Яныгина Л. В., Бурмистрова О. С., Ким Г. В., Котовщиков А. В., Крылова Е. Н., Соколова М. И. Состав, структура и особенности функционирования литоральных биоценозов Телецкого озера // Биологич. аспекты рационального использ. и охраны водоемов Сибири: Матер. конф. Томск: Литопринт, 2007. С. 145–155.

Зарубина Е. Ю., Митрофанова Е. Ю., Яныгина Л. В., Крылова Е. Н., Ким Г. В., Котовщиков А. В., Бурмистрова О. С. Структурно-функциональная организация литоральных биоценозов Телецкого озера // IX Съезд Гидробиол. о-ва РАН. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. Т. 1. С. 170.

Зарубина Е. Ю., Яныгина Л. В., Бурмистрова О. С., Митрофанова Е. Ю., Ким Г. В., Котовщиков А. В., Крылова Е. Н., Ковешников М. И. Литоральные биоценозы как один из факторов устойчивости экосистемы Телецкого озера // Ползуновский вестник. 2005. № 4. Ч. 2. С. 201–207.

Игнатов П. А. Исследования Телецкого озера на Алтае летом 1901 г. // Изв. РГО. 1902. Т. 38, вып. 2. С. 171–205.

Иоганзен Б. Г. Гидробиологические исследования в Сибири // История региональных исследований биологических ресурсов гидросферы и их использование. М.: Наука, 1982. С. 169–195.

Иоганзен Б. Г. К гидробиологии водоемов бассейна р. Шавлы (Восточный Алтай) // Ученые записки ТГУ. 1952. № 18. С. 55–66.

Иоганзен Б. Г. К изучению водоемов Восточного Алтая и их малакофауны // Ученые записки ТГУ. 1954. № 21. С. 61–86.

Иоганзен Б. Г. К типологии водоемов бассейна реки Чульчи и некоторые соображения о возможностях рыбозаведения в них // Труды ТГУ. 1950а. Т. 111. С. 143–150.

Иоганзен Б. Г. Материалы к фауне пресноводных моллюсков Горного Алтая // Тр. Биол. института при ТГУ. Томск: ТГУ, 1937. Т. 4. С. 98–113.

Иоганзен Б. Г. Пресноводные моллюски бассейна реки Чульчи // Труды ТГУ. 1950б. Т. 111. С. 137–142.

Иоганзен Б. Г. Советские исследования по ихтиологии и гидробиологии Сибири // Развитие биол. науки в Сибири за 50 лет. Новосибирск: Наука, 1968. С. 133–164.

Иоганзен Б. Г., Петкевич А. Н. Гидробиологическая и рыбохозяйственная характеристика Верхней Оби в связи с гидростроительством // Проблемы

гидробиологии внутренних вод. М.: АН СССР, 1957. Вып. 7. С. 207–214.

Кириллов В. В., Безматерных Д. М., Зарубина Е. Ю., Митрофанова Е. Ю., Кириллова Т. В., Ермолаева Н. И., Долматова Л. В., Ким Г. В., Котовщиков А. В., Соколова М. И., Жукова О. Н. Состав и структура экосистем степных озер Алтайского края в 2008 г. // Наука – Алтайскому краю, 2008 год: Сб. статей по результатам НИР, выполненных за счет средств краевого бюджета. Барнаул: Азбука, 2008. Вып. 2. С. 237–254.

Кириллов В. В., Зарубина Е. Ю., Безматерных Д. М., Ермолаева Н. И., Кириллова Т. В., Яныгина Л. В., Долматова Л. А., Котовщиков А. В., Жукова О. Н., Соколова М. И. Сравнительный анализ экосистем разнотипных озер Касмалинской и Кулундинской долин древнего стока // Наука – Алтайскому краю, 2009 г.: Сб. научн. статей по результатам научн.-исслед. работ, выполненных на счет краевого бюджета. Барнаул: АлтГТУ, 2009. Вып. 3. С. 311–333.

Кириллов В. В., Щур Л. А., Митрофанова Е. Ю., Мицукова Л. Д., Руднева Л. В., Зарубина Е. Ю., Веснина Л. В., Домбровская И. А. Биоиндикация качества поверхностных вод бассейна р. Алей // Ядерные испытания и здоровье населения Алтайского края. Барнаул: АлтГУ, 1993. Т. 2, кн. 2. С. 104–117.

Ковешников М. И. Пространственное распределение зообентоса в водотоках бассейна р. Бия (Алтай) // Биология внутренних вод. 2010. № 3. С. 66–74.

Ковешников М. И., Крылова Е. Н. Зообентос литорали Телецкого озера и связанных с ней рек // Горные экосистемы Южной Сибири: изучение, охрана и рациональное природопользование: Матер. конф. Барнаул, 2005. Вып. 1. С. 302–306.

Ковешников М. И., Крылова Е. Н. Зообентос литорали Телецкого озера // Ползуновский вестник. 2004. № 2. С. 162–169.

Ковешников М. И., Крылова Е. Н. Современное состояние бентофауны Телецкого озера // Изучение и охрана природы Алтае-Саянской горной страны: Матер. конф. Горно-Алтайск: ГАГУ, 2002. С. 65–66.

Круглова В. М. К биологии водоемов бассейна на р. Чульчи // Труды ТГУ. 1950а. Т. 111. С. 67–87.

Круглова В. М. Личинки тендипедид бассейна р. Чульчи // Труды ТГУ. 1950б. Т. 111. С. 127–135.

Круглова В. М. Материалы по фауне личинок тендипедид водоемов Алтая // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск: ТГУ, 1949. Вып. 7. С. 39–44.

Крылова Е. Н. Видовой состав олигохет Телецкого озера // Биологическое разнообразие животных Сибири. Томск: ТГУ, 1998. С. 72–73.

Крылова Е. Н. Олигохеты горных озер Республики Алтай // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее: Матер. конф. Горно-Алтайск: ГАГУ, 2016. С. 105–106.

Крылова Е. Н. Олигохеты как постоянный компонент макрозообентоса Телецкого озера // О состоянии и развитии сети особо охраняемых территорий в Республике Алтай: Матер. конф. Горно-Алтайск, 2007. С. 164–169.

Крылова Е. Н. Олигохеты озер плоскогорья Укок и Джунгульской котловины // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Матер. II Междунар. конф. (22–26 сентября 2003 г., Беларусь). Нарочь, 2003. С. 445–448.

Крылова Е. Н. Таксономический состав олигохет Телецкого озера // Осенние зоологические сессии памяти И. И. Шмальгаузена: Матер. конф. Новосибирск, 2004. С. 43–54.

Кузменкин Д. В. Эколого-фаунистическая характеристика пресноводных моллюсков бассейна Верхней Оби: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2015. 22 с.

Лепнева С. Г. Донная фауна Телецкого озера // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1949. Т. 7, вып. 4. С. 7–118.

Лепнева С. Г. Жизнь в озерах // Жизнь пресных вод СССР. М.; Л.: АН СССР, 1950а. Т. 3. С. 257–552.

Лепнева С. Г. К изучению донной фауны Верхней Оби // Учен. зап. Гос. гидр. ин-та. 1930. Т. 3. С. 121–194.

Лепнева С. Г. Личинки ручейников бассейна реки Чульчи // Материалы по гидробиологии бассейна реки Чульчи (Восточный Алтай). Томск: ТГУ, 1950б. С. 119–127.

Лепнева С. Г. Личинки ручейников в озерах Катунских Альп // Исследования озер СССР. Л.: ГГИ, 1935. Вып. 8. С. 263–267.

Лепнева С. Г. Телецкое озеро как среда обитания рыб // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск, 1966а. Вып. 19. С. 3–26.

Лепнева С. Г. Фауна СССР. Ручейники. Личинки и куколки подотряда Кольчатощупиковых (Annulipalpia). М.; Л.: Наука, 1966б. Т. II, вып. 1. 550 с.

Лепнева С. Г. Фауна СССР. Ручейники. Личинки и куколки подотряда Цельнощупиковых (Integripalpia). М.; Л.: Наука, 1966в. Т. II, вып. 2. 563 с.

Липина Н. Н. К фауне Chironomidae бассейна р. Оби // Изв. Гос. гидр. ин-та. 1926. С. 17.

Липина Н. Н. Личинки тендипедид оз. Телецкого, его притоков и реки Бии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1949. Т. 7, вып. 4. С. 193–212.

Макарченко Е. А., Руднева Л. В. Обзор хирономид (Diptera, Chironomidae) Горного Алтая. Животный мир Алтае-Саянской горной страны: Матер. конф. Горно-Алтайск: ГАГУ, 1994. С. 82–88.

Малевич И. И. К фауне олигохет Телецкого озера // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1949. Т. 7, вып. 4. С. 119–123.

Малолетко А. М. Телецкое озеро по исследованиям 1973–1975 гг. Томск: ТГУ, 2007. 224 с.

Мартынов А. В. Фауны Amphipoda Телецкого озера и ее происхождение // Тр. Гос. гидр. ин-та. 1930. С. 29.

Мартынов А. В. Экологические предпосылки для зоогеографии пресноводных бентосных животных // Рус. зоол. журн. 1929. Т. IX. С. 3.

Миронова Е. Б. Зообентос Новосибирского водохранилища // Комплексные исследования Новосибирского водохранилища. Тр. Зап.-Сиб. регион. НИИ. М.: Гидрометеиздат, 1985. Вып. 70. С. 109–119.

Мисейко Г. Н. Зообентос Гилевского и Склюихинского водохранилищ бассейна р. Алей Алтайского края // Рыбопродуктивность озер Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1991. С. 97–99.

Мисейко Г. Н. Зооценозы разнотипных водных объектов юга Западной Сибири. Барнаул: Азбука, 2003. 204 с.

Мисейко Г. Н., Гамаюнова О. С. К фауне пресноводных беспозвоночных некоторых водных объектов Северо-Западного Алтая // Экологический риск: Тез. докл. всерос. конф. Иркутск, 2001. С. 173.

Мисейко Г. Н., Ковешников М. И. К фауне ручейников Горного Алтая // Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования: Тез. докл. конф. (22–23.01.1998). Томск, 1998. С. 291–293.

Папина Т. С., Артемьева С. С., Темерев С. В. Особенности миграции ртуть в бассейне Катунь // Водные ресурсы. 1995а. Т. 22, № 1. С. 60–66.

Папина Т. С., Темерев С. В., Эйрих С. С. Ртуть в бассейне реки Томь (Западная Сибирь) // Химия в интересах устойчивого развития. 1995б. Т. 3, № 1–2. С. 143–149.

Петкевич А. Н., Иоганзен Б. Г. Перспективы рыбного хозяйства Верхней Оби в связи с гидростроительством // Изв. Всесоюз. НИИ озера и рыбного хозяйства. 1958. Т. 44. С. 5–27.

Петров П. Н. Водные жесткокрылые подотряда Adephaga (Coleoptera) Урала и Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 24 с.

Петрожицкая Л. В., Родькина В. И. Видовой состав и распределение мошек (Diptera: Simuliidae) в водотоках Юго-Восточного Алтая // Зоол. журнал. 2007. Т. 86, № 7. С. 831–838.

Петрожицкая Л. В., Родькина В. И. Пространственное распределение мошек (Diptera: Simuliidae) в бассейне горной реки Сема Северного Алтая // Биол. внутр. вод. 2009. № 1. С. 36–44.

Петрожицкая Л. В., Руднева Л. В. Дрифт личинок двукрылых насекомых в горном водотоке Алтая // Сиб. экол. журн. 2000. Т. 7, № 4. С. 439–443.

Пирожников П. Л. К истории изучения бентоса крупных рек Сибири // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, № 6. С. 89–93.

Померанцева Д. П., Селезнева М. В. Кормовая база рыб Новосибирского водохранилища в связи с изменением его гидрологического режима // Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования. Томск: ТГУ, 1998. С. 297–299.

Попов П. А., Ермолаева Н. И., Киприянова Л. М., Митрофанова Е. Ю. Состояние гидробиоценозов высокогорий Алтая // Сиб. экол. журн. 2003. Т. 10, № 2. С. 181–192.

Попова А. Н. К фауне стрекоз бассейна Телецкого озера // Иссл. озер СССР. 1933. Т. 3. С. 129–135.

Река Барнаулка: экология, флора и фауна бассейна / Под ред. М. М. Силантьевой. Барнаул: АлтГУ, 2000. 224 с.

Романова Г. П. К изучению зоопланктона и зообентоса верхнего течения реки Оби // Труды ТГУ. 1963. Т. 152. С. 117–125.

Руднева Л. В. Амфибиотические насекомые бассейна р. Катунь // Животный мир Алтае-Саянской

горной страны: Матер. конф. Горно-Алтайск: ГАГУ, 1993. С. 36–37.

Руднева Л. В. Зообентос горных водотоков бассейна Верхней Оби: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1995. 24 с.

Руднева Л. В. Зообентос рек бассейна р. Катунь // Географические проблемы Алтайского края: Тез. докл. Ч. 2. Барнаул, 1991. С. 22–24.

Руднева Л. В. Структура бентосных сообществ и содержание ртути в личинках амфибиотических насекомых водотоков бассейна р. Катунь // Сиб. экол. журнал. 1997. Т. 4, № 2. С. 167–172.

Руднева Л. В. Таксономический состав и пространственное распределение хирономид (Diptera, Chironomidae) Телецкого озера и его притоков // Сиб. экол. журнал. 2000. Т. 2, № 4. С. 485–490.

Руднева Л. В., Крылова Е. Н., Ковешников М. И. Бентосные беспозвоночные Телецкого озера // Экология Южной Сибири – 2000 год: Матер. конф. (Абакан, 27–28 ноября 1997 г.). Красноярск: КрасГУ, 1997. С. 74.

Рузанова А. И. К изучению хирономид Горного Алтая // Вопросы экологии водоемов и интенсификации рыбного хозяйства Сибири. Томск: ТГУ, 1986. С. 27–32.

Рузанова А. И. Личинки хирономид водоемов Западной Сибири и их роль в питании рыб // Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1984. С. 144–163.

Селезнева М. В. Зообентос Новосибирского водохранилища (структура, распределение, трофические связи) // Современные проблемы гидробиологии Сибири: Тез. докл. Томск: ТГУ, 2001. С. 71–72.

Селезнева М. В. Оценка современного экологического состояния Новосибирского водохранилища по структурно-функциональным показателям сообществ макрозообентоса: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2005. 21 с.

Соколов И. И. К познанию фауны гидрокарин Телецкого озера // Тр. Зоол. института АН СССР. 1949. Т. 7, вып. 4. С. 132–138.

Чернова О. А. Нимфы поденок притоков Телецкого озера и р. Бии // Тр. Зоол. института АН СССР. 1949. Т. 7, вып. 4. С. 139–158.

Яныгина Л. В. Влияние дноуглубительных работ на донные зооценозы реки Чумыш // Вестник АГАУ. 2010а. № 6. С. 63–67.

Яныгина Л. В. Зообентос // Новосибирское водохранилище. Новосибирск: СО РАН, 2012а. С. 25–27.

Яныгина Л. В. Макрозообентос как показатель экологического состояния горных водотоков // Экология. 2017. № 2. С. 141–146. doi: 10.1134/S1067413617020114

Яныгина Л. В. Современное состояние и многолетняя динамика зообентоса Новосибирского водохранилища // Биология внутренних вод. 2011а. № 2. С. 65–70.

Яныгина Л. В. Структура сообществ макробеспозвоночных водотоков бассейна р. Чарыш // Горные экосистемы Южной Сибири: изучение, охрана и рациональное природопользование: Тр. Тигирекского заповедника. Барнаул, 2010б. Вып. 3. С. 229–230.

Яныгина Л. В. Фитофильные зооценозы Телецкого озера // Сиб. экол. журнал. 2013. № 3. С. 367–372.

Яныгина Л. В. Экологические последствия деятельности горнодобывающих предприятий для донных сообществ водотоков Алтая // Вестник КазНУ. Сер. экол. 2012б. № 1(33). С. 216–219.

Яныгина Л. В. Этапы формирования и современное состояние фауны моллюсков Новосибирского водохранилища // Экология. 2011б. № 1. С. 73–76.

Яныгина Л. В., Крылова Е. Н. Зообентос высокогорных водоемов бассейна Телецкого озера // Мир науки, культуры, образования. 2008. № 4. С. 18–20.

Яныгина Л. В., Эйрих С. С. Особенности восстановления сообществ макробеспозвоночных малой реки Ярлыамры (Юго-Восточный Алтай) после прекращения добычи ртути // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее: Матер. конф. Горно-Алтайск, 2016. С. 323–325.

Яныгина Л. В., Зарубина Е. Ю., Бурмистрова О. С., Митрофанова Е. Ю., Ким Г. В., Котовщиков А. В., Крылова Е. Н., Ковешников М. И. Литоральные биоценозы как один из факторов устойчивости экосистемы Телецкого озера // Ползуновский вестник. 2005. № 4. Ч. 2. С. 201–207.

Яныгина Л. В., Ковешников М. И., Крылова Е. Н., Марусин К. В. Пространственное распределение зообентоса Телецкого озера // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Матер. конф. Минск: БГУ, 2007. С. 274.

Gebler F. A. Notice sur le Musée de Barnaoul en Sibirie // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. 1829a. Vol. 1(3). P. 51–59.

Gebler F. A., Lettre de Mr. de Cons. de College, Dr. de Gebler // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. 1829b. Vol. 1(5). P. 184–186.

Gorgulenko V. V., Yanygina L. V. Ecological and toxicological assessment of water and bottom sediments in the Novosibirsk Reservoir // Water Resources. 2014. Vol. 41, iss. 3. P. 294–301. doi: 10.1134/S0097807814030063

Michaelsen W. Eine neue Haplotaxiden-Art und andere Oligochaeten aus dem Telezkischen See im nördlichen Altai // Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Hamburg. 1903. Vol. 10(3). P. 1–7.

Middendorff A. Th. v. Mollusken // Reise in den äußersten Norden und Osten Sibiriens. Bd. 2, Th. 1. SPb.: Kaiserliche Akademie der Wissenschaften, 1851. P. 163–465.

Vasiliev O. F., Papina T. S., Eyrikh S. S., Sukhenko S. A. Mercury in the Katun river basin: A case study of a naturally polluted system // Global and Regional Mercury Cycles: Sources, Fluxes and Mass Balances / Eds W. Baeyens, R. Ebinghaus, O. Vasiliev. Dordrecht: Springer, 1996. P. 273–284. doi: 10.1007/978-94-009-1780-4

Yanygina L. V. Community-level effects of a *Viviparus viviparus* L. (Gastropoda, Viviparidae) invasion in the Novosibirsk reservoir // Limnology. 2020. Vol. 21(1). P. 165–171. doi: 10.1007/s10201-019-00580-4

Yanygina L. V. Pathways of macroinvertebrate invasions in the Ob River basin (West Siberia) // Limnology. 2017. Vol. 18. P. 243–249. doi: 10.1007/s10201-016-0511-x

Yanygina L. V. Phytophilous zoocoenoses of Lake Teletskoye // Contemporary Problems of Ecology. 2013. Vol. 6, no. 3. P. 287–291. doi: 10.1134/S1995425513030141

Yanygina L. V. The current state and long-term changes of zoobenthos in the Novosibirsk // Inland Water Biology. 2011. Vol. 4, no. 2. P. 218–222. doi: 10.1134/S1995082911020210

References

Alekin O. A. Oзера Katunskikh Al'p [Lakes of the Katun Alps]. *Issled. ozer SSSR* [Study of lakes in the USSR]. Leningrad, 1935. No. 8. P. 153–235.

Bartenev V. V. Materialy po faune strekoz Sibiri [Materials on the fauna of dragonflies in Siberia]. *Izv. Varsh. un-ta* [Proceed. Warsaw Univ.]. 1910. Vol. 4. P. 6–14.

Baturina N. S. Vidovoi sostav podonok (Ephemeroptera) vodotokov Severnogo Altaya [Species composition of mayflies (Ephemeroptera) of watercourses of the northern Altai]. *Vestnik NGU* [Bull. Novosibirsk St. Univ.]. 2012. Vol. 10, no. 2. P. 72–78.

Baturina N. S. Rucheiniki (Trichoptera) vodotokov Severnogo Altaya: vidovoi sostav i struktura soobshchestv [Caddis flies (Trichoptera) in watercourses of the Northern Altai: species composition and structure of communities]. *Amurskii zool. zhurn.* [Amur Zool. J.]. 2011. Vol. 3(1). P. 46–51.

Beketov M. A. Novye svedeniya o podenkakh (Ephemeroptera) Yugo-Zapadnoi Sibiri [New information on mayflies (Ephemeroptera) of South-Western Siberia]. *Evraziatskii entomol. zhurn.* [Eurasian Entomol. J.]. 2004. No. 3. P. 25–27.

Bezmaternykh D. M. Zoobentos Barnaul'skoi ozernoi sistemy (yug Zapadnoi Sibiri) [Zoobenthos of the Barnaul lake system (south of Western Siberia)]. *Mir nauki, kul'tury, obrazovaniya* [The World of Science, Culture, Education]. 2007. No. 2(5). P. 18–21.

Bezmaternykh D. M., Zhukova O. N. Composition, structure, and formation factors of bottom invertebrate communities in lakes of the southern ob-irtysh interfluv. *Russ. J. Ecol.* 2013. Vol. 44, no. 2. P. 170–177. doi: 10.7868/S0367059713020054

Bezmaternykh D. M. Zoobentos ravninnykh pritokov Verkhnei Obi [Zoobenthos of the flat tributaries of the Upper Ob]. Barnaul: AGU, 2008. 186 p.

Bezmaternykh D. M., Vdovina O. N. Izuchennost' makrozoobentosa ozer yuga Ob'-Irtyshskogo mezhdurech'ya [Studied macrozoobenthos of lakes in the south of the Ob-Irtysh interfluv]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2018. No. 5. P. 39–57. doi: 10.17076/eco638

Bezmaternykh D. M., Vdovina O. N. Zoobentos ozer yuga Ob'-Irtyshskogo mezhdurech'ya [Zoobenthos of the lakes of the south of the Ob-Irtysh interfluv]. *Ecol.* [Ecol.]. Novosibirsk, 2017. Iss. 106. 180 p.

Bioraznoobrazie Karasuksko-Burlinskogo regiona (Zapadnaya Sibir') [Biodiversity of the Karasuk-Burlin region (Western Siberia)]. Novosibirsk: SO RAN, 2010. 273 p.

Blagovidova L. A. Zoobentos Novosibirskogo vodokhranilishcha [Zoobenthos of the Novosibirsk reservoir]. *Rybnoye khozyaystvo vodoemov yuzhnoi zony Zapad-*

Yanygina L. V. The Role of *Viviparus viviparus* (L.) (Gastropoda, Viviparidae) in formation of macrozoobenthos communities in the Novosibirsk Reservoir // Russian Journal of Biological Invasions. 2012. Vol. 3, no. 1. P. 64–70. doi: 10.1134/S2075111712010146

Поступила в редакцию 29.01.2020

noi Sibiri [Fisheries of water bodies in the southern zone of Western Siberia]. Novosibirsk, 1969a. P. 139–150.

Blagovidova L. A. Osobennosti rasprostraneniya mollyuskov v Novosibirskom vodokhranilishche [Features of the distribution of mollusks in the Novosibirsk reservoir]. *Voprosy malakologii Sibiri* [Issues of Malacology of Siberia]. Tomsk: TGU, 1969b. P. 113–116.

Blagovidova L. A. Sostoyanie zoobentosa vodokhranilishcha na vtorom desyatiletii ego sushchestvovaniya [The state of the zoobenthos of the reservoir in the second decade of its existence]. *Biol. rezhim i rybnokhozyaistvennoe ispol'zovanie Novosibirskogo vodokhranilishcha* [Biol. regime and fishery use of the Novosibirsk reservoir]. Novosibirsk: Zap.-Sib. kn. izd-vo, 1976. P. 83–98.

Bobrova S. I. Materialy po faune i ekologii moshek Altaya [Materials on the fauna and ecology of midges of Altai]. *Itogi issled. po probl. bor'by s gnusom* [Results of studies on the fight against the vulture]. Novosibirsk: Nauka, 1967. P. 95–102.

Borisova N. V. Rucheiniki Altaiskogo zapovednika [Caddis flies of the Altai Reserve]. *Latviiskii entomolog* [Latvian Entomologist]. 1985. Vol. 28. P. 76–84.

Bronshtein Z. S. K faune oligokhet Teletskogo ozero [On the fauna of the oligochaetes of Lake Teletskoy]. *Tr. Zool. in-ta AN SSSR* [Trans. Zool. Inst. AS of the USSR]. 1949. Vol. 7. P. 119–123.

Bulygina A. I. Mollyuski Teletskogo ozero [Mollusks of Lake Teletskoy]. *Tr. Zool. in-ta AN SSSR* [Trans. Zool. Inst. AS of the USSR]. 1949. Vol. 7, iss. 4. P. 124–128.

Chernova O. A. Nimfy podenok pritokov Teletskogo ozero i r. Bii [Mayfly nymphs in tributaries of Lake Teletskoye and the Biya River]. *Tr. Zool. in-ta* [Trans. Zool. Inst.]. 1949. Vol. 7, iss. 4. P. 139–158.

Ezhegodnik kachestva poverkhnostnykh vod i effektivnosti provedeniya vodookhrannykh meropriyatii po territorii deyatel'nosti Zapadno-Sibirskogo territorional'nogo upravleniya po gidrometeorologii i monitoringu okruzhayushchei sredy za 2002 god [Yearbook of surface water quality and effectiveness of water protection measures in the territory of the West Siberian Territorial Administration for Hydrometeorology and Environmental Monitoring for 2002]. Novosibirsk, 2003. 129 p.

Geografiya Sibiri v nachale XXI veka: v 6 t. T. 5. Zapadnaya Sibir' [The geography of Siberia at the beginning of the XXI century. 6 volumes. Vol. 5. Western Siberia]. Ed. Yu. I. Vinokurov, B. A. Krasnoyarova. Novosibirsk: Geo, 2016. 447 p.

Gundrizer A. N. K morfometrii ozer basseina reki Chul'chi [On the morphometry of the lakes of the Chulchi River basin]. *Trudy TGU* [Trans. TSU]. 1950. Vol. 11. P. 51–58.

Gundrizer A. N., Loganzen B. G., Kafanova V. V., Petlina A. P. Ikhtiologiya i gidrobiologiya v Zapadnoi Sibiri [Ichthyology and hydrobiology in Western Siberia]. Tomsk: TGU, 1982. 318 p.

Ignatov P. A. Issledovaniya Teletskogo ozera na Altae letom 1901 g. [Research on Lake Teletsk in Altai in the summer of 1901]. *Izv. RGO* [Izv. RGS]. 1902. Vol. 38, iss. 2. P. 171–205.

loganzen B. G. K tipologii vodoemov basseina reki Chul'chi i nekotorye soobrazheniya o vozmozhnostyakh ryborazvedeniya v nikh [On the typology of reservoirs of the Chulchi River basin and some considerations on the possibilities of fish breeding in them]. *Trudy TGU* [Trans. TSU]. 1950a. Vol. 111. P. 143–150.

loganzen B. G. Materialy k faune presnovodnykh mollyuskov Gornogo Altaya [Materials for the fauna of freshwater mollusks of the Altai Mountains]. *Tr. Biol. inst. pri TGU* [Trans. Biol. Inst. TSU]. Tomsk: TGU, 1937. Vol. 4. P. 98–113.

loganzen B. G. Sovetskie issledovaniya po ikhtiologii i gidrobiologii Sibiri [Soviet research on ichthyology and hydrobiology of Siberia]. *Razvitie biol. nauki v Sibiri za 50 let* [Development biol. science in Siberia over 50 years]. Novosibirsk, 1968. P. 133–164.

loganzen B. G. Gidrobiologicheskie issledovaniya v Sibiri [Hydrobiological studies in Siberia]. *Istoriya regional'nykh issled. biol. resursov gidrosfery i ikh ispol'zovanie* [History of regional studies of the biol. resources of the hydrosphere and their use]. Moscow: Nauka, 1982. P. 169–195.

loganzen B. G. K gidrobiologii vodoemov basseina r. Shavly (Vostochnyi Altai) [On the hydrobiology of the water bodies of the river basin. Shawls (Eastern Altai)]. *Uchenye zapiski TGU* [Trans. TSU]. 1952. No. 18. P. 55–66.

loganzen B. G. K izucheniyu vodoemov Vostochnogo Altaya i ikh malakofauny [To the study of the reservoirs of the East Altai and their low-fauna]. *Uchenye zapiski TGU* [Trans. TSU]. 1954. No. 21. P. 61–86.

loganzen B. G. Presnovodnye mollyuski basseina reki Chul'chi [Freshwater mollusks of the Chulchi River basin]. *Trudy TGU* [Trans. TSU]. 1950a. Vol. 111. P. 137–142.

loganzen B. G., Petkevich A. N. Gidrobiologicheskaya i rybokhozyaistvennaya kharakteristika Verkhnei Obi v svyazi s gidrostroytel'stvom [Hydrobiological and fisheries characteristics of the Upper Ob in connection with hydro construction]. *Probl. gidrobiol. vnutr. vod* [Probl. Hydrobiol. Inland Waters]. Moscow: AN SSSR, 1957. No. 7. P. 207–214.

Kirillov V. V., Bezmaternykh D. M., Zarubina E. Yu., Mitrofanova E. Yu., Kirillova T. V., Ermolaeva N. I., Dolmatova L. V., Kim G. V., Kotovshchikov A. V., Sokolova M. I., Zhukova O. N. Sostav i struktura ekosistem stepnykh ozer Altaiskogo kraya v 2008 g. [Composition and structure of ecosystems of steppe lakes in Altai Krai in 2008]. *Nauka – Altaiskomu krayu, 2008 god: Sb. statei po rezul'tatam NIR, vypolnennykh za schet sredstv kraevogo byudzheta* [Science – to Altai Krai, 2008: Proceed. on the results of the research carried out at the expense of the regional budget]. Barnaul: Azbuka, 2008. Iss. 2. P. 237–254.

Kirillov V. V., Zarubina E. Yu., Bezmaternykh D. M., Ermolaeva N. I., Kirillova T. V., Yanygina L. V., Dolma-

tova L. A., Kotovshchikov A. V., Zhukova O. N., Sokolova M. I. Sravnitel'nyi analiz ekosistem raznotipnykh ozer Kasmalinskoi i Kulundinskoi dolin drevnego stoka [Comparative analysis of ecosystems of heterogeneous lakes of Kasmalinskaya and Kulundinskaya valleys of ancient runoff]. *Nauka – Altaiskomu krayu, 2009 g.: Sb. nauchn. statei po rezul'tatam nauchn.-issled. rabot, vypolnennykh na schet kraevogo byudzheta* [Science – Altai Territory, 2009: Proceed. on the results of the research carried out at the expense of the regional budget]. Barnaul: AltGTU, 2009. Iss. 3. P. 311–333.

Kirillov V. V., Shchur L. A., Mitrofanova E. Yu., Mitsukova L. D., Rudneva L. V., Zarubina E. Yu., Vesnina L. V., Dombrovskaya I. A. Bioindikatsiya kachestva poverkhnostnykh vod basseina r. Alei [Bioindication surface water quality of the Alei River basin]. *Yadernye ispytaniya i zdorov'e naseleniya Altaiskogo kraya* [Nuclear tests and the health of the population of the Altai Territory]. Barnaul: AltGU, 1993. Vol. 2, b. 2. P. 104–117.

Koveshnikov M. I. Prostranstvennoe raspredelenie zoobentosa v vodotokakh basseina r. Biya (Altay) [Spatial distribution of zoobenthos in the watercourses of the river basin. Biya (Altai)]. *Biol. vnutr. vod* [Inland Water Biology]. 2010. No. 3. P. 66–74.

Koveshnikov M. I., Krylova E. N. Zoobentos litorali Teletskogo ozera i svyazannykh s nei rek [Zoobenthos of the littoral of Lake Teletskoye and its rivers]. *Gornye ekosistemy Yuzhnoi Sibiri: izucheniye, okhrana i ratsional'noe prirodopol'zovanie*: Mat. konf. [Mountain ecosystems of Southern Siberia: study, protection and rational nature management. Proceed. conf.]. Barnaul, 2005. Iss. 1. P. 302–306.

Koveshnikov M. I., Krylova E. N. Zoobentos litorali Teletskogo ozera [Zoobenthos of the littoral of Lake Teletskoy]. *Polzunovskii vestnik* [Polzunovsky Bull.]. 2004. No. 2. P. 162–169.

Koveshnikov M. I., Krylova E. N. Sovremennoe sostoyanie bentofauny Teletskogo ozera [The current state of benthic fauna of Lake Teletskoy]. *Izucheniye i okhrana prirody Altae-Sayanskoi gornoj strany*: Mat. konf. [Study and conservation of the Altai-Sayan mountain country: Proceed. conf.]. Gorno-Altaysk: GAGU, 2002. P. 65–66.

Kruglova V. M. K biologii vodoemov basseina na r. Chul'chi [To the biology of reservoirs of the basin on the river. Chulchi]. *Trudy TGU* [Trans. TSU]. Tomsk: TGU, 1950a. Vol. 111. P. 67–87.

Kruglova V. M. Lichinki tendipedid basseina r. Chul'chi [Larvae of the tendipid of the river basin. Chulchi]. *Trudy TGU* [Trans. TSU]. 1950b. Vol. 111. P. 127–135.

Kruglova V. M. Materialy po faune lichinok tendipedid vodoemov Altaya [Materials on the fauna of larvae of the tenpidids of Altai water bodies]. *Zametki po faune i flore Sibiri* [Notes on the Fauna and Flora of Siberia]. Tomsk: TGU, 1949. Iss. 7. P. 39–44.

Krylova E. N. Vidovoi sostav oligokhet Teletskogo ozera [Species composition of the oligochaetes of Lake Teletskoy]. *Biol. raznoobrazie zhivotnykh Sibiri* [Biol. diversity of animals in Siberia]. Tomsk: TGU, 1998. P. 72–73.

Krylova E. N. Oligokhety gornyykh ozer Respubliki Altai [Oligochaetes of mountain lakes of the Altai Republic]. *Bioraznoobrazie, probl. ekol. Gornogo Altaya i sopedel'nykh regionov: nastoyashchee, proshloe,*

budushchee: Mat. konf. [Biodiversity, environ. probl. of the Altai Mountains and adjacent regions: present, past, future: Proceed. conf.] Gorno-Altaysk: GAGU, 2016. P. 105–106.

Krylova E. N. Oligokhety kak postoyannyy komponent makrozoobentosa Teletskogo ozera [Oligokhety as a permanent component of macrozoobenthos of Lake Teletskoy]. *O sostoyanii i razvitii seti osobo okhranyemykh territorii v Respublike Altai*: Mat. konf. [On the status and development of the network of specially protected territories in the Republic of Altai: Proceed. conf.]. Gorno-Altaysk: Altayskii gos. prirod. zapovednik, 2007. P. 164–169.

Krylova E. N. Oligokhety ozer ploskogor'ya Ukok i Dzhulukul'skoi kotloviny [Oligokhety lakes of the Ukok plateau and the Dzhulukul basin]. *Ozernye ekosistemy: biol. protsessy, antropogennaya transformatsiya, kachestvo vody*: Mat. II Mezhdunar. konf. (22–26 sent. 2003 g.) [Lake ecosystems: biol. processes, anthropogenic transformation, water quality: Proceed. II int. conf. (Sept. 22–26, 2003)]. *Narochny*, 2003. P. 445–448.

Krylova E. N. Taksonomicheskii sostav oligokhet Teletskogo ozera [Taxonomic composition of Lake Teletskoy oligochaetes]. *Osennee zool. sessii pamyati I. I. Shmal'gauzena*: Mat. konf. [Autumn zool. sessions in memory of I. I. Shmal'gauzen: Proceed. conf.]. Novosibirsk, 2004. P. 43–54.

Kuzmenkin D. V. Ekologo-faunisticheskaya kharakteristika presnovodnykh mollyuskov basseina Verkhnei Obi [Ecological and faunistic characteristics of freshwater mollusks in the Upper Ob basin]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Tomsk, 2015. 22 p.

Lepneva S. G. Donnaya fauna Teletskogo ozera [The bottom fauna of Lake Teletskoy]. *Tr. Zool. in-ta AN SSSR* [Zool. Inst. AS of the USSR]. 1949. Vol. 7, iss. 4. P. 7–118.

Lepneva S. G. Zhizn' v ozerakh [Life in the lakes]. *Zhizn' presnykh vod SSSR* [Life of fresh waters of the USSR]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1950a. Vol. 3. P. 257–552.

Lepneva S. G. K izucheniyu donnoi fauny Verkhnei Obi [To the study of bottom fauna of the Upper Ob]. *Uchen. zap. Gos. gidrol. in-ta* [Proceed. Hydrol. St. Inst.]. 1930. Vol. 3. P. 121–194.

Lepneva S. G. Lichinki rucheinikov basseina reki Chul'chi [Larvae of caddis flies of the Chulchi River basin]. *Mat. po gidrobiol. basseina reki Chul'chi (Vostochnyi Altai)* [Mat. on hydrobiol. of the Chulchi River basin (Eastern Altai)]. Tomsk: TGU, 1950b. P. 119–127.

Lepneva S. G. Lichinki rucheinikov v ozerakh Katunskikh Al'p [Larvae of caddis flies in the lakes of the Katun Alps]. *Issled. ozer SSSR* [Study of lakes in the USSR]. Leningrad: GGI, 1935. Iss. 8. P. 263–267.

Lepneva S. G. Teletskoe ozero kak sreda obitaniya ryb [Lake Teletskoy as a fish habitat]. *Zametki po faune i flore Sibiri* [Notes on the Fauna and Flora of Siberia]. Tomsk, 1966a. Iss. 19. P. 3–26.

Lepneva S. G. Fauna SSSR. Rucheiniki. Lichinki i kukolki podotryada Kol'chatoshchupikovykh (Annulipalpia) [Fauna of the USSR. Caddies. Larvae and pupae of the suborder Ringworm (Annulipalpia)]. Moscow; Leningrad: Nauka, 1966b. Vol. II, iss. 1. 550 p.

Lepneva S. G. Fauna SSSR. Rucheiniki. Lichinki i kukolki podotryada Tsel'noshchupikovykh (Integripalpia) [Fauna of the USSR. Caddies. Larvae and pupae of the suborder All-palp-billed (Integripalpia)]. Moscow; Leningrad: Nauka, 1966b. Vol. II, iss. 2. 563 p.

Lipina N. N. K faune Chironomidae basseina r. Obi [To the fauna of the Chironomidae of the river basin. Obi]. *Izv. Gos. gidrol. in-ta* [Proceed. Hydrol. St. Inst.]. 1926. P. 17.

Lipina N. N. Lichinki tendipedid oz. Teletskogo, ego pritokov i reki Bii [Larvae of the tendipedid Lake Teletskoy, its tributaries and the Biya River]. *Tr. Zool. in-ta AN SSSR* [Trans. Zool. Inst. AS of the USSR]. 1949. Vol. 7, iss. 4. P. 193–212.

Makarchenko E. A., Rudneva L. V. Obzor khironomid (Diptera, Chironomidae) Gornogo Altaya [Overview of chironomids (Diptera, Chironomidae) of Altai]. *Zhivotnyi mir Altae-Sayanskoi gornoj strany*: Mater. konf. [Mountains animal kingdom of the Altai-Sayan Mountain country: Proceed. conf.]. Gorno-Altaysk: GAGU, 1994. P. 82–88.

Malevich I. I. K faune oligokhet Teletskogo ozera [To the fauna of the oligochaetes of Lake Teletskoy]. *Tr. Zool. inst. AN SSSR* [Tr. Zool. Inst. AS of the USSR]. 1949. Vol. 7, iss. 4. P. 119–123.

Maloletko A. M. Teletskoe ozero po issledovaniyam 1973–1975 gg. [Lake Teletskoye according to the research of 1973–1975]. Tomsk, 2007. 224 p.

Martynov A. V. Fauna Amphipoda Teletskogo ozera i ee proiskhozhdenie [Fauna of Amphipoda of Lake Teletskoye and its origin]. *Tr. Gos. gidrol. inst.* [Proceed. Hydrol. St. Inst.]. 1930. P. 29.

Martynov A. V. Ekologicheskie predposylki dlya zoogeografii presnovodnykh bentosnykh zhivotnykh [Ecological prerequisites for zoogeography of freshwater benthic animals]. *Russkii zool. zhurn.* [Russ. Zool. J.]. 1929. Vol. IX. P. 3.

Mironova E. B. Zoobentos Novosibirskogo vodokhranilishcha [Zoobenthos of the Novosibirsk reservoir]. *Kompleksnye issled. Novosibirskogo vodokhranilishcha. Trudy Zapadno-Sibirskogo regional'nogo nauchno-issled. inst.* [Zoobenthos of the Novosibirsk reservoir. Integrated research of the Novosibirsk reservoir. Trans. of the West Siberian Regional Research Institute]. Moscow: Gidrometeoizdat, 1985. Iss. 70. P. 109–119.

Miseiko G. N. Zoobentos Gilevskogo i Sklyuikhinskogo vodokhranilishch basseina r. Alei Altaiskogo kraya [Zoobenthos of the Gilevsky and Sklyuikhinsky reservoirs of the river basin. Alley of the Altai Territory]. *Ryboproduktivnost' ozer Zapadnoi Sibiri* [Fish Productivity of Lakes in Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka, 1991. P. 97–99.

Miseiko G. N. Zootsenozy raznotipnykh vodnykh ob'ektov yuga Zapadnoi Sibiri [Zoocenoses of diverse water bodies of the south of Western Siberia]. Barnaul: Azbuka, 2003. 204 p.

Miseiko G. N., Gamayunova O. S. K faune presnovodnykh bespozvonochnykh nekatorykh vodnykh ob'ektov Severo-Zapadnogo Altaya [To the fauna of freshwater invertebrates of some water bodies of the North-West Altai]. *Ekol. risk: Tez. dokl. vseros. konf.* [Ecological risk. Proceed. All-Russ. conf.]. Irkutsk, 2001. P. 173.

Miseiko G. N., Koveshnikov M. I. K faune rucheinikov Gornogo Altaya [To the fauna of caddis flies of Gorny Altai]. *Sostoyaniye vodnykh ekosistem Sibiri i perspek-*

tivy ikh ispol'zovaniya: Tez. dokl. konf. (22–23.01.1998) [State of Siberian water ecosystems and prospects for their use: Abs. conf. (22–23.01.1998)]. Tomsk, 1998. P. 291–293.

Papina T. S., Artem'eva S. S., Temerev S. V. Oso-
bennosti migratsii rtuti v basseine Katuni [Features
of mercury migration in the Katun basin]. *Vodnye resursy*
[Water Resources]. 1995a. Vol. 22, no. 1. P. 60–66.

Papina T. S., Temerev S. V., Eyrikh S. S. Rtut' v bas-
seine reki Tom' (Zapadnaya Sibir') [Mercury in the Tom
river basin (Western Siberia)]. *Khimiya v interesakh*
ustoichivogo razvitiya [Chemistry in the Interests
of Sustainable Development]. 1995b. Vol. 3, no. 1–2.
P. 143–149.

Petkevich A. N., loganzen B. G. Perspektivy rybnogo
khozyaystva Verkhnei Obi v svyazi s gidrostraitel'stvom
[Prospects for fisheries of the Upper Ob in connection
with hydro construction]. *Izv. Vsesoyuz. NII ozerogo i*
rybnogo khozyaystva [Izv. All-Union. Research Institute
of Lake and Fisheries]. 1958. Vol. 44. P. 5–27.

Petrov P. N. *Vodnye zhestkokrylye podotryada Ade-
phaga (Coleoptera) Urala i Zapadnoi Sibiri* [Aquatic
coleoptera of the suborder Adephaga (Coleoptera)
of the Urals and Western Siberia]: Summary of PhD
(Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 2004. 24 p.

Petrozhitskaya L. V., Rod'kina V. I. Diptera: Simuli-
idae v vodotokakh Yugo-Vostochnogo Altaya [Species
composition and distribution of midges (Diptera: Simu-
liidae) in watercourses of the South-East Altai]. *Zool.*
zhurn. [Zool. J.]. 2007. Vol. 86, no. 7. P. 831–838.

Petrozhitskaya L. V., Rod'kina V. I. Prostranstvennoe
raspredelenie moshek (Diptera: Simuliidae) v basseine
gornoi reki Sema Severnogo Altaya [Spatial distribution
of midges (Diptera: Simuliidae) in the basin of the moun-
tain river Sema of Northern Altai]. *Biol. vnutr. vod* [Inland
Water Biology]. 2009. No. 1. P. 36–44.

Petrozhitskaya L. V., Rudneva L. V. Drift lichinok dvu-
krylykh nasekomykh v gornom vodotoke Altaya [Drift
of dipteran insect larvae in the Altai mountain water-
course]. *Sib. ekol. zhurn.* [Sib. Ecol. J.]. 2000. Vol. 7,
no. 4. P. 439–443.

Pirozhnikov P. L. K istorii izucheniya bentosa krup-
nykh rek Sibiri [On the history of the study of benthos
of large rivers of Siberia]. *Gidrobiol. zhurn.* [Hydrobiol.
J.]. 1986. Vol. 22, no. 6. P. 89–93.

Pomerantseva D. P., Selezneva M. V. Kormovaya
baza ryb Novosibirskogo vodokhranilishcha i sostoya-
nie ikh gidrologicheskogo rezhima [Forage base for fish
of the Novosibirsk reservoir in connection with a change
in its hydrological regime]. *Sostoyanie vodnykh eko-*
sistem Sibiri i perspektivy ikh ispol'zovaniya [State of Si-
berian water ecosystems and prospects for their use].
Tomsk: TGU, 1998. P. 297–299.

Popov P. A., Ermolaeva N. I., Kipriyanova L. M., Mi-
trofanova Ye. Yu. Sostoyanie gidrobiotsenozov vysoko-
gorii Altaya [The state of hydrobiocenoses of the high
mountains of Altai]. *Sib. ekol. zhurn.* [Sib. Ecol. J.].
2003. Vol. 10, no. 2. P. 181–192.

Popova A. N. K faune strekoz basseina Teletskogo
ozera [To the fauna of dragonflies in the basin of Lake
Teletskoy]. *Issl. ozer SSSR* [Study of lakes in the USSR].
1933. Vol. 3. P. 129–135.

Reka Barnaulka: ekologiya, flora i fauna basseina
[Barnaulka River: ecology, flora, and fauna of the basin].
Ed. M. M. Silant'yeva. Barnaul: AltGU, 2000. 224 p.

Romanova G. P. K izucheniyu zooplanktona i zoo-
bentosa verkhnego techeniya reki Obi [On the study
of zooplankton and zoobenthos in the upper reaches
of the Ob River]. *Trudy TGU* [Trans. TSU]. 1963. Vol. 152.
P. 117–125.

Rudneva L. V. Amfibioticheskie nasekomye basseina
r. Katun' [Amphibiotic insects of the river basin. Katun].
Zhivotnyi mir Altae-Sayanskoi gornoj strany: Mater. konf.
[Animal world of Altai-Sayan Mountain country: Pro-
ceed. conf.]. Gorno-Altaysk: GAGU, 1993. P. 36–37.

Rudneva L. V. Zoobentos gornyx vodotokov bas-
seina Verkhnei Obi [Zoobenthos of mountain streams
in the Upper Ob basin]: Summary of PhD (Cand. of Biol.)
thesis. Krasnoyarsk, 1995. 24 p.

Rudneva L. V. Zoobentos rek basseina r. Katun'
[Zoobenthos of the rivers of the river basin. Katun].
Geograficheskie probl. Altaiskogo kraya: tez. dokl. Ch. 2
[Geographic probl. of the Altai Territory: Abs. Part 2].
Barnaul, 1991. P. 22–24.

Rudneva L. V. Taksonomicheskii sostav i prostranst-
vennoe raspredelenie khironomid (Diptera, Chironomi-
dae) Teletskogo ozera i ego pritokov [Taxonomic com-
position and spatial distribution of chironomids (Diptera,
Chironomidae) of Lake Teletskoye and its tributaries].
Sib. ekol. zhurn. [Sib. Ecol. J.]. 2000. Vol. 2, no. 4.
P. 485–490.

Rudneva L. V., Krylova E. N., Koveshnikov M. I. Ben-
tosnye bespozvonochnye Teletskogo ozera [Benthic
invertebrates of Lake Teletskoy]. *Ekol. Yuzhnoi Sibiri –*
2000 god: Mat. konf. (Abakan, 27–28 noyabrya 1997 g.).
[Ecol. of Southern Siberia – 2000: Mat. conf. (Abakan,
Nov. 27–28, 1997)]. Krasnoyarsk: KrasGU, 1997. P. 74.

Rudneva L. V. Struktura bentosnykh soobshchestv
i soderzhaniye rtuti v lichinkakh amfibioticheskikh
nasekomykh vodotokov basseina r. Katuni [The struc-
ture of benthic communities and the mercury content
in the larvae of amphibiotic insects of watercourses
of the river basin. Katun]. *Sib. ekol. zhurn.* [Sib. Ecol.
J.]. 1997. Vol. 4, no. 2. 17. P. 167–172.

Ruzanova A. I. K izucheniyu khironomid Gornogo
Altaya [To the study of chironomids of the Altai Moun-
tains]. *Voprosy ekol. vodoemov i intensivifikatsii rybnogo*
khozyaystva Sibiri [Ecol. of reservoirs and intensification
of fisheries in Siberia.]. Tomsk: TGU, 1986. P. 27–32.

Ruzanova A. I. Lichinki khironomid vodoemov Za-
padnoi Sibiri i ikh rol' v pitanii ryb [Larvae of chironomids
of water bodies of Western Siberia and their role in fish
nutrition]. *Biol. resursy vnutr. vodoemov Sibiri i Dal'nego*
Vostoka [Biol. resources of inland water bodies of Sibe-
ria and the Far East]. Moscow: Nauka, 1984. P. 144–163.

Selezneva M. V. Zoobentos Novosibirskogo vodo-
khranilishcha (struktura, raspredelenie, troficheskie
svyazi) [Zoobenthos of the Novosibirsk reservoir (struc-
ture, distribution, trophic connections)]. *Sovr. probl.*
gidrobiol. Sibiri: tez. dokl. [Current probl. of hydrobiol.
of Siberia: Abs.]. Tomsk: TGU, 2001. P. 71–72.

Selezneva M. V. Otsenka sovremennogo ekologiche-
skogo sostoyaniya Novosibirskogo vodokhranilishcha
po strukturno-funktsional'nym pokazatelyam soob-
shchestv makrozoobentosa [Assessment of the current

ecological state of the Novosibirsk reservoir according to structural and functional indicators of macrozoobenthos communities]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Novosibirsk, 2005. 21 p.

Sokolov I. I. K poznaniyu fauny gidrokarin Teletskogo ozera [To the knowledge of the fauna of the hydrocarine of Lake Teletskoy]. *Tr. Zool. in-ta AN SSSR* [Tr. Zool. Inst. AS of the USSR]. 1949. Vol. 7, iss. 4. P. 132–138.

Yanygina L. V. Ekologicheskie posledstviya deyatelnosti gornodobyvayushchikh predpriyatii dlya donnykh soobshchestv vodotokov Altaya [Ecological consequences of mining enterprises for bottom communities of Altai watercourses]. *Vestnik KazNU. Ser. ekol.* [Bull. of KazNU. Ecol. ser.]. 20126. No. 1(33). P. 216–219.

Yanygina L. V. Etapy formirovaniya i sovremennoe sostoyanie fauny mollyuskov Novosibirskogo vodokhranilishcha [Stages of formation and current state of the mollusk fauna of the Novosibirsk reservoir]. *Ekol. [Ecol.]*. 20116. No. 1. P. 73–76.

Yanygina L. V. Fitofil'nye zootsenozy Teletskogo ozera [Phytophilic zoocenoses of Lake Teletskoye]. *Sib. ekol. zhurnal* [Sib. Ecol. J.]. 2013. No. 3. P. 367–372.

Yanygina L. V. Makrozoobentos kak pokazatel' ekologicheskogo sostoyaniya gornyykh vodotokov [Macrozoobenthos as an indicator of the ecological state of mountain streams]. *Ekol. [Ecol.]*. 2017. No. 2. P. 141–146. doi: 10.1134/S1067413617020114

Yanygina L. V. Sovremennoe sostoyanie i mnogoletnyaya dinamika zoobentosa Novosibirskogo vodokhranilishcha [Current state and long-term dynamics of zoobenthos of the Novosibirsk reservoir]. *Biol. vnutr. vod* [Inland Water Biology]. 2011a. No. 2. P. 65–70.

Yanygina L. V. Struktura soobshchestv makrobespozvonochnykh vodotokov basseina r. Charysh [Community structure of macroinvertebrate watercourses in the river basin. Charysh]. *Gornye ekosistemy Yuzhnoi Sibiri: izucheniye, okhrana i ratsional'noe prirodopol'zovanie*: Tr. Tigirekского zapoved. [Mountain ecosystems of Southern Siberia: study, protection and rational nature management: Tr. Tigirek reserve]. Barnaul, 20106. Iss. 3. P. 229–230.

Yanygina L. V. Vliyaniye dnouglubitel'nykh rabot na donnyye zootsenozy reki Chumysh [Influence of dredging on bottom zoocenoses of the Chumysh River]. *Vestnik AGAU* [Bull. Altai St. Agricultural Univ.]. 2010a. No. 6. P. 63–67.

Yanygina L. V. Zoobentos [Zoobenthos]. *Novosibirskoe vodokhranilishche* [Novosibirsk Reservoir]. Novosibirsk: SO RAN, 2012a. P. 25–27.

Yanygina L. V., Eyrikh S. S. Osobennosti vosstanovleniya soobshchestv makrobespozvonochnykh maloi reki Yarlyamry (Yugo-Vostochnyi Altai) posle prekrashcheniya dobychi rtuti [Features of restoration of macroinvertebrate communities of the small Yarlyamra river (South-East Altai) after the cessation of mercury mining]. *Bioraznoobrazie, probl. ekol. Gornogo Altaya i sopredel'nykh regionov: nastoyashchee, proshloe, budushchee*: Mat. konf. [Biodiversity, environmental problems of the Altai Mountains and adjacent regions: present, past, future: Proceed. conf.]. Gorno-Altaysk, 2016. P. 323–325.

Yanygina L. V., Krylova E. N. Zoobentos vysokogornyykh vodoyemov basseina Teletskogo ozera [Zooben-

thos of high-altitude water bodies in the basin of Lake Teletskoy]. *Mir nauki, kul'tury, obrazovaniya* [World of Science, Culture, Education]. 2008. No. 4. P. 18–20.

Yanygina L. V., Koveshnikov M. I., Krylova E. N., Marusin K. V. Prostranstvennoye raspredeleniye zoobentosa Teletskogo ozera [Spatial distribution of zoobenthos of Lake Teletskoy]. *Ozernye ekosistemy: biol. protsessy, antropogennaya transformatsiya, kachestvo vody*: Mat. konf. [Lake ecosystems: biological processes, anthropogenic transformation, water quality: Proceed. conf.]. Minsk: BGU, 2007. P. 274.

Yanygina L. V., Zarubina E. Yu., Burmistrova O. S., Mitrofanova E. Yu., Kim G. V., Kotovshchikov A. V., Krylova E. N., Koveshnikov M. I. Litoral'nye biotsenozy kak odin iz faktorov ustoichivosti ekosistemy Teletskogo ozera [Litoral biocenoses as one of the factors of ecosystem stability of Lake Teletskoy]. *Polzunovskii vestnik* [Polzunovsky Bull.]. 2005. No. 4. Ch. 2. P. 201–207.

Vdovina O. N., Bezmaternyykh D. M. Makrozoobentos vysokogornyykh ozer Russkogo Altaya [Macrozoobenthos of the high-altitude lakes of the Russian Altai]. *Sov. sostoyaniye vodnykh bioresursov*: Mat. 5-i mezhdunar. konf. (Novosibirsk, 27–29 noyabrya 2019 g.) [Current status of aquatic biol. resources: Proceed. 5th int. conf. (Novosibirsk, Nov. 27–29, 2019)]. Novosibirsk: NGAU, 2019. P. 23–25.

Vershinin V. K., Konovalova O. S., Fomenko L. A. Zoobentos nekotorykh vodoemov Altaya i ego rol' v pitanii introdutsirovannoi pelyadi [Zoobenthos of some reservoirs in Altai and its role in the nutrition of introduced peled]. *Biol. resursy Altaiskogo kraya i puti ikh ratsional'nogo ispol'zovaniya*: Sb. tez. konf. (Barnaul, 01–30 iyulya 1979 g.) [Biol. resources of the Altai territory and ways of their rational use]. Ekaterinburg: Poligrafist, 1979. P. 123–124.

Vesnina L. V., Zelentsov N. V., Ryzhakova O. G. Rybokhozyaistvennaya kharakteristika vysokogornogo ozera Zerlyukol'-Nur Kosh-Agachskogo raiona Respubliki Altai [Fisheries characteristics of the high-mountain lake Zerlyukol-Nur of the Kosh-Agachsky region of the Altai Republic]. *Vestnik NGAU* [Bull. Novosibirsk St. Agricultural Univ.]. 2012. No. 4. P. 45–48.

Vinarskiy M. V. Ocherk istorii izucheniya presnovodnoi malakofauny Sibiri (konets XVIII – seredina XX vv.) [Essay on the history of the study of the freshwater small-fauna of Siberia (late XVIII – mid XX centuries)]. *Ruthenica*. 2010. Vol. 20, no. 1. P. 45–67.

Vizer A. M. Akklimatizatsiya baykal'skikh gammarid i dal'nevostochnyykh mizid v Novosibirskom vodokhranilishche [Acclimatization of Baikal gammarides and Far Eastern mysids in the Novosibirsk reservoir]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Tomsk, 2006. 21 p.

Vizer A. M. Vliyaniye urovnennogo rezhima na soobshchestva zoobentosa v litorali Novosibirskogo vodokhranilishcha [Influence of the level regime on zoobenthos communities in the littoral of the Novosibirsk reservoir]. *Vodnye i ekol. probl. Sibiri i Tsentral'noi Azii* [Water and environ. probl. of Siberia and Central Asia]. Barnaul: IVEP SO RAN, 2017. P. 40–47.

Vizer A. M. Zoobentos osushennoi zony Novosibirskogo vodokhranilishcha [Zoobenthos of the drained zone of the Novosibirsk reservoir]. *Sib. ekol. zhurnal* [Sib. Ecol. J.]. 2011. No. 1. P. 69–75.

Vodoemy Altaiskogo kraya [Water bodies of the Altai Territory]. Ed. V. P. Solovov. Novosibirsk: Nauka, 1999. 285 p.

Vostrova L. G., Istomina A. G., Aymanova K. G. Vidoi sostav khironomid Teletskogo ozera [Species composition of chironomids of Lake Teletskoy]. *Mesto i rol' dvukrylykh nasekomykh v ekosistemakh*: Tez. dokl. nauchn. konf. [The place and role of dipterans in ecosystems: Proceed. sci. conf. St. Petersburg]. St. Petersburg, 1999. 35 p.

Zaloznyi N. A., Vorob'yev D. S. Oligokhety i piyavki vodoemov Zapadnoi Sibiri (sbor i obrabotka materiala v polevykh i laboratornykh usloviyakh) [Oligochaetes and leeches of water bodies in Western Siberia (collection and processing of material in field and laboratory conditions)]. Tomsk: TGU, 2006. 216 p.

Zaloznyi N. A. Rol' oligokhet i piyavok v ekosistemakh vodoemov Zapadnoi Sibiri [The role of oligochaetes and leeches in the ecosystems of reservoirs in Western Siberia]. *Biol. resursy vnutr. vodoemov Sibiri i Dal'nego Vostoka* [Biol. resources of inland reservoirs of Siberia and the Far East]. Moscow: Nauka, 1984. P. 24–143.

Zaloznyi N. A., Krylova E. N. Sostav i struktura soobshchestva oligokhet ozera Teletskoe [The composition and structure of the oligochaete community of Lake Teletskoye]. *Zadachi i probl. razvitiya rybnogo khozyaistva na vnutr. vodoemakh Sibiri* [Problems of the development of fisheries in the inland waters of Siberia]. Tomsk: TGU, 1996. P. 20–21.

Zapekina-Dul'keit Yu. I., Dul'keit G. D. Fauna vesnyanok (Plecoptera, Insecta) i ikh rol' v prirode vodoemov Sibiri [Fauna of spring flies (Plecoptera, Insecta) and their role in the nature of Siberian water bodies]. *Voprosy ekol. Tr. Gos. zapoved. "Stolby"* [Iss. of Ecol. Tr. Stolby St. Reserve]. 1980. Iss. XII. P. 53–90.

Zapekina-Dul'keit Yu. I. Vesnyanki (Plecoptera, Insecta) basseina Teletskogo ozera [Vesnyanka (Plecoptera, Insecta) of the Lake Teletskoy Basin]. *Voprosy ekol. Tr. Gos. zapoved. "Stolby"* [Iss. of Ecol. Tr. Stolby St. Reserve]. 1977. Iss. XI. P. 77–81.

Zapekina-Dul'keit Yu. I. Vesnyanki Severo-Vostochnogo Altaya [Spring flies, North-East Altai]. *Zametki po faune i flore Sibiri* [Notes on the Fauna and Flora of Siberia]. Tomsk: TGU, 1955. P. 30–38.

Zapekina-Dul'keit Yu. I. Tri novykh vida vesnyanok iz Gornogo Altaya i Sayan [Three new species of spring flies from Gorny Altai and Sayan]. *Entomol. obozrenie* [Entomol. Review]. 1960. Vol. XXXIX, iss. 3. P. 667–671.

Zarubina E. Yu., Yanygina L. V., Burmistrova O. S., Mitrofanova E. Yu., Kim G. V., Kotovshchikov A. V., Krylova E. N., Koveshnikov M. I. Litoral'nye biotsenozy kak odin iz faktorov ustoychivosti ekosistemy Teletskogo ozera [Litoral biocenoses as one of the factors of the ecosystem stability of Lake Teletskoy]. *Polzunovskii vestnik* [Polzunovsky Bull.]. 2005. No. 4. Ch. 2. P. 201–207.

Zarubina E. Yu., Mitrofanova E. Yu., Yanygina L. V., Burmistrova O. S., Kim G. V., Kotovshchikov A. V., Krylova E. N., Sokolova M. I. Sostav, struktura i osobennosti funktsionirovaniya litoral'nykh biotsenozov Teletskogo ozera [Composition, structure and functioning features of the littoral biocenoses of Lake Teletskoy]. *Biol. aspekty ratsion. isp-ya i okhrany vodoemov Sibiri: Mat. konf.* [Biol. aspects of the rational use and protection of reser-

voirs of Siberia: Proceed. conf.]. Tomsk: Litoprint, 2007. P. 145–155.

Zarubina E. Yu., Mitrofanova E. Yu., Yanygina L. V., Krylova E. N., Kim G. V., Kotovshchikov A. V., Burmistrova O. S. Strukturno-funktsional'naya organizatsiya litoral'nykh biotsenozov Teletskogo ozera [Structural and functional organization of the littoral biocenoses of Teletsky lakes]. *IX S'ezd Gidrobiol. o-va RAN* [IX Congress Hydrobiol. Society RAS]. Tol'yatti: IEVB RAN, 2006. Vol. 1. P. 170.

Zhadin V. I., Gerd S. V. Reki, ozera i vodokhranilishcha SSSR, ikh fauna i flora [Rivers, lakes and reservoirs of the USSR, their fauna and flora]. Moscow: Uchpedgiz, 1961. 598 p.

Zhil'tsova L. A. Materialy k poznaniyu fauny vesnyanok semeistva Leuctridae (Insecta, Plecoptera) Sibiri i Dal'nego Vostoka [Materials for the knowledge of the fauna of the spring grassflies of the family Leuctridae (Insecta, Plecoptera) of Siberia and the Far East]. *Vestnik zool.* [Bull. Zool.]. 1976. No. 5. P. 34–39.

Zhinkin L. N. Donnaya fauna ozer Katunskikh Al'p. O rybakh ozer Katunskikh Al'p [The bottom fauna of the lakes of the Katun Alps. About the fish of the lakes of the Katun Alps]. *Issled. ozer SSSR* [Study of lakes in the USSR]. Leningrad, 1935. Iss. 8. P. 274–293.

Gebler F. A. Notice sur le Musee de Barnaoul en Siberie. *Bulletin de la Societe Imperiale des Naturalistes de Moscou*. 1829a. Vol. 1(3). P. 51–59.

Gebler F. A. Lettre de Mr. de Cons. de College, Dr. de Gebler. *Bulletin de la Societe Imperiale des Naturalistes de Moscou*. 1829b. Vol. 1(5). P. 184–186.

Gorgulenko V. V., Yanygina L. V. Ecological and toxicological assessment of water and bottom sediments in the Novosibirsk Reservoir. *Water Resources*. 2014. Vol. 41, iss. 3. P. 294–301. doi: 10.1134/S0097807814030063

Michaelsen W. Eine neue Haplotaeniden-Art und andere Oligochaeten aus dem Telezkischen See im nordlichen Altai. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Hamburg*. 1903. Vol. 10(3). P. 1–7.

Middendorff A. Th. v. Mollusken. *Reise in den ausersten Norden und Osten Sibiriens*. Bd. 2, Th. 1. St. Petersburg: Kaiserliche Akademie der Wissenschaften, 1851. P. 163–465.

Vasiliev O. F., Papina T. S., Eyrikh S. S., Sukhenko S. A. Mercury in the Katun river basin: A case study of a naturally polluted system. *Global and Regional Mercury Cycles: Sources, Fluxes and Mass Balances*. Eds W. Baeyens, R. Ebinghaus, O. Vasiliev. Dordrecht: Springer, 1996. P. 273–284. doi: 10.1007/978-94-009-1780-4

Yanygina L. V. Community-level effects of a *Viviparus viviparus* L. (Gastropoda, Viviparidae) invasion in the Novosibirsk reservoir. *Limnology*. 2020. Vol. 21(1). P. 165–171. doi: 10.1007/s10201-019-00580-4

Yanygina L. V. Pathways of macroinvertebrate invasions in the Ob River basin (West Siberia). *Limnology*. 2017. Vol. 18. P. 243–249. doi: 10.1007/s10201-016-0511-x

Yanygina L. V. Phytophilous zoocenoses of Lake Teletskoye. *Contemporary Problems of Ecology*. 2013. Vol. 6, no. 3. P. 287–291. doi: 10.1134/S1995425513030141

Yanygina L. V. The current state and long-term changes of zoobenthos in the Novosibirsk. *Inland Water Biology*. 2011. Vol. 4, no. 2. P. 218–222. doi: 10.1134/S1995082911020210

Yanygina L. V. The Role of *Viviparus viviparus* (L.) (Gastropoda, Viviparidae) in formation of macrozoo-

benthos communities in the Novosibirsk Reservoir. *Russ. J. Biol. Invasions*. 2012. Vol. 3, no. 1. P. 64–70. doi: 10.1134/S2075111712010146

Received January 29, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Вдовина Ольга Николаевна

научный сотрудник лаборатории гидробиологии, к. б. н.
Институт водных и экологических проблем СО РАН
ул. Молодежная, 1, Барнаул, Россия, 656038
эл. почта: olgazhukova1984@yandex.ru
тел.: (3852) 364681, 89132312113

Яныгина Любовь Васильевна

и. о. заведующей лаб. гидробиологии, д. б. н., доцент
Институт водных и экологических проблем СО РАН
ул. Молодежная, 1, Барнаул, Россия, 656038
эл. почта: yan_lv@mail.ru
тел.: (3852) 364681, 89609558632

Безматерных Дмитрий Михайлович

заместитель директора по научной работе, д. б. н., доцент
Институт водных и экологических проблем СО РАН
ул. Молодежная, 1, Барнаул, Россия, 656038
эл. почта: bezmater@mail.ru
тел.: (3852) 666507, 89609573287

CONTRIBUTORS:

Vdovina, Olga

Institute for Water and Environmental Problems,
Siberian Branch, Russian Academy of Sciences
1 Molodezhnaya St., 656038 Barnaul, Russia
e-mail: olgazhukova1984@yandex.ru
tel.: (3852) 364681, +79132312113

Yanygina, Lyubov

Institute for Water and Environmental Problems,
Siberian Branch, Russian Academy of Sciences
1 Molodezhnaya St., 656038 Barnaul, Russia
e-mail: yan_lv@mail.ru
tel.: (3852) 364681, +79609558632

Bezmaternykh, Dmitry

Institute for Water and Environmental Problems,
Siberian Branch, Russian Academy of Sciences
1 Molodezhnaya St., 656038 Barnaul, Russia
e-mail: bezmater@mail.ru
tel.: (3852) 666507, +79609573287

УДК 597.553.2–52.6 (470.21)

ИЗУЧЕНИЕ ПРИЧИН ИЗМЕНЧИВОСТИ ВЕЛИЧИНЫ ОСТАТКА В НЕРЕСТОВЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ СЕМГИ (*SALMO SALAR* (L., 1758))

М. Ю. Алексеев, А. В. Ткаченко, А. П. Шкателов

*Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии (ПИНРО им. Н. М. Книповича), Мурманск, Россия*

Объектом исследования служил атлантический лосось (семга), относящийся к популяциям четырех рек Мурманской области – Колы, Туломы, Поноя и Варзуги. Изучены причины динамики численности повторно нерестующих особей в нерестовых популяциях семги в перечисленных реках посредством поиска статистически значимых связей величины остатка с абиотическими факторами. В качестве математического инструмента исследования использовали корреляционный анализ. Рассмотрены собственные и литературные данные о сроках ската вальчаков и возврате их на повторный нерест, а также возрастная структура остатка. Сопоставление межгодовых изменений величины остатка в разных популяциях не выявило синхронности в динамике этого показателя, что навело на мысль о существовании особых, индивидуальных для каждой популяции факторов, регулирующих численность повторно нерестующих лососей. Дальнейший анализ показал, что в одних случаях доля остатка демонстрировала слабую связь с температурой воды в море, в других – с температурой и уровнем воды в реке. В частности, на долю остатка в реках Кола и Варзуга большое влияние оказывает уровень воды, но это влияние знакопеременное: если в популяции семги реки Кола высокий уровень паводковых вод увеличивает долю остатка, то в Варзуге, напротив, снижает. Объяснением этому служат разные гидрологические показатели рек: в мелководной Варзуге высокий паводок приводит к ледовым заторам, которые способны привести к массовой гибели вальчаков. Доля лососей, нерестящихся повторно, зависит от общего состояния воспроизводства: чем выше пресс антропогенного воздействия, тем меньше относительная величина остатка и проще возрастная структура нерестового стада.

К л ю ч е в ы е с л о в а: атлантический лосось; корреляционный анализ; повторный нерест; смертность; температура; уровень.

M. Yu. Alekseev, A. V. Tkachenko, A. P. Shkatelov. STUDY OF THE CAUSES OF VARIATION IN THE PROPORTIONS OF RE-SPAWNING INDIVIDUALS IN ATLANTIC SALMON POPULATIONS (*SALMO SALAR* (L., 1758))

The Atlantic salmon belonging to populations of four rivers in the Murmansk Region – the Kola, the Tuloma, the Ponoy and the Varzuga, was the object of the study. The paper investigates the reasons for the population dynamics of re-spawning individuals in the spawning salmon populations in the said rivers by searching for statistically significant relationships between the proportion of re-spawning individuals and abiotic factors. Correlation analysis was used as the mathematical research tool. The authors

considered their own and literature data on the timing of downstream migration of kelts and their return to repeat spawning, as well as the age structure of the re-spawning sub-population. Comparison of interannual changes in the proportion of re-spawning individuals in different populations did not reveal any synchronism in the dynamics of this indicator. This fact suggests there exist factors specific to each population that regulate the number of re-spawning salmon individuals. Further analysis showed that in some cases the proportion of re-spawning individuals demonstrated a weak correlation with water temperature in the sea, in other cases – with temperature and water level in the river. In particular, water level has great influence on the proportion of re-spawning individuals in the Kola and Varzuga rivers, but this influence is alternating: while in the Kola River the number of re-spawning individuals in Atlantic salmon populations is increased by a high level of flood water, in the Varzuga River, on the contrary, it is decreased by this factor. The explanation lies in the different hydrological characteristics of the rivers: in the shallow Varzuga, high flood leads to ice clogging, which can cause a mass death of kelts. The number of re-spawning salmon depends on the overall state of reproduction: the higher the risk of anthropogenic impact, the smaller the relative number of re-spawning individuals, and the simpler the age structure of the spawning stock.

Key words: Atlantic salmon; correlation analysis; repeated spawning; mortality; temperature; level.

Введение

При изучении половозрелой части популяции принято выделять три типа ее структуры [Монастырский, 1953]. Первый тип состоит только из впервые нерестующих рыб, нерестовая популяция второго типа состоит из впервые и повторно нерестующих рыб, но величина остатка меньше величины пополнения. В нерестовых популяциях третьего типа величина остатка больше величины впервые нерестующих особей. Поскольку изменения численности популяции есть результат изменения соотношения интенсивности пополнения и убыли, то относительная величина остатка может вносить ощутимый вклад в воспроизводство популяции.

Атлантический лосось (*Salmo salar* (L., 1758)) в отличие от тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* относится к нерестовой популяции второго типа, поскольку не погибает после первого нереста поголовно. Часть отнерестившихся производителей выживает, снова скатывается в море, нагуливается, после чего возвращается в реку, где повторно нерестится. Редкие особи возвращаются на нерест многократно.

Интерес к этому явлению возник давно и был связан с попытками оценить его вклад в воспроизводство семги. В период первых исследований материал по повторно нерестующим особям получали с помощью мечения вальчаков и сбора массовых проб [Азбелев и др., 1956]. Уже на основании этих данных стало понятно, что доля повторно нерестующих лососей может значительно отличаться в популяциях разных рек. Попутно было установлено, что доля таких рыб в суточном улове в течение нерестового хода непостоянна.

Во второй половине XX в. на крупных лососевых реках Мурманской области был организован концентрированный лов семги при помощи рыбоучетных заграждений, чем обеспечивался наиболее полный количественный и качественный учет нерестовых мигрантов и сбор репрезентативных данных. Благодаря такому подходу удалось получить информацию о численности повторно нерестующей семги в ряде рек и тенденциях в ее динамике [Алексеев, Криксунов, 1999; Зубченко и др., 2007], выживаемости лососей после нереста и их миграциях, а также влиянии промысла [Азбелев и др., 1956; Мельникова, 1962; Бакштанский, Яковенко, 1976; Антонова, Чуксина, 1984].

Несмотря на хорошую изученность отдельных сторон жизни повторно нерестующих лососей, за рамками исследований остаются причины непостоянства численности остатка. Целью нашей работы стал поиск статистически значимых связей между динамикой доли повторно нерестующих особей в нерестовых популяциях семги с межгодовыми изменениями ряда факторов среды обитания.

Материалы и методы

Материалом для работы служили нерестовые мигранты атлантического лосося. Использованы собственные и ретроспективные промыслово-биологические данные, собранные в реках Тулома, Кола (бассейн Баренцева моря), Варзуга и Поной (бассейн Белого моря) в период с 1987 по 2018 г. Географическое положение рек приведено на карте-схеме (рис.).

Сбор информации в реках Кола и Варзуга осуществляли на рыбоучетных заграждениях,



Схема расположения рек Кола, Тулома, Поной и Варзуга

Location of the Kola, Tuloma, Ponoy and Varzuga Rivers

ежегодно устанавливаемых в нижнем течении рек на протяжении всего нерестового хода, ежедневно либо через день-два. В р. Поной общую численность семги и долю повторно нерестующих лососей определяли при осуществлении любительского лова методом повторной поимки [Arnason et al., 1996]. Отлов лососей в р. Тулома осуществляли на ловушке рыбопускного сооружения Нижне-Туломской ГЭС.

Всю рыбу просчитывали, отбирали чешую для определения возраста. Повторно нерестующих особей идентифицировали по наличию на чешуе так называемой «нерестовой метки» – узкой концентрической полосы «стертых» склеритов по бывшему краю чешуи [Мартынов, 1987]. Долю таких рыб определяли соотношением их числа к общей численности нерестового стада ежегодно.

Для выявления причин, влияющих на относительную численность лососей, нерестующих повторно, использованы многолетние данные по среднегодовой температуре воды в Баренцевом море на разрезе «Кольский меридиан» в слое 0–50 м. Этот показатель уже длительное время широко используется в прогнозировании численности промысловых видов рыб, являясь интегральным фактором, определяющим интенсивность биологических процессов во всех звеньях трофической цепи [Ижевский, 1964]. Кроме того, исследовано влияние среднемесячных показателей температуры и уровня воды в реках с использованием всех доступных данных, полученных от Мурманского областного Гидрометцентра.

Поиск математических зависимостей осуществляли посредством корреляционного анализа, который является надежным методом для линейных связей. Степень выраженности связи

между изучаемым показателем и независимой переменной определялась коэффициентом корреляции r . Полагалось, что величина этого коэффициента в диапазоне от 0,1 до 0,5 соответствует слабой связи, значения r от 0,5 до 0,7 соответствуют средней степени связи, а 0,7 и выше указывают на сильную связь между переменными [Лакин, 1968].

Результаты и обсуждение

Чаще всего повторно нерестующие лососи заходят в реки в начале нерестовой миграции, вместе с крупными впервые нерестующими особями. Наши наблюдения подтверждаются и выводами зарубежных исследователей: в большинстве случаев повторно нерестующие особи мигрировали в реку Тено и ее притоки раньше, чем их впервые нерестующие собратья [Niemela et al., 2006]. По этой причине в июньских уловах, реже в уловах первой декады июля, возрастной состав семги наиболее разнообразен и может включать до 20 и более возрастных комбинаций. В популяциях рек Поной и Варзуга, где основу нерестового стада составляет «осенняя» раса (лососи, которые заходят в реку с конца августа до декабря и нерестятся на следующий год), экземпляры, идущие на нерест повторно, могут встречаться в течение всего периода миграции.

Во всех популяциях доля остатка составляет от долей процента до нескольких процентов. Чаще всего повторно нерестующие особи встречаются в нерестовом стаде ежегодно, но в отдельные годы они отсутствуют. Медианное значение изучаемого показателя составило в популяции семги р. Тулома 0,7 %, р. Кола – 0,2 %, р. Варзуга – 2,4 %, р. Поной – 2,0 %.

Полученные данные схожи с результатами наблюдений ряда авторов. По сообщению Э. Йокикокко и Э. Ютила [Jokikokko, Jutila, 2005], в р. Симойоки (Финляндия, бассейн Балтийского моря) средняя доля лососей, нерестящихся повторно, составляет от 0,5 до 2,8 % в разные периоды, а в р. Лахаве (Новая Шотландия) колеблется в пределах 3–6 % [Hubley et al., 2008].

Говоря о причинах малой доли повторно нерестующих лососей, следует помнить, что семга является анадромным видом и ей свойственен сложный жизненный цикл: мальковый период она проводит в пресной речной воде, основной нагул и начало полового созревания – в соленой морской. По этой причине у семги, в отличие от жилых видов, выделяют два периода повышенной уязвимости. Первый совпадает по времени с ранним онтогенезом

(инкубация, выклев, переход на экзогенное питание, первая зимовка), второй – с перестройкой организма, направленной на обитание в гиперосмотической среде [Алексеев, 2003]. Принято считать, что выживаемость семги на этапе от покатной до нерестовой миграции составляет 5–10 %. После нереста семга совершает миграцию в море, испытывая, как и смолты, перестройку водно-солевого обмена с гиперосмотического на гипоосмотический. Вероятнее всего, этот процесс, сопряженный с повышенной смертностью, переживают и скатывающиеся в море отнерестившиеся особи (вальчаки), что и объясняет невысокий процент остатка. По сообщению Э. Л. Бакштанского и М. Я. Яковенко [1976], выживаемость семги после нереста в реке высокая: в р. Варзуга скатывается 20–40 % от всех зашедших в реку лососей, выживаемость в море гораздо меньше – 3,7 %. Основной причиной гибели является крайняя истощенность вальчаков после нереста.

После нереста и зимовки скатывающиеся лососи имеют своеобразный внешний вид, отличающий их от анадромных лососей: они очень худые, на фоне прогонистого тела голова и хвостовой плавник кажутся неестественно большими. Чешуя серебристого цвета, но не так легко отстает от тела, как у недавно зашедшего в реку лосося. Начало ската вальчаков в р. Варзуга наблюдается весной после ледохода и продолжается до июля. До конца июля отмечаются поимки меченых в р. Варзуга вальчаков в пределах Белого моря. Среди таких рыб чаще встречаются самки [Мельникова, 1962]. Значительная их часть в короткие сроки покидает Белое море, мигрируя вдоль Зимнего берега. Пути катадромной миграции вальчаков совпадают с путями миграции смолтов. Вальчаки как бы повторяют свой прошлогодний путь к нерестилищам в обратном направлении, стараются уйти через Горло Белого моря на обычные для семги районы нагула в Баренцевом, реже в Норвежском морях [Бакштанский, Яковенко, 1976]. С учетом того, что средняя скорость миграции составляет 16 км/сутки, за один месяц семга способна преодолеть расстояние в 500 км. Миграция вальчаков может состояться не только весной, но и осенью, сразу после нереста. Так, по мнению финских ученых, время миграции вальчаков атлантического лосося является результатом адаптивного использования среды обитания в зависимости от физического состояния по окончании нереста. Особи с низкими запасами энергии рано мигрируют в опасную, но продуктивную морскую среду обитания, тогда как экземпляры с большими запасами энергии остаются в без-

опасной, но менее продуктивной среде обитания [Halttunen et al., 2013].

Возрастной состав повторно нерестующих лососей на первый взгляд достаточно разнообразен за счет комбинаций разного речного и морского возраста рыб. Но из всего этого многообразия можно выделить две основные, наиболее часто встречающиеся группы. К первой группе относятся лососи, скатившиеся после первого нереста в море весной, совершившие непродолжительный морской нагул и вернувшиеся летом того же года. Чаще всего это рыбы в возрасте: $2+1+Sm+$, $3+1+Sm+$, $4+1+Sm+$, $5+1+Sm+$, $2+2+Sm+$, $3+2+Sm+$, $4+2+Sm+$, $5+2+Sm+$. Общее обозначение $R+SW+SM+$. Здесь R – речной мальковый период, SW – период морского нагула, SM – нерестовая метка. Доля таких рыб среди всех повторно нерестующих составляет 70–80 % в р. Тулома (наши данные) и 97–98 % в р. Варзуга [Лысенко, Берестовский, 1999]. Вторая группа объединяет производителей, которые после первого нереста и ската провели полный год в море, нагуливаясь в традиционных отдаленных районах Северной Атлантики. В этом случае обозначение возраста выглядит, например, так: $2+1+Sm+1+$, $3+2+Sm+1+$, а в общем виде $R+SW+SM+1+$. Лососей в таком возрасте – от 2 до 30 % от общей численности остатка. Крайне редко в уловах встречаются лососи с двумя нерестовыми метками или с перерывом в два года между нерестами: $R+SW+SM+1+SM+$, $R+SW+SM+2+$.

На основании собственных и литературных данных мы обобщили информацию об особенностях биологии атлантического лосося, достаточную для определения временных интервалов, в течение которых повторно нерестующая семга может быть наиболее уязвима к тем или иным условиям среды.

Прежде всего мы предприняли попытку установить, не имеет ли многолетняя динамика численности повторно нерестующих особей общих тенденций. Простое попарное сопоставление исследуемого показателя не выявило статистически значимых связей и синхронности изменений доли остатка во всех четырех популяциях.

Следующим шагом стал поиск статистически значимых связей между долей остатка и среднегодовой температурой в Баренцевом море в слое 0–50 м в год, предшествующий повторному нересту. Результат приводится в таблице. В популяциях лосося рек Кола, Тулома и Поной коэффициенты корреляции оказались небольшими (0,19, 0,18 и –0,37 соответственно), а в популяции р. Варзуга наблюдалась

Коэффициенты корреляционной связи доли остатка с гидрологическими показателями

Coefficients of the correlation relationship of the re-spawners to hydrological indicators

Фактор среды Environmental factor	Коэффициенты корреляции Correlation coefficients			
	Кола Kola	Тулома Tuloma	Поной Ponoy	Варзуга Varzuga
Температура моря в год нереста / Temperature of the sea in the year of spawning (°C)	–0,19	0,00	–0,07	–0,57
Температура моря в предшествующий нересту год / Temperature of the sea in the year preceding spawning (°C)	0,19	0,18	–0,37	–0,65
Температура реки в июне в год нереста / Temperature of the river in June in the year of spawning (°C)	0,26	0,25	–0,40	–0,24
Температура реки в июле в год нереста / Temperature of the river in July in the year of spawning (°C)	0,53	–0,20	–0,18	0,42
Уровень реки в апреле в год нереста River level in April in the year of spawning	0,48	н/д no data	н/д no data	–0,65
Уровень реки в мае в год нереста River level in May in the year of spawning	0,60	н/д no data	н/д no data	–0,44
Уровень реки в июне в год нереста River level in June in the year of spawning	0,40	н/д no data	н/д no data	–0,30

средняя связь ($r = -0,65$). Температура моря в год нерестовой миграции и нереста оказывает почти такой же эффект: в одной лишь популяции лосося реки Варзуга выявлена статистически значимая связь величины доли остатка с этой переменной ($r = -0,57$).

Интересно, что зависимость обратная, то есть по мере повышения температуры уменьшается доля лососей, возвращающихся на нерест повторно. Изначально мы полагали, что выживаемость вальчаков, по аналогии с выживаемостью смолтов, положительно связана с температурными условиями в море.

Речные температуры также не оказывают выраженного влияния на динамику доли остатка (см. табл.). Только в р. Кола июльская температура в год нереста продемонстрировала средней силы связь с зависимой переменной ($r = 0,53$). Возможно, обнаруженная зависимость носит случайный характер. У атлантического лосося р. Кола к концу второго десятилетия 2000-х годов наблюдаются заметные изменения большинства популяционных характеристик. Негативную роль в выявленных изменениях популяционных характеристик играют антропогенные факторы, такие как незаконный лов и искусственное воспроизводство. Совокупное воздействие этих факторов могло привести к нарушению структуры популяции и изменению сроков миграции [Зубченко и др., 2003; Алексеев и др., 2018].

Самое выраженное влияние на динамику доли повторно нерестующей семги оказывает уровневый режим. Высота уровня реки в весенний период отражает интенсивность паводка. Как правило, паводок в реках бассейна

Баренцева моря приходится на май, в реках бассейна Белого моря, расположенных южнее, – на апрель. Сила паводка определяет интенсивность схода льда. В р. Кола обнаружена средняя положительная корреляционная связь величины остатка и уровня воды в мае в год нереста ($r = 0,60$), в р. Варзуга связь также была выраженной, но только с уровнем реки в апреле и с обратным знаком ($r = -0,65$) (см. табл.).

Объяснение разнонаправленному влиянию паводка на динамику доли остатка следует искать в гидрологических особенностях рек. Кола в верхнем течении представляет собой короткие и сильно порожистые протоки, соединяющие русловые озера; здесь пороги следуют непрерывно, лишь изредка разъединяясь небольшими плесами. Среднее и нижнее течение реки характеризуется протяженными порожистыми участками и глубокими плесами [Зубченко и др., 2003]. Холмистый ландшафт приводит к резкому подъему воды в паводок и быстрому сходу льда. Это обстоятельство можно рассматривать в качестве благоприятного фактора, поскольку вальчаки используют энергию потока для скорейшего ската в море. Кроме того, эстуарная зона Кольского залива, куда впадает р. Кола, за счет большого количества речной воды распресняется, что способствует постепенному переходу на гипоосмотический тип водно-солевого обмена.

Варзуга отличается особым гидрологическим режимом. На большем протяжении русло этой реки мелководное, состоит из череды мелких перекатов, которые перемежаются с неглубокими плесами. В период весеннего

паводка при высоком уровне воды массы льда часто образуют значительные заторы. Во избежание наводнений в черте села Варзуга часто разрушают лед при помощи взрывов. Согласно наблюдениям ряда авторов, возврат в реку семги на повторный нерест зависит от силы весеннего ледохода: если ледоход мощный, то погибает много отнерестившейся и ослабленной рыбы. Например, от нерестового стада 1981–1982 гг. численностью 12,9 тыс. экз. на повторный нерест пришло 6,6 %, а от отнерестившихся в 1987–1988 гг. лососей численностью 85,0 тыс. экз. – только 1,8 % [Лысенко, 1994]. В 1997 г. от богатого по численности отнерестившегося стада повторно вернулись в реку всего 0,5 % производителей [Лысенко, Берестовский, 1999]. С. М. Калюжин [2004] также называет ледовые явления причиной высокой смертности отнерестившейся семги. По свидетельству автора, часто рыба гибнет весной следующего после нереста года по причине движения льда. На других реках подобных экстремальных ледовых явлений почти никогда не наблюдается.

Вероятнее всего, доля остатка среди нерестового стада атлантического лосося зависит от общего состояния воспроизводства. В популяциях, которые не испытывают значительного пресса промысла и не подвержены иным вредным воздействиям антропогенного характера, наблюдается большее разнообразие возрастной структуры: присутствуют впервые нерестующие лососи старших возрастов и рыбы, нерестующие повторно, иногда многократно. Например, высокая доля повторных производителей наблюдается в популяциях атлантического лосося наиболее протяженных и продуктивных в отношении лосося рек Мирамичи (Канада) [Reid, Chaput, 2012], Тено (Финляндия, Норвегия) [Niemela et al., 2006]. Напротив, уменьшение вплоть до полного исчезновения лососей, нерестящихся повторно, наблюдаемое в реке Умба, является отражением глубокой и длительной депрессии численности этого вида вследствие пресса незаконного лова [Алексеев, Криксунов, 1999; Веселов и др., 2006; Зубченко и др., 2007].

В силу редкой встречаемости повторно нерестующие особи обычно не учитываются при разработке моделей прогноза численности [Алексеев, 2003]. Между тем известно, что при благоприятных условиях от одной отнерестившейся самки может вернуться до 15 потомков [Азбелев, 1958]. Поскольку практические действия по восстановлению запасов семги должны быть направлены на увеличение числа производителей, в первую очередь самок

[Алексеев, Зубченко, 2017], роль повторно нерестующих особей, представленных в основном самками, в воспроизводстве популяции атлантического лосося может быть очень весомой.

Заключение

Современное соотношение повторно нерестующей семги (остатка) и производителей, впервые мигрирующих на нерест (пополнения), в нерестовом стаде в реках Мурманской области представляется типичным для этого вида.

Отсутствие синхронности в динамике возврата на повторный нерест лососей в разные реки свидетельствует о наличии индивидуальных для каждой реки факторов, ответственных за формирование величины остатка. Не получено убедительных доказательств одинакового влияния речных и океанических температур, как и уровня воды в реках, на динамику доли повторно нерестующих особей в изучаемых популяциях, поскольку обнаруженные корреляционные связи не являются в одинаковой степени выраженными и однонаправленными для всех четырех рассмотренных популяций.

Доля остатка в нерестовом стаде семги зависит от общего состояния воспроизводства. В популяциях, наименее подверженных антропогенному воздействию, наблюдается большая доля повторно нерестующих лососей.

Литература

- Азбелев В. В. Некоторые данные по возврату семги от известного числа производителей // Научно-технический бюллетень ПИНРО. 1958. Т. 6, № 2. С. 53–55.
- Азбелев В. В., Громов Г. Д., Лагунов И. И. О повторном нересте семги // Вопросы ихтиологии внутренних водоемов. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР, 1956. С. 131–140.
- Алексеев М. Ю. Изучение динамики численности нерестового стада атлантического лосося реки Тулома с помощью математической модели // Вопросы рыболовства. 2003. Т. 4, № 2(14). С. 246–263.
- Алексеев М. Ю., Криксунов Е. А. Современное состояние стада семги реки Умба // Адаптация и эволюция живого населения полярных морей в условиях океанического перигляциала. Апатиты: КНЦ РАН, 1999. С. 224–231.
- Алексеев М. Ю., Зубченко А. В. Причины депрессивного состояния стада атлантического лосося реки Варзуга (Кольский полуостров) // Ученые записки ПетрГУ. 2017. Т. 163, № 2. С. 16–23.
- Алексеев М. Ю., Зубченко А. В., Николаев А. М., Шкателов А. П. Влияние заводского воспроизводства на динамику возрастной и половой структуры по-

пуляции атлантического лосося р. Кола (бассейн Баренцева моря) // Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования: Матер. II Всерос. науч. конф. с междунар. участием. СПб.: ГосНИОРХ, 2018. С. 20–26.

Антонова В. П., Чуксина Н. А. Влияние морского промысла на состояние запасов семги р. Печоры // Рыбное хозяйство. 1984. № 12. С. 25–29.

Бакштанский Э. Л., Яковенко М. Я. Миграция вальчаков атлантического лосося из р. Варзуга // Труды ВНИРО. 1976. Т. 33. С. 33–38.

Веселов А. Е., Зубченко А. В., Алексеев М. Ю., Калюжин С. М., Красовский В. В., Лупандин А. И. Депрессивное состояние воспроизводства атлантического лосося реки Умба и меры по его преодолению // Рыбное хоз-во. 2006. № 6. С. 81–84.

Зубченко А. В., Долотов С. И., Крылова С. С., Лазарева Л. В. Лососевые реки Кольского полуострова. Река Кола. Мурманск: ПИНРО, 2003. 66 с.

Зубченко А. В., Калюжин С. М., Веселов А. Е., Алексеев М. Ю., Красовский В. В., Балашов В. В., Аликов Л. В. Особенности воспроизводства атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в реке Умба (Кольский полуостров). Петрозаводск: Скандинавия, 2007. 164 с.

Ижевский Г. К. Системная основа прогнозирования океанологических условий и воспроизводства промысловых рыб. М., 1964. 166 с.

Калюжин С. М. Атлантический лосось Белого моря: проблемы воспроизводства и эксплуатации. Петрозаводск: ПетроПресс, 2004. 264 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1968. 288 с.

Лысенко Л. Ф. Массовая гибель семги в р. Варзуга // Рыбное хоз-во. 1994. № 4. С. 32.

Лысенко Л. Ф., Берестовский Е. Г. Лососи реки Варзуга. Препринт. Мурманск, 1999. 36 с.

Мартынов В. Г. Сбор и первичная обработка биологических материалов из промысловых уловов атлантического лосося. Сыктывкар: Коми науч. центр УРО АН СССР, 1987. 36 с.

Мельникова М. Н. Методика и результаты меченения вальчаков семги в р. Варзуга в 1958–1959 гг. // Научно-технический бюллетень ГосНИОРХ. 1962. № 15. С. 78–81.

Монастырский Г. Н. О типах нерестовых популяций у рыб. Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.: АН СССР, 1953. С. 295–305.

Arnason A. N., Kirby C. W., Schwarz C. J., Irvine J. R. Computer analysis of data from stratified mark-recovery experiments for estimation of salmon escapements and other populations // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1996. No. 2106. 37 pp.

Jokikokko E., Jutila E. Effect of fishing regulation on the occurrence of repeat spawners and age distribution of Atlantic salmon in a northern Baltic river // Article in Fisheries Management and Ecol. 2005. Vol. 12(5). P. 341–347. doi: 10.1111/j.1365-2400.2005.00457.x

Halttunen E., Jensen J. L. A., Næsje T. F., Davidson J. G., Thorstad E. T., Chittenden C. M., Hamel S., Primicerio R., Rikardsen A. H. State-dependent migratory timing of post-spawned Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2013. Vol. 70(7). P. 1063–1071. doi: 10.1139/cjfas-2012-0525

Hubley P. B., Amiro P. G., Gibson A. J. F., Lacroix G. L., Redden A. M. Survival and behaviour of migrating Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) kelts in river, estuarine, and coastal habitat // ICES J. Mar. Sci. 2008. Vol. 65. P. 1626–1634. doi: 10.1093/icesjms/fsn129

Niemela E., Orell P., Erkinaro J., Dempson J. B., Brørs S., Svenning M. A., Hassinen E. Previously spawned Atlantic salmon ascend a large subarctic river earlier than their maiden counterparts // J. Fish Biol. 2006. Vol. 69. P. 1151–1163. doi: 10.1111/j.1095-8649.2006.01190.x

Reid J. E., Chaput G. Spawning history influence on fecundity, egg size, and egg survival of Atlantic salmon (*Salmo salar*) from the Miramichi River, New Brunswick, Canada // ICES J. Mar. Sci. 2012. Vol. 69. P. 1678–1685. doi: 10.1093/icesjms/fss091

Поступила в редакцию 22.07.2020

References

Alekseev M. Yu. Izuchenie dinamiki chislennosti nerestovogo stada atlanticheskogo lososya reki Tuloma s pomoshch'yu matematicheskoi modeli [Study of the Atlantic salmon spawning population dynamics in the Tuloma River using a mathematical model]. *Vopr. rybolovstva* [Fishery Iss.]. 2003. Vol. 4, no. 2(14). P. 246–263.

Alekseev M. Yu., Kriksunov E. A. Sovremennoe sostoyanie stada semgi reki Umba [The current state of salmon population in the Umba River]. *Adaptatsiya i evolyutsiya zhivogo naseleniya polyarnykh morei v usloviyakh okeanicheskogo periglyatsiala* [Adaptation and evolution of the wildlife of the Arctic seas under the conditions of oceanic periglacial]. Apatity: KSC RAS, 1999. P. 224–231.

Alekseev M. Yu., Zubchenko A. V. Prichiny depressivnogo sostoyaniya stada atlanticheskogo lososya reki Varzuga (Kol'skii poluostrov) [The causes of the depressive state of the stock of Atlantic salmon of the Varzuga River

(Kola Peninsula)]. *Uchenye zapiski PetrGU* [Proceed. Petrozavodsk St. Univ.]. 2017. Vol. 163, no. 2. P. 16–23.

Alekseev M. Yu., Zubchenko A. V., Nikolaev A. M., Shkatelov A. P. Vliyanie zavodskogo vosproizvodstva na dinamiku vozrastnoi i polovoi struktury populyatsii atlanticheskogo lososya r. Kola (bassein Barentseva morya) [The effect of farm reproduction on the dynamics of the age and sex structure of the Atlantic salmon population in the Kola River (the Barents Sea basin)]. *Rybo-khozyaistvennye vodoemy Rossii: fund. i priklad. issled.*: Mat. II Vseros. nauch. konf. s mezhdunar. uch. [Fishery ponds of Russia: fund. appl. research. Proceed. 2nd All-Russ. sci. conf. with int. part.]. St. Petersburg: GosNIORH, 2018. P. 20–26.

Antonova V. P., Chuksina N. A. Vliyanie morskogo промысла na sostoyanie zapasov semgi r. Pechory [The effect of marine fishery on the state of salmon stocks in the Pechora River]. *Rybnoe khozyaistvo* [The Fisheries J.]. 1984. No. 12. P. 25–29.

Azbelev V. V. Nekotorye dannye po vozvratu semgi ot izvestnogo chisla proizvoditelei [Some data on salmon return from a known number of producers]. *Nauchno-tekhn. byull. PINRO* [PINRO (Polar Branch of VNIRO) Sci. Tech. Bull.]. 1958. No. 2(6). P. 53–55.

Azbelev V. V., Gromov G. D., Lagunov I. I. O povtornom nereste semgi [On repeated spawning of salmon]. *Vopr. ikhtiol. vnutr. vodoemov* [Iss. of ichthyol. of inland water bodies]. Petrozavodsk: Gos. izd-vo KASSR, 1956. P. 131–140.

Bakhtanskii E. L., Yakovenko M. Ya. Migratsiya val'chakov atlanticheskogo lososya iz r. Varzuga [The migration of kelts of the Atlantic salmon from the Varzuga River]. *Trudy VNIRO* [VNIRO Proceed.]. 1976. Vol. 33. P. 33–38.

Izhevskii G. K. Sistemnaya osnova prognozirovaniya okeanologicheskikh uslovii i vosproizvodstva promyslovyykh ryb [The systematic basis for predicting oceanological conditions and the reproduction of commercial fish]. Moscow, 1964. 166 p.

Kalyuzhin S. M. Atlanticheskii losos' Belogo morya: problemy vosproizvodstva i ekspluatatsii [The Atlantic salmon of the White Sea: the problems of reproduction and exploitation]. Petrozavodsk: PetroPress, 2004. 264 p.

Lakin G. F. Biometriya [Biometrics]. Moscow: Vysshaya shkola, 1968. 288 p.

Lysenko L. F. Massovaya gibel' semgi v r. Varzuga [Mass death of salmon in the Varzuga River]. *Rybnoe khozyaistvo* [The Fisheries J.]. 1994. Vol. 4. 32 p.

Lysenko L. F., Berestovskii E. G. Lososi reki Varzuga [Salmon of the Varzuga River]. Murmansk: Preprint, 1999. 36 p.

Martynov V. G. Sbor i pervichnaya obrabotka biologicheskikh materialov iz promyslovyykh ulovov atlanticheskogo lososya [Collection and primary processing of biological materials from the commercial catches of the Atlantic salmon]. Syktyvkar: Komi SC UrB of RAS, 1987. 36 p.

Mel'nikova M. N. Metodika i rezul'taty mecheniya val'chakov semgi v r. Varzuga v 1958–1959 gg. [Methods and results of kelts tagging in the Varzuga River in 1958–1959]. *Nauchno-tekhn. byull. GoSNIORKh* [Sci. Tech. Bull. National Research Inst. of Lake and River Fisheries]. Leningrad, 1962. No. 15. P. 78–81.

Monastyrskii G. N. O tipakh nerestovykh populatsii u ryb. Ocherki po obshchim voprosam ikhtiologii [On types of spawning populations of fish. Essays on general issues of ichthyology]. Moscow: AN SSSR, 1953. P. 295–305.

Veselov A. E., Zubchenko A. V., Alekseev M. Yu., Kalyuzhin S. M., Krasovskii V. V., Lupandin A. I. De-

pressivnoe sostoyanie vosproizvodstva atlanticheskogo lososya reki Umba i mery po ego preodoleniyu [The depressive state of reproduction of the Atlantic salmon in the Umba River and measures to overcome it]. *Rybnoe khozyaistvo* [The Fisheries J.]. 2006. Vol. 6. P. 81–84.

Zubchenko A. V., Dolotov S. I., Krylova S. S., Lazareva L. V. Lososevye reki Kol'skogo poluostrova. Reka Kola [Salmon rivers of the Kola Peninsula. The Kola River]. Murmansk: PINRO, 2003. 66 p.

Zubchenko A. V., Kalyuzhin S. M., Veselov A. E., Alekseev M. Yu., Krasovskii V. V., Balashov V. V., Alikov L. V. Osobennosti vosproizvodstva atlanticheskogo lososya (*Salmo salar* L.) v reke Umba (Kol'skii poluos-trov) [Features of the reproduction of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the Umba River (Kola Peninsula)]. Petrozavodsk: Scandinavia, 2007. 164 p.

Arnason A. N., Kirby C. W., Schwarz C. J., Irvine J. R. Computer analysis of data from stratified mark-recovery experiments for estimation of salmon escapements and other populations. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 1996. No. 2106. 37 p.

Jokikokko E., Jutila E. Effect of fishing regulation on the occurrence of repeat spawners and age distribution of Atlantic salmon in a northern Baltic river. *Fish. Manag. Ecol.* 2005. Vol. 12(5). P. 341–347. doi: 10.1111/j.1365-2400.2005.00457.x

Halttunen E., Jensen J. L. A., Næsje T. F., David-sen J. G., Thorstad E. T., Chittenden C. M., Hamel S., Primicerio R., Rikardsen A. H. State-dependent migratory timing of posts pawning Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2013. Vol. 70(7). P. 1063–1071. doi: 10.1139/cjfas-2012-0525

Hubley P. B., Amiro P. G., Gibson A. J. F., Lacroix G. L., Redden A. M. Survival and behaviour of migrating Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) kelts in river, estuarine, and coastal habitat. *ICES J. Mar. Sci.* 2008. Vol. 65. P. 1626–1634. doi: 10.1093/icesjms/fsn129

Niemela E., Orell P., Erkinaro J., Dempson J. B., Brørs S., Svenning M. A., Hassinen E. Previously spawned Atlantic salmon ascend a large subarctic river earlier than their maiden counterparts. *J. Fish Biol.* 2006. Vol. 69. P. 1151–1163. doi: 10.1111/j.1095-8649.2006.01190.x

Reid J. E., Chaput G. Spawning history influence on fecundity, egg size, and egg survival of Atlantic salmon (*Salmo salar*) from the Miramichi River, New Brunswick, Canada. *ICES J. Mar. Sci.* 2012. Vol. 69. P. 1678–1685. doi: 10.1093/icesjms/fss091

Received July 22, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Алексеев Максим Юрьевич

ведущий научный сотрудник лаб. биоресурсов внутренних водоемов, к. б. н.
Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО им. Н. М. Книповича)
ул. Академика Книповича, 6, Мурманск, Россия, 183038
эл. почта: mal@pinro.ru

CONTRIBUTORS:

Alekseev, Maxim

Polar Branch of All-Russian Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography (PINRO named after N. M. Knipovich)
6 Akademika Knipovicha St., 183038 Murmansk, Russia
e-mail: mal@pinro.ru

Ткаченко Артем Владимирович

заведующий лаб. биоресурсов внутренних водоемов
Полярный филиал Всероссийского научно-
исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии (ПИНРО им. Н. М. Книповича)
ул. Академика Книповича, 6, Мурманск, Россия, 183038
эл. почта: tkach@pinro.ru

Шкателов Антон Павлович

старший инженер лаб. биоресурсов внутренних водоемов
Полярный филиал Всероссийского научно-
исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии (ПИНРО им. Н. М. Книповича)
ул. Академика Книповича, 6, Мурманск, Россия, 183038
эл. почта: antoshka@pinro.ru

Tkachenko, Artem

Polar Branch of All-Russian Research Institute
of Marine Fisheries and Oceanography
(PINRO named after N. M. Knipovich)
6 Akademika Knipovicha St., 183038 Murmansk, Russia
e-mail: tkach@pinro.ru

Shkatelov, Anton

Polar Branch of All-Russian Research Institute
of Marine Fisheries and Oceanography
(PINRO named after N. M. Knipovich)
6 Akademika Knipovicha St., 183038 Murmansk, Russia
e-mail: antoshka@pinro.ru

УДК 597.553.2–12 (470.21)

О ЗАРАЖЕНИИ ОБЫКНОВЕННОГО СИГА ПЛЕРОЦЕРКОИДАМИ *TRIAENOPHORUS NODULOSUS* (PALLAS, 1781) В НИЖНЕТУЛОМСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ (МУРМАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

А. Б. Карасёв, М. Ю. Алексеев, А. Г. Потуткин

Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО им. Н. М. Книповича), Мурманск, Россия

Объектом исследования являлся сиг *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758), населяющий Нижнетуломское водохранилище (НТВ) водосборного бассейна р. Тулома. Проведен паразитологический анализ выборки сегов, отловленных в рамках ежегодных мониторинговых ихтиологических исследований. У двух экземпляров рыб на печени обнаружены множественные крупные цисты (до 7,0 мм), содержащие плероцеркоидов паразита *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781). В пределах водоемов Мурманской области это первый случай заражения сига гельминтом данного вида. Экстенсивность заражения составила 5,4 %. На акватории НТВ в последние десятилетия развивается аквакультура радужной форели *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792). В отношении выращиваемой в садках рыбы обнаруженная цестода является патогенным и особенно опасным паразитом. В обсуждении подняты вопросы уязвимости экосистемы водохранилища в условиях пресса антропогенной нагрузки и проявления в последние годы заболеваний рыб разной этиологии. В частности, отмечается поражение анадромных мигрантов атлантического лосося заболеванием неясной этиологии – язвенным кожным некрозом и заражение молоди семги моногенеей *Gyrodactylus salaris* (Malmberg, 1957). В свете тревожной эпизоотической ситуации и в связи находкой у сига несвойственного ему в НТВ гельминта необходимо осуществление комплексных ихтиологических, паразитологических и гидробиологических исследований. Цель этих исследований должна состоять в установлении масштабов и динамики заражения рыб цестодой *T. nodulosus*, а также в определении путей передачи инвазии по трофической цепи гидробионтов в условиях происходящих в настоящее время экосистемных сукцессионных процессов.

Ключевые слова: антропогенная нагрузка; ихтиофауна; паразит; печень; цестода; экосистема.

A. B. Karasev, M. Yu. Alekseev, A. G. Potutkin. ON THE INFECTION OF WHITEFISH WITH PLEROCERCIDS *TRIAENOPHORUS NODULOSUS* (PALLAS, 1781) IN THE NIZHNETULOMSKOE RESERVOIR (MURMANSK REGION)

The object of the study is the whitefish *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758), which inhabits the Nizhnetulomskoe Reservoir (NTV) in the Tuloma River catchment. Parasitological analysis of the whitefish sampled in the framework of annual ichthyological monitoring was carried out. In two fish specimens, many large cysts (up to 7.0 mm) containing plerocercoids of the parasite *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781) were found on the fish liver. In waters of the Murmansk Region, this was the first case of whitefish infestation

with this helminth species. The infection rate was 5.4 %. In recent years, the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) has been farmed in the NTV waters. To cage-reared fish, this cestode is a pathogenic and highly dangerous parasite. The paper considers the vulnerability of the reservoir's ecosystem to the impact, and the manifestation of fish diseases of various etiologies in recent years. In particular, there are occurrences of a disease of unclear etiology, ulcerative skin necrosis, in anadromous Atlantic salmon migrants, as well as infestation of juvenile salmon with the monogenean *Gyrodactylus salaris* (Malmberg, 1957). In the light of the alarming epizootic situation and due to the finding of a helminth not typical in whitefish in the NTV, integrated ichthyological, parasitological and hydrobiological studies are needed. The aim of these studies is to determine the extent and dynamics of fish infestation with the cestode *T. nodulosus*, and to track the transmission of the infection along the food chain of aquatic organisms in the ongoing succession processes in the ecosystem.

Key words: anthropogenic load; fish fauna; parasite; liver; cestode; ecosystem.

Введение

Обыкновенный сиг в водных объектах Мурманской области, как и на всем Северо-Западе Европейской России, относится к видам рыб, составляющих основу ихтиофауны многих озер, водохранилищ и рек. Сиг отличается большой внутривидовой изменчивостью и образует множество экологических форм. Тем не менее в наших водоемах обитает один вид – *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) [Правдин, 1954; Решетников, 1980]. Среди разнообразия экологических форм можно выделить проходных (живущих в море и поднимающихся на нерест в реки), озерных, озерно-речных и речных сигов. Кроме того, сигов подразделяют по числу жаберных тычинок на малотычинковых и многотычинковых. В пределах бассейна р. Тулома встречаются представители озерной, речной и озерно-речной форм. До зарегулирования р. Туломы морской проходной сиг поднимался в верховья и заходил во все основные притоки. Предварительный генетический анализ показал, что сиги р. Тулома относятся к популяциям сигов балтийского происхождения, формирующих собственную звездообразную структуру, напрямую связанную с гаплотипами сигов из бассейна р. Кемь (Республика Карелия) и с одной из звездообразных структур сигов бассейна р. Обь [Ильмаст и др., 2018].

Река Тулома – крупный рыбохозяйственный водный объект региона. Зарегулирована двумя водохранилищами вследствие ввода в эксплуатацию Нижне-Туломской (1937 г.) и Верхне-Туломской (1965 г.) гидроэлектростанций (НТГЭС и ВТГЭС соответственно), что привело к изменению гидрологического режима реки и условий жизни гидробионтов. В результате гидростроительства сиги, в частности обитающие выше ВТГЭС, оказались репродуктивно полностью изолированы от остальной части

популяции в силу высокого напора плотины (более 60 м) и отсутствия действующего рыбохода. С одной стороны, эти изменения способствовали значительному увеличению емкости экологических ниш, используемых лимнофильными видами рыб, в т. ч. сигом, с другой стороны – ограничили возможность свободной миграции рыб в пределах всего бассейна. Основной ущерб от гидростроительства понесла популяция атлантического лосося (семги) *Salmo salar* (Linnaeus, 1758), протяженность миграционных путей которого сократилась почти в 4 раза [Самохвалов и др., 2014]. Кроме того, полностью исчезла проходная форма сига, в силу того, что эта рыба, в отличие от семги, не способна преодолеть рыбопропускное сооружение НТГЭС.

В результате глубокой перестройки биоценотических связей и нарушения существовавшего экологического равновесия в системе «паразит – хозяин» здесь сформировался стабильный очаг триенофороза мускулатуры сига – паразитарного заболевания, которое вызывают плероцеркоиды цестоды *Trienocephalus crassus* (Forel, 1868) [Митенёв и др., 2010].

Сиги, обитающие в Нижнетуломском водохранилище (НТВ), с точки зрения эколого-паразитологических взаимоотношений в системе «паразит – хозяин» практически не изучены. Известно лишь, что в паразитофауне этого вида хозяина произошли изменения, свойственные экосистемам заполярных водохранилищ [Митенёв, 2003], аналогичные изменениям в Верхнетуломском водохранилище (ВТВ), связанные с депрессией амфиподной группы бентоса – промежуточных хозяев таких паразитов, как некоторые виды нематод, цестод и скребней. Депрессия привела к снижению их численности и, как следствие, к снижению показателей зараженности сигов. С другой стороны, сдвиг спектра питания в сторону планктона повысил зараженность рыб па-

разитами, связанными в своем развитии с планктоном, в частности *T. crassus*, плероцеркоиды которого поражают мускулатуру лососевых. Примером тому служит вспышка триэнофороза мускулатуры атлантического лосося, отмеченная в НТВ в начале 1970-х годов и обусловленная как климатическими условиями того периода (аномально теплые годы), так и влиянием гидросооружения на нормальный ход анадромной миграции [Митенёв, Шульман, 1980].

Выявленные факты требуют современной интерпретации, поскольку в последние десятилетия в водохранилище происходят глубокие экологические изменения [Самохвалов и др., 2014].

Настоящая статья информирует о редком случае заражения в зарегулированном водоеме Мурманской области обыкновенного сига плероцеркоидами цестоды *T. nodulosus*, которая является патогенным паразитом для молоди разных видов рыб, поскольку заражение этим гельминтом существенно ухудшает состояние печени хозяина [Извекова, 2001], и особо опасна для радужной форели, выращиваемой в прудах и садках [Куперман, 1973].

Материалы и методы

Материал собран на акватории НТВ в процессе проведения полевых ихтиологических

работ, осуществляемых в рамках ежегодного мониторинга состояния водных биоресурсов и среды их обитания. Облов производился 25 октября 2019 г. ставными жаберными сетями с шагом ячеи 30–35 мм в верхнем бьефе НТГЭС, приблизительно в 250 м выше агрегатного цеха (рис. 1). Обработана проба сига в количестве 35 экз. для определения пола, стадии зрелости гонад и в целях отбора проб на питание. При вскрытии рыб у двух особей сига на печени обнаружены округлые образования, предположительно цисты (рис. 2). Ихтиопатологический материал от рыб зафиксирован в 4% формалине с целью дальнейшего изучения в лабораторных условиях.

Ихтиологические и паразитологические сборы выполнены по общепринятым методикам [Правдин, 1966; Быховская-Павловская, 1985]. Видовая диагностика паразитов проведена по Определителю паразитов пресноводных рыб [1987].

Результаты и обсуждение

В целом по пробе длина (ас) рыб составила от 16,5 до 38,3 см (в среднем 24,8 см), масса – от 57,1 до 597,0 г (средняя 212,5 г), возраст – от 2 до 7 лет. Стадии зрелости колебались в широком диапазоне от I до VI. Облов по вре-

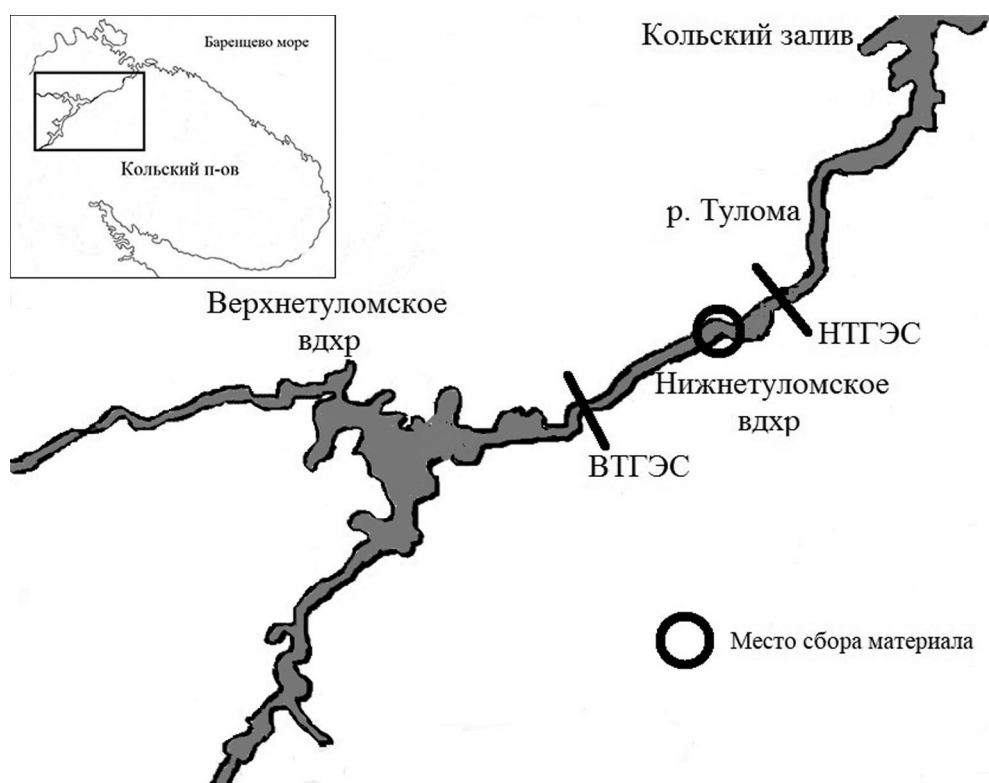


Рис. 1. Схематическое изображение р. Тулома и района проведения исследований
Fig. 1. Schematic representation of the Tuloma River and the research area



Рис. 2. Цисты на печени рыбы (сиг № 1; фото М. Ю. Калашниковой)

Fig. 2. Cysts on the fish liver (whitefish #1; photo by M. Yu. Kalashnikova)

мени пришлось на нерест, поэтому в пробе присутствовали как молодые особи на I или II стадиях зрелости, так и текущие (V стадия) или уже отметавшие половые продукты (VI стадия) особи.

В результате изучения под световым стереомикроскопом Nikon C-LEDS при разных увеличениях содержимого выявленных на печени образований установлено, что это цисты, принадлежащие плероцеркоидам цестоды *T. nodulosus*. Зараженными гельминтом оказались два молодых экземпляра сига в возрасте 2+ каждый. Относительное количество пораженных особей составляет 5,4 % от выборки.

Показатели сига, у которых был обнаружен паразит, приведены в таблице.

Специфичный паразит кишечника щуки *Esox lucius* (Linnaeus, 1758) – цестода *T. nodulosus*, широко распространенный в водоемах Голарктики вид лентецов, встречающийся в пределах ареала хозяина. Водоемы Мурманской области не являются исключением – данный вид паразита встречается здесь у щуки повсеместно [Митенёв, 1997]. Имеет сложный цикл развития. Первыми промежуточными хозяевами служат различные виды веслоногих раков [Куперман, 1973]. В качестве вторых промежуточных хозяев в водоемах области отмечены лососевые (1 вид), сиговые (1 вид), хариусовые

(1 вид), корюшковые (1 вид), карповые (2 вида), налимовые (1 вид), колюшковые (1 вид) и окуневые (2 вида) рыбы. Иногда личиночная стадия этого гельминта поражает молодых щук. Инцистированные плероцеркоиды встречаются на печени, селезенке, мезентерии, стенке кишечника и плавательного пузыря перечисленных выше представителей региональной ихтиофауны [Митенёв, Шульман, 1999].

Что касается сиговых, то за десятилетия паразитологических исследований рыб в водоемах Кольского Севера В. К. Митенёвым [2003] только однажды была обнаружена циста с цестодой *T. nodulosus* pl. в стенке плавательного пузыря ряпушки *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758). Известно также более раннее указание сига в качестве второго промежуточного хозяина цестоды *T. nodulosus* pl. [Казаков, 1968], однако из опубликованного автором списка гельминтов рыб пресных вод Кольского полуострова остается неизвестным, к какому из десятка обследованных им водоемов эта находка относится и при каких показателях зараженности.

На установленный случай обильного поражения плероцеркоидами *T. nodulosus* печени обыкновенного сига в НТВ следует, на наш взгляд, обратить внимание, поскольку за последние десятилетия на экосистему этого водоема легла значительная антропогенная на-

Биологическая характеристика зараженных сига

Biological description of the infected whitefish

Рыба Fish	Длина (ас), см Length FL, cm	Масса, г Mass, g	Возраст, лет Age, yrs	Стадия зрелости Maturity stage	Число цист, шт. Number of cysts	Размер цист, мм (наибольший диаметр) Size of cysts, mm (the largest diameter)
Сиг № 1 Whitefish #1	21,0	73,3	2+	I	26	1,2–7,0
Сиг № 2 Whitefish #2	18,5	57,1	2+	I	8	

грузка с проявлением негативных сукцессионных процессов.

Во-первых, в настоящее время на акватории водохранилища действуют четыре форелевые садковые фермы, где отмечено паразитозительство некоторых потенциально опасных видов простейших и гельминтов без проявления каких-либо клинических признаков заболеваний. Триенофороз радужной форели в этих хозяйствах не отмечен. Однако следует учитывать, что в озерных форелевых хозяйствах Карелии проявление этого заболевания не редкость [Нечаева, 2014].

Кроме того, в результате рыбоводных мероприятий в НТВ занесен возбудитель крайне опасного заболевания молоди атлантического лосося – паразитический червь *Gyrodactylus salaris* (Malmberg, 1957). В настоящее время этого паразита отмечают как на радужной форели в садках, так и с 2015 г. на молоди семги в притоках Пак и Шовна [Карасёва, Мельник, 2019].

Во-вторых, налицо явная экспансия вниз по течению реки Тулома интродуцированной в период с 1971 по 1985 г. в ВТВ онежской корюшки *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758) с проявлением гиперинвазии ленточным червем *Dyphillobothium ditremum* pl. (Creplin, 1825) [Карасёв, 2013]. В настоящее время (данные за 2019 г.) в НТВ экстенсивность заражения корюшки составляет 100 % при интенсивности от 3 до 129 цист с плероцеркоидной стадией в полости тела рыбы, индексе обилия 38,4.

В водохранилищах бассейна р. Тулома новый для местной ихтиофауны вид занял нишу основного промежуточного хозяина для цестоды *D. ditremum*. В результате численность этого свойственного местным ряпушке и сига паразита значительно возросла.

В нижнем бьефе гидроузла, куда корюшка свободно проникает через турбины, – Вересовой губе Кольского залива Баренцева моря – экстенсивность заражения корюшки составляет 100 % при интенсивности от 3 до 163 цист, индекс обилия 47,5 (наши наблюдения 2007 года).

В-третьих, летом 2015 г. в водохранилище отмечена вспышка заболевания неясной этиологии (предположительно вирусной) исключительно анадромных мигрантов атлантического лосося – язвенного кожного некроза.

И, наконец, все гидробионты, населяющие НТВ, испытывают антропогенную нагрузку в силу интенсивного загрязнения от использования местным населением маломерных моторных лодок в период навигации и снегоходного транспорта в зимний период, сброса хозяйственных и сточных вод многочисленных турбаз, дач-

ных поселений и трех поселков, а также фильтрационных вод сельскохозяйственных угодий.

Очевидно, что все приведенные выше примеры способствуют негативным сукцессионным процессам, связанным с хозяйственной деятельностью человека, в том числе загрязнением органическими веществами и изменением трофности водоема. Исходя из этого возникает закономерный вопрос относительно случайности или закономерности заражения обыкновенного сига плероцеркоидами цестоды *T. nodulosus* в НТВ. Несмотря на то что по ряду признаков (уровню химического загрязнения вод, состоянию рыбного населения и фауны беспозвоночных) ситуация в водоемах и водотоках, относящихся к бассейну Кольского залива, оценивается как удовлетворительная [Ilmast et al., 2018], необходима интенсификация исследований за счет расширения сети станций и привлечения широкого круга специалистов с целью отслеживания дальнейшей динамики и выявления вектора инвазии.

Заключение

Впервые за всю историю наблюдений установлен факт заражения сига плероцеркоидами *T. nodulosus* в Нижнетуломском водохранилище. Для того чтобы подтвердить или опровергнуть наши опасения относительно широты распространения этого паразита, необходимо провести в НТВ комплексные ихтиологические, паразитологические, гидробиологические и др. исследования. Цель этих исследований должна состоять в установлении масштабов и динамики заражения рыб цестодой *T. nodulosus*, а также в определении путей передачи инвазии по трофической цепи гидробионтов в условиях происходящих в настоящее время экосистемных сукцессионных процессов. Объекты изучения: окончательный хозяин (щука) и другие виды рыб (включая радужную форель в садках), выполняющие роль промежуточного хозяина плероцеркоидной стадии паразита. Особое внимание следует уделить изучению спектра питания рыб, в первую очередь сиговых и корюшки.

Литература

Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 120 с.

Извекова Г. И. Физиологическая специфика взаимоотношений между *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda) и его хозяевами – рыбами // Паразитология. 2001. Т. 35, № 1. С. 60–68.

Ильмаст Н. В., Алексеев М. Ю., Сендек Д. С., Зуйкова Е. И., Распутина Е. Н., Боцкарев Н. А. Морфология и филогения малотычинкового сига *Coregonus lavaretus* р. Тулома // Экологические проблемы бассейнов крупных рек: Матер. междунар. конф. (Тольятти, 15–19 октября 2018 г.). Тольятти, 2018. С. 118–120. doi: 10.24411/9999-002A-2018-10046

Казаков Б. Е. О гельминтофауне пресноводных рыб Мурманской области // 5-е Всесоюзное совещание по болезням и паразитам рыб: Тезисы докл. Л., 1968. С. 45–46.

Карасёв А. Б. Паразитологические аспекты последствий вселения онежской корюшки в Верхнетуломское водохранилище (Мурманская область) [Электронный ресурс] / ПИНРО. Мурманск, 2013. 1 CD-ROM.

Карасёва Т. А., Мельник В. С. Оценка здоровья диких и культивируемых рыб в бассейнах лососевых рек Кольского полуострова // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Тез. докл. VII Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Апатиты: Изд-во ФИЦ КНЦ РАН, 2019. С. 129–130.

Куперман Б. И. Ленточные черви рода *Triaenophorus* – паразиты рыб (экспериментальная систематика, экология). Л.: Наука, 1973. 208 с.

Митенёв В. К. Паразиты пресноводных рыб Кольского Севера. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1997. 199 с.

Митенёв В. К. Паразиты сиговых рыб Кольского Севера (фауна, экология, зоогеография). Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2003. 136 с.

Митенёв В. К., Шульман Б. С. Влияние гидросооружений и водохранилищ на паразитофауну атлантического лосося (*Salmo salar*) // Паразитология. 1980. Т. 14, № 2. С. 97–102.

Митенёв В. К., Шульман Б. С. Паразиты рыб водоемов Мурманской области. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 1999. 72 с.

Митенёв В. К., Шульман Б. С., Карасёв А. Б., Пономарёв С. В. Пример антропогенной сукцессии в экосистеме Верхнетуломского водохранилища (бассейн р. Туломы, Кольский регион) // Паразитология. 2010. Т. 44, № 4. С. 356–363.

Нечаева Т. А. Эпизоотическая ситуация по паразитарным болезням радужной форели в рыбноводных хозяйствах Карелии // Вопросы нормативно-правового регулирования в ветеринарии. 2014. № 1. С. 36–39.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3. Паразитические многоклеточные (Вторая часть). Л.: Наука, 1987. 583 с.

Правдин И. Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.; Л.: АН СССР, 1954. 324 с.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. пром., 1966. 376 с.

Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.

Самохвалов И. В., Долотов С. И., Алексеев М. Ю. Некоторые популяционные характеристики молоди атлантического лосося (*Salmo salar* L.) р. Тулома в условиях зарегулированного стока // Фундаментальные исследования. 2014. Т. 6, № 1. С. 72–77.

Ilmast N. V., Alekseev M. Yu., Bochkarev N. A., Sendek D. S. Ecological state of aquatic biocenoses in the streams of the Kola basin, Barents Sea // 4th Int. Sci. Conf. Arctic: History and Modernity / IOP Conf. Series: Earth and Environ. Sci. 2019. Vol. 302: 012022. doi: 10.1088/1755-1315/302/1/012022

Поступила в редакцию 06.11.2020

References

Bykhovskaya-Pavlovskaya I. E. Parazity ryb. Rukovodstvo po izucheniyu [Fish parasites. A study guide]. Leningrad: Nauka, 1985. 120 p.

Izvekova G. I. Fiziologicheskaya spetsifika vzaimootnoshenii mezhdru *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda) i ego khozyaevami – rybami [Physiological specificity of the relationship between *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda) and its fish hosts]. *Parazitol.* [Parasitol.]. 2001. Vol. 35, no. 1. P. 60–68.

Il'mast N. V., Alekseev M. Yu., Sendek D. S., Zuykova E. I., Rasputina E. N., Bochkarev N. A. Morfologiya i filogeniya malotychinkovogo siga *Coregonus lavaretus* r. Tuloma [Morphology and phylogeny of the small stamen whitefish *Coregonus lavaretus* from the Tuloma River]. *Ekol. probl. basseinov krupnykh rek: Mat. mezhdunar. konf. (Tol'yatti, 15–19 okt. 2018 g.)* [Environ. probl. of large rivers basins: Proceed. int. conf. (Tol'yatti, Oct. 15–19, 2018)]. Tolyatti, 2018. P. 118–120. doi: 10.24411/9999-002A-2018-10046

Kazakov B. E. O gel'mintofaune presnovodnykh ryb Murmanskoi oblasti [On the helminth fauna of freshwater fish of the Murmansk Region]. *5-e Vsesoyuz. soveshchanie po boleznyam i parazitam ryb: Tezisy dokl.* [The 5th All-Union conf. on fish diseases and parasites: Abs.]. Leningrad, 1968. P. 45–46.

Karasev A. B. Parazitologicheskie aspekty posledstviiv vseleniya onezhskoi koryushki v Verkhnetulomskoe vodokhranilishche (Murmanskaya oblast') [Parasitological aspects of the consequences of the Onega smelt introduction into the Verkhnetulomskoe Reservoir (the Murmansk Region)]. PINRO. Murmansk, 2013. 1 CD-ROM.

Karaseva T. A., Mel'nik V. S. Otsenka zdorov'ya dikikh i kul'tiviruemykh ryb v basseinakh lososevykh rek Kol'skogo poluostrova [Health assessment of wild and cultured fish in the salmon river basins of the Kola Peninsula]. *Ekol. probl. severnykh regionov i puti ikh resheniya: Tezisy dokl. VII Vseros. konf. (Apatity, 2019)* [Ecol. probl. of the northern regions and ways to solve them: Abs. VII All-Russ. sci. conf. with int. part. (Apatity, 2019)]. Apatity: KSC RAS, 2019. P. 129–130.

Kuperman B. I. Lentochnye chervi roda *Triaenophorus* – parazity ryb (eksperimental'naya sistematika, ekologiya) [Tapeworms of the genus *Triaenophorus* are fish parasites (experimental systematics, ecology)]. Leningrad: Nauka, 1973. 208 p.

Mitenev V. K. Parazity presnovodnykh ryb Kol'skogo Severa [Parasites of freshwater fish of the Kola North]. Murmansk: PINRO, 1997. 199 p.

Mitenev V. K. Parazity sigovykh ryb Kol'skogo Severa (fauna, ekologiya, zoogeografiya) [Parasites of the whi-

tefishes of the Kola North (fauna, ecology, zoogeography)]. Murmansk: PINRO, 2003. 136 p.

Mitenev V. K., Shul'man B. S. Vliyaniye gidrosooruzhenii i vodokhranilishch na parazitofaunu atlanticheskogo lososya *Salmo salar* [The effect of hydraulic structures and reservoirs on the parasitofauna of the Atlantic salmon *Salmo salar*]. *Parazitol.* [Parasitol.]. 1980. Vol. 14, no. 2. P. 97–102.

Mitenev V. K., Shul'man B. S. Parazity ryb vodoemov Murmanskoi oblasti [Fish parasites of the reservoirs of the Murmansk Region]. Murmansk: PINRO, 1999. 72 p.

Mitenev V. K., Shul'man B. S., Karasev A. B., Ponomarev S. V. Primer antropogennoi suksessii v ekosisteme Verkhnetulomskogo vodokhranilishcha (bassein r. Tulomy, Kol'skii region) [An example of anthropogenic succession in the ecosystem of the Verkhnetulomskoe Reservoir (the Tuloma River basin, the Kola district)]. *Parazitol.* [Parasitol.]. 2010. Vol. 44, no. 4. P. 356–363.

Nechaeva T. A. Epizooticheskaya situatsiya po parazitarnym boleznyam raduzhnoi foreli v rybovodnykh khozyaistvakh Karelii [Epizootic situation of rainbow trout parasitic diseases in the fish farms of Karelia]. *Vopr. normativno-pravovogo regulirovaniya v veterinarii* [Iss. of regulatory measures in vet. medicine]. 2014. Vol. 1. P. 36–39.

Opredelitel' parazitov presnovodnykh ryb fauny SSSR. T. 3. *Paraziticheskie mnogokletochnye (Vtoraya chast')* [Key to parasites of freshwater fish of the fauna

in the USSR. Vol. 3. Parasitic multicellular. (Part II)]. Leningrad: Nauka, 1987. 583 p.

Pravdin I. F. Sigi vodoemov Karelo-Finskoi SSR [Whitefishes in the reservoirs of the Karelian-Finnish SSR]. Moscow-Leningrad: AN SSSR, 1954. 324 p.

Pravdin I. F. Rukovodstvo po izucheniyu ryb (preimushchestvenno presnovodnykh) [Guidelines for the study of fish (mainly freshwater)]. Moscow: Pishch. prom., 1966. 376 p.

Reshetnikov Yu. S. Ekologiya i sistematika sigovykh ryb [Ecology and taxonomy of whitefish]. Moscow: Nauka, 1980. 301 p.

Samokhvalov I. V., Dolotov S. I., Alekseev M. Yu. Nekotorye populyatsionnye kharakteristiki molodi atlanticheskogo lososya (*Salmo salar* L.) r. Tuloma v usloviyakh zaregulirovannogo stoka [Some population characteristics of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L. from the Tuloma River in the conditions of the regulated flow]. *Fund. issled.* [Fund. Research]. 2014. Vol. 6, no. 1. P. 72–77.

Ilmast N. V., Alekseev M. Yu., Bochkarev N. A., Sendek D. S. Ecological state of aquatic biocenoses in the streams of the Kola basin, Barents Sea. *4th Int. Sci. Conf. Arctic: History and Modernity*. IOP Conf. Series: Earth and Environ. Sci. 2019. Vol. 302: 012022. doi: 10.1088/1755-1315/302/1/012022

Received November 06, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Карасёв Андрей Борисович

ведущий научный сотрудник лаб. аквакультуры и болезней гидробионтов, к. б. н., доцент
Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО им. Н. М. Книповича)
ул. Академика Книповича, 6, Мурманск, Россия, 183038
эл. почта: paralab@pinro.ru

Алексеев Максим Юрьевич

ведущий научный сотрудник лаб. биоресурсов внутренних водоемов, к. б. н.
Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО им. Н. М. Книповича)
ул. Академика Книповича, 6, Мурманск, Россия, 183038
эл. почта: mal@pinro.ru

Потуткин Александр Геннадьевич

научный сотрудник лаб. биоресурсов внутренних водоемов, к. б. н.
Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО им. Н. М. Книповича)
ул. Академика Книповича, 6, Мурманск, Россия, 183038
эл. почта: potutkin@pinro.ru

CONTRIBUTORS:

Karasev, Andrey

Polar Branch of All-Russian Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography (PINRO named after N. M. Knipovich)
6 Akademika Knipovicha St., 183038 Murmansk, Russia
e-mail: paralab@pinro.ru

Alekseev, Maxim

Polar Branch of All-Russian Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography (PINRO named after N. M. Knipovich)
6 Akademika Knipovicha St., 183038 Murmansk, Russia
e-mail: mal@pinro.ru

Potutkin, Alexander

Polar Branch of All-Russian Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography (PINRO named after N. M. Knipovich)
6 Akademika Knipovicha St., 183038 Murmansk, Russia
e-mail: potutkin@pinro.ru

УДК 597.553.2.574.3

ПЕРВЫЕ ДАННЫЕ О РЫБНОМ НАСЕЛЕНИИ ОЗЕРА ТОЛПАНЬЯРВИ (ЗАПАДНАЯ КАРЕЛИЯ)

**Н. В. Ильмаст, О. П. Стерлигова, Н. П. Милянчук,
Д. С. Савосин, Е. С. Савосин**

Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия

Впервые изучен состав рыбного населения в приграничном с Финляндией озере Толпаньярви. Отмечено, что в озере обитает 7 видов рыб, наиболее многочисленными являются окунь, плотва, сиг. Ихтиофауна водоема включает две формы сига *Coregonus lavaretus*, которые отличаются как по числу жаберных тычинок (малотычинковые – 18–24 и среднетычинковые – 28–36), так и по биологическим показателям (линейно-весовой рост, созревание, плодовитость и питание). Показано, что наличие внутривидовых форм у сига способствует более полному использованию кормовой базы водоема. В опытных уловах преобладали старшевозрастные особи (от 7+ до 15+), что указывает на слабую промысловую нагрузку на водоем вследствие его удаленности от промышленно развитых районов. Исследуемый водоем на протяжении длительного времени находится в естественном состоянии, что в настоящее время является редкостью не только для региона, но и для России в целом. Отмечено, что стабильные и нетронутые экосистемы, обладающие высокой степенью разнообразия, являются основой для сохранения генофонда и для оценки состояния водных экосистем в условиях усиленного антропогенного воздействия.

Ключевые слова: ихтиофауна; пресноводная экосистема; биологическое разнообразие; экологическая форма; сиг обыкновенный.

N. V. Ilmast, O. P. Sterligova, N. P. Milyanchuk, D. S. Savosin, E. S. Savosin. FIRST DATA ON THE FISH POPULATION OF LAKE TOLPANJARVI, WEST KARELIA

The composition of the fish population in Lake Tolpanjarvi, located near the Russian-Finnish border, was studied for the first time. The lake was shown to be inhabited by seven fish species. Perch, roach and whitefish are the most abundant. The lake's fish fauna comprises two forms of whitefish *Coregonus lavaretus*, which differ in both the number of gill rakers (18–24 in sparsely-rakered and 28–36 medium-rakered fish) and biological indices such as length-weight growth, maturation, fecundity and feeding. The presence of whitefish intraspecific forms was shown to contribute to a more complete use of the lake's food resource. Experimental catches were dominated by older fish (7+ to 15+). This indicates a small fishing load in the lake because the lake is far away from industrial provinces. The lake has remained in a natural condition for a long time, which is uncommon for the region as well as for Russia in general. Stable and intact ecosystems that display high diversity were shown to provide a basis for the preservation of the gene pool and for assessment of the condition of aquatic ecosystems heavily affected by human activities.

Keywords: fish fauna; freshwater ecosystem; biological diversity; ecological form; whitefish.

Введение

Проблема биологического разнообразия является одной из наиболее значимых, поскольку в результате хозяйственной деятельности происходят резкие изменения природных экосистем. Многие виды организмов становятся редкими, а другие – исчезающими или уже исчезнувшими [Дгебуадзе, 2000; Стерлигова и др., 2002; Биологические..., 2004; Криксунов и др., 2005; Павлов, Стриганова, 2005 и др.]. Благодаря биологическому разнообразию создается структурная и функциональная организация экологических систем, обеспечивающая их стабильность во времени и устойчивость к изменениям внешней среды, в том числе и в результате антропогенного воздействия. Важную роль в сохранении разнообразия гидробионтов в пресноводных экосистемах играют водоемы, находящиеся практически в естественном состоянии, к которым можно отнести и озеро Толпанъярви. Водоем расположен в западной части Республики Карелия, в приграничной зоне с Финляндией. В связи с этим его водосборная площадь слабо заселена и вблизи нет крупных населенных пунктов и промышленных предприятий. По водоему практически отсутствуют данные, за исключением его расположения и площади.

Цель исследований – изучить видовой состав ихтиофауны и биологические показатели рыбного населения (линейно-весовой рост, питание, созревание, плодовитость) озера Толпанъярви.

Материалы и методы

Сбор ихтиологического материала осуществляли разноячейными сетями в октябре 2019 г. Лабораторную обработку рыбы проводили согласно методике И. Ф. Правдина [1966], с учетом рекомендаций Ю. С. Решетникова [1980] и М. В. Миных [1981]. У всех выловленных сеголеток для определения внутривидовых форм подсчитывалось число жаберных тычинок. В качестве регистрирующих структур для определения возраста рыб использовали чешую и жаберные крышки [Дгебуадзе, Чернова, 2009]. Латинские названия рыб приводятся по книге «Рыбы в заповедниках России» [2010]. Объем собранного и обработанного материала составил 356 экземпляров. Для сравнительного анализа биологических показателей рыб из других водоемов Карелии использовали литературные данные.

Результаты и обсуждение

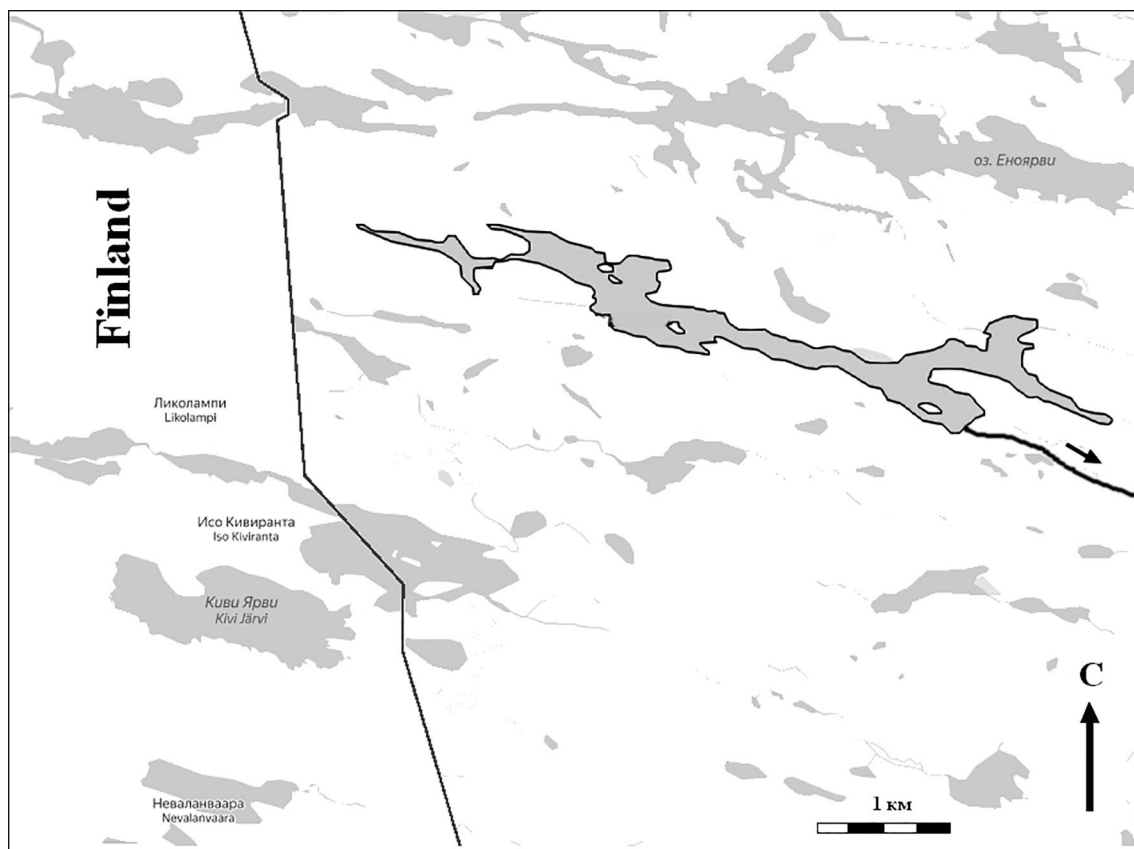
Озеро Толпанъярви (65°59'43" с. ш. 30°09'00" в. д.) расположено в Лоухском райо-

не Республики Карелия, относится к бассейну Белого моря (р. Ковда) и занимает приграничное с Финляндией положение (рис.). Площадь водного зеркала составляет 4,2 км². Из озера вытекает ручей без названия.

В водоеме выловлено 7 видов рыб, принадлежащих к 5 семействам (табл. 1). Основу рыбного населения составляли окунь *Perca fluviatilis*, плотва *Rutilus rutilus*, сиг *Coregonus lavaretus*. Особая ценность озера заключается в том, что в нем обитают две формы сига, различающиеся по числу жаберных тычинок: малотычинковые (18–24) и среднетычинковые (28–36). Симпатрическое обитание двух, редко трех-шести форм сига отмечено и в других водоемах Карелии, Финляндии и Швеции [Правдин, 1954; Nilsson, 1958; Титова и др., 1977; Первозванский, 1986; Auvinen, 1987; Стерлигова и др., 1998, 2016; Svardson, 1998; Решетников, Лукин, 2006; Ilmast et al., 2020]. По мнению ряда авторов, сложность и устойчивость структуры северных экосистем достигается числом не только видов, но и внутривидовых форм у сига, ряпушки и гольца, которые в энергетическом плане равноценны самостоятельным видам [Решетников, 1980, 1995; Савваитова, 1989; Черешнев, 1996; Amundsen et al., 1997; Svardson, 1998 и др.]. Благодаря этой биологической особенности рыб более полно используется кормовая база водоемов и повышается устойчивость северных экосистем к воздействию внешних факторов. При оценке состояния северных экосистем именно сиг является видом-индикатором водоемов [Решетников, 1980, 1995; Моисеенко, 1997; Кашулин и др., 1999].

Разные формы **сига** отличаются по своим биологическим показателям (линейно-весовой рост, созревание, плодовитость, питание). В оз. Толпанъярви возрастной состав малотычинкового сига (с числом жаберных тычинок 18–24) включал особей от 4+ до 9+. Длина сеголеток (ас) варьировала от 25 до 32 см, масса – от 180 до 380 г (табл. 2). Сравнительный анализ линейно-весового роста малотычинковых сеголеток из близлежащих озер (табл. 2) показал, что темп его роста выше, чем в Керетьозере, и ниже, чем в Тикшезере и Пяозере [Озера..., 1959, 2013].

Половое созревание самцов сига наступает в возрасте 4+, у самок – 5+. Начальным этапом, обеспечивающим воспроизводство рыб, является количество отложенной икры [Никольский, 1980]. Абсолютная плодовитость сига варьировала от 4460 до 10000 икринок. Средние данные по плодовитости сига



Карта-схема оз. Толпанярви
Map-scheme of Lake Tolpanjarvi

в зависимости от возраста представлены в таблице 3. Абсолютная плодовитость рыб находится в прямой зависимости от возраста и массы сига, что, в свою очередь, связано с условиями обитания.

Нерест сига проходит с начала второй декады октября и до начала ноября, при температуре 3–5 °С. Инкубационный период длится 7 месяцев. В пробах отмечены рыбы, пропускающие нерест в возрасте 9+, но это довольно обычное явление для сиговых рыб [Решетников, 1995].

В озере Толпанярви обитает и среднетычинковый сиг с числом жаберных тычинок от 28 до 36. Возрастной состав его был представлен пятью группами (от 2+ до 6+). Длина сигов колебалась от 21,7 до 27,2 см, масса – от 145 до 260 г (табл. 4). По темпу роста среднетычинковый сиг ближе к сигу оз. Ондозеро и незначительно отличается от такового в озерах Гимольском и Сегозере [Первозванский, 1986; Дятлов, 2002; Савосин и др., 2016].

Самцы среднетычинкового сига созревают в возрасте 3+, самки – 4+, его абсолютная плодовитость колебалась от 3370 до 6840 икринок (табл. 5). Количество самцов и самок в пробах

Таблица 1. Видовой состав рыб оз. Толпанярви

Table 1. The species composition of fish of Lake Tolpanjarvi

Семейство / вид Family / species
Сем. Coregonidae – сиговые
<i>Coregonus albula</i> (L.) – европейская ряпушка
<i>Coregonus lavaretus</i> (L.) – обыкновенный сиг
Сем. Esocidae – щуковые
<i>Esox lucius</i> L. – обыкновенная щука
Сем. Cyprinidae – карповые
<i>Rutilus rutilus</i> (L.) – плотва
<i>Leuciscus idus</i> (L.) – язь
Сем. Lotidae – налимовые
<i>Lota lota</i> (L.) – налим
Сем. Percidae – окуневые
<i>Perca fluviatilis</i> L. – речной окунь

у двух форм сига составляло 50 %, что указывает на пик нереста (29 октября).

Сравнительный анализ биологических показателей двух форм сига Толпанярви выявил, что малотычинковый сиг характеризуется более длительным жизненным циклом (9+), более высоким линейно-весовым ростом и в связи с этим большей абсолютной плодовитостью.

Таблица 2. Линейно-весовой рост малотычинковых сига водоемов Карелии

Table 2. Linear-weight growth of small-rakered whitefish in Karelian water bodies

Озеро Lake	Возраст, лет Age, years							N
	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	
Длина (ас), см Length (ac), cm								
Толпанъярви ¹ (18–24 ж. т.) Tolpanjarvi ¹ (18–24 g. r.)	–	25,0	26,5	27,8	28,8	30,0	32,0	80
Пяозеро ¹ (19–23 ж. т.) Pyaozero ¹ (19–23 g. r.)	26,0	27,0	29,0	31,0	32,0	33,0	34,0	100
Кереть ² (18–24 ж. т.) Keret ² (18–24 g. r.)	21,0	23,1	25,0	27,0	29,0	30,5	34,0	150
Тикшезеро ² (19–22 ж. т.) Tikshezero ² (19–22 g. r.)	23,0	27,3	29,0	31,5	34,6	37,0	40,0	300
Масса, г Mass, g								
Толпанъярви ¹ (18–24 ж. т.) Tolpanjarvi ¹ (18–24 g. r.)	–	180	235	260	300	330	380	80
Пяозеро ¹ (19–23 ж. т.) Pyaozero ¹ (19–23 g. r.)	175	185	240	310	360	410	440	100
Кереть ² (18–24 ж. т.) Keret ² (18–24 g. r.)	90	130	165	230	290	340	400	150
Тикшезеро ² (19–22 ж. т.) Tikshezero ² (19–22 g. r.)	125	200	260	330	420	500	600	300

Примечание. 1 – наши данные; 2 – по: Озера..., 1959.

Note. 1 – authors' data; 2 – after: Oзера..., 1959.

Таблица 3. Абсолютная плодовитость (АП) малотычинкового сига оз. Толпанъярви (октябрь 2019 г.)

Table 3. Absolute fecundity (AF) of the small-rakered whitefish in Lake Tolpanjarvi (October, 2019)

Возраст, лет Age, years	Длина (ас), см Length (ac), cm	Масса, г Mass, g	АП, икр. AF, eggs	N
5+	25,3	235	5000	23
6+	–	–	–	–
7+	28,5	300	6400	8
8+	–	–	–	–
9+	32,0	380	9900	4

Окунь является наиболее многочисленным видом рыб в водоемах Карелии. Благодаря неприхотливости к условиям обитания он смог заселить значительную часть разнотипных водоемов – от крупнейших озер, таких как Ладожское и Онежское, до самых маленьких лесных ламб.

Обитает как в олиготрофных, мезотрофных, так и в дистрофных озерах. Характеризуется большой экологической пластичностью.

Окуню свойственен длительный жизненный цикл, некоторые особи живут до 23 лет (при длине тела 43 см и массе 1,5 кг). В уловах чаще

Таблица 4. Линейно-весовой рост среднетычинковых сига водоемов Карелии

Table 4. Linear weight growth of medium-rakered whitefish in Karelian water bodies

Озеро Lake	Возраст, лет Age, years							N
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	
Длина (ас), см Length (ac), cm								
Толпанъярви ¹ (28–36 ж. т.) Tolpanjarvi ¹ (28–36 g. r.)	21,7	23,5	24,7	25,8	27,2	–	–	60
Гимольское ² (26–31 ж. т.) Gimolskoe ² (26–31 g. r.)	18,2	22,0	24,1	25,2	28,0	–	–	27
Ондозеро ³ (31–37 ж. т.) Ondozero ³ (31–37 g. r.)	22,6	23,2	25,0	26,2	27,7	29,3	31,4	–
Сегозеро ³ (32–38 ж. т.) Segozero ³ (32–38 g. r.)	22,0	22,2	23,4	25,5	27,0	28,7	–	–
Масса, г Mass, g								
Толпанъярви ¹ (28–36 ж. т.) Tolpanjarvi ¹ (28–36 g. r.)	–	145	170	220	260	–	–	60
Гимольское ² (26–31 ж. т.) Gimolskoe ² (26–31 g. r.)	65	135	162	202	300	–	–	27
Ондозеро ³ (31–37 ж. т.) Ondozero ³ (31–37 g. r.)	106	126	152	175	200	256	330	–
Сегозеро ³ (32–38 ж. т.) Segozero ³ (32–38 g. r.)	85	100	110	120	148	166	–	–

Примечание. 1 – наши данные; 2 – по: Савосин и др., 2016; 3 – по: Озера..., 1959.

Note. 1 – authors' data; 2 – after: Savosin et al., 2016; 3 – after: Oзера..., 1959.

Таблица 5. Абсолютная плодовитость (АП) среднетычинкового сига оз. Толпанъярви (октябрь 2019 г.)

Table 5. Absolute fecundity (AF) of the medium-rakered whitefish in Lake Tolpanyarvi (October, 2019)

Возраст, лет Age, years	Длина (ас), см Length (ac), cm	Масса, г Mass, g	АП, икр AF, eggs	N
4+	25,3	180	4500	11
5+	26,5	220	5000	9
6+	27,4	260	6700	5

всего преобладают окуни в возрасте 5–9 лет, массой 75–250 г. На рост окуня большое влияние оказывает температура воды, ее pH, длина светового дня и состояние кормовой базы [Балагурова, 1970; Karas, 1987; Raitaniemi et al., 1988; Биология..., 1993; Ostbye, 1997; Стерлигова и др., 2016].

В оз. Толпанъярви в 2019 г. выловлены окуни в возрасте от 7+ до 15+, длиной 18,0–30,5 см и массой 110–520 г соответственно. Рыбы в возрасте от 9+ до 13+ составляли 77 %, т. е. преобладали старшевозрастные особи, что можно объяснить слабой интенсивностью вылова окуня в данном водоеме. Это отмечается

и в других труднодоступных и заповедных водоемах Карелии.

Линейно-весовые показатели окуня разных возрастных групп представлены в таблице 6. Темп роста окуня оз. Толпанъярви незначительно отличается от этого параметра в малых водоемах Карелии [Стерлигова и др., 2016]. Высокий линейно-весовой рост отмечен у окуня крупных озер – Онежского и Ладожского, характеризующихся большими площадями для нагула и нереста, а также богатой кормовой базой [Гуляева, 1951; Дятлов, 2002 и др.].

Наиболее интенсивно обменные процессы у данного вида протекают при температуре воды 10–20 °С. Рост окуня находится в прямой зависимости от питания, спектр которого довольно широк и включает разнообразные группы пищевых организмов (ракообразные, насекомые, моллюски, рыбы и др.). Сам окунь служит одним из основных объектов питания всех хищных видов рыб.

Половой зрелости окунь достигает на 2–3 году жизни. Нерест начинается во второй половине мая и продолжается в июне при температуре воды 12–13 °С. Икра в виде длинных сетчатых лент откладывается на прошлогоднюю растительность. Такой способ откладки икры обеспечивает высокую выживаемость икры и личинок. Нерест однократный. Развитие икры длится около двух недель.

Окунь, при его высокой численности, служит одним из основных объектов промышленного лова и объектом аквакультуры в Финляндии и России.

Плотва в большинстве водоемов Карелии является вторым по численности видом после окуня. Она обитает практически повсеместно, ею заселено до 87 % водоемов республики [Озера..., 1959, 2013; Смирнов, 1977; Ильмаст и др., 2019]. Рыба стайная, неприхотливая к условиям обитания. Численность регулируется естественной смертностью, в меньшей степени – выловом. В озерах предпочитает прибрежные мелководные участки, богатые водной растительностью, открытых глубоких плесов избегает; в реках чаще встречается на медленном течении.

Возрастной состав уловов плотвы оз. Толпанъярви в период исследований был представлен особями от 8+ до 14+, преобладали рыбы в возрасте от 8+ до 10+ (83 %). Длина рыб варьировала в пределах от 16,5 до 26,0 см и масса – от 107 до 280 г (табл. 6).

Растет плотва в оз. Толпанъярви очень медленно, что характерно для малых водоемов Карелии [Первозванский, 1986; Стерлигова и др., 2005; Дзюбук, Рыжков, 2009]. В крупных озерах плотва может достигать длины 34–36 см, массы 0,7–0,8 кг, в Ладожском озере – до 1,0 кг [Дятлов, 2002; Кудерский, 2013]. Предельный возраст плотвы 28 лет отмечен в Керетьозере, но обычно рыбы старше 15–20 лет встречаются крайне редко.

По характеру питания плотва – эврифаг. Пищевой спектр разнообразен и включает зоопланктон, различные бентосные организмы (личинки ручейников, хирономид, поденок,

Таблица 6. Линейно-весовой рост основных видов рыб оз. Толпанъярви

Table 6. Linear-weight growth of the main species of fish in Lake Tolpanjarvi

Возраст, лет Age, years										
4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	14+
Окунь (n=65) Perch (n=65)										
–	–	–	19,0 120	20,0 140	22,0 200	24,0 260	–	26,7 346	28,0 380	29,0 433
Плотва (n=105) Roach (n=105)										
–	–	–	–	16,8 105	18,3 130	19,8 145	20,3 167	21,5 200	24,1 250	26,0 280
Язь (n=31) Ide (n=31)										
18,7 130	20,7 185	23,5 280	27,0 390	28,3 480	29,3 570	30,4 630	32,0 835	34,0 920	–	–
Щука (n=16) Pike (n=16)										
43,0 600	46,7 730	48,0 1100	53,0 1350	57,0 2000	–	–	–	–	–	–

Примечание. В числителе – длина (ad), см; в знаменателе – масса, г.

Note. In the numerator – length (ad), cm; in the denominator – mass, g.

моллюски, черви и др.), детрит, нитчатые водоросли, растительные остатки, икру и молодь рыб. Плотва выступает как конкурент в питании леща, сига и молоди других ценных видов рыб. Нерест плотвы начинается на юге со второй половины мая, на севере – в июне при температуре воды 8–9 °С и выше (до 14–16 °С). Икрометание единовременное и ежегодное. Плотва относится к второстепенным объектам промысла, при этом играет важную роль в местном рыболовстве.

Щука в водоемах Карелии также относится к массовым видам рыб. Она отмечена в 95 % обследованных озер и во многих реках, ручьях [Герд, 1949; Озера..., 2013]. Предпочитает как прибрежную зарослевую зону, так и глубоководные участки. Относится к числу наиболее крупных рыб в водоемах региона. Известны случаи поимки рыбы массой 17 кг в Онежском озере и Сямозере, 12 кг – в Пяозере, Миккельском озере [Мельянцев, 1954; Озера..., 1959; Вебер и др., 1962]. В уловах доминируют особи длиной 50–60 см и массой 1,5–2,0 кг. Максимальная продолжительность жизни в водоемах Карелии различается незначительно – 15–18 лет, в Пяозере – 22 года.

В оз. Толпанъярви выловлены щуки в возрасте от 3+ до 8+, длиной от 32 до 58 см, массой 260–1600 г (табл. 6). Линейно-весовой рост щуки в разных возрастных группах значительно отличается и зависит от кормовой базы водоемов. Так, щука, живущая в озерах, изобилующих кормами, имеет массу в полтора-два раза больше, чем щука такого же возраста в водоемах с бедной кормовой базой [Жуков, 1965; Попова, 1982; Tresurer, Owen, 1991].

Половой зрелости самки щуки достигают в возрасте 3+, самцы – 4 года. Самка откладывает икру в присутствии двух-трех самцов на корни и стебли осоки, тростника. Нерестится щука в конце апреля – мае при температуре воды 5–9 °С, на минимальной глубине 20–50 см, максимальной – до 5 м. Развитие икры заканчивается на 10–14-е сутки, вылупившиеся личинки длиной 8 мм имеют крупный желточный мешок, служащий им пищей. Спустя 7 дней мешок рассасывается, и личинки при достижении длины 14–20 мм переходят на смешанное питание, потребляя преимущественно босмин (до 80 %). На хищное питание молодь щуки переходит при достижении длины 5–7 см [Пиху, Пиху, 1974; Иванова, Лопатко, 1983]. В зависимости от сезона года рацион щуки меняется, что обусловлено доступностью корма. При уменьшении численности того или иного вида рыб-жертв щука переходит на питание другими видами, что отмечалось многими

исследователями [Вебер и др., 1962; Попова, 1979, 1982; Первозванский, 1986; Дятлов, 2002; Стерлигова и др., 2002 и др.].

Высокие адаптивные свойства щуки и прекрасные вкусовые качества способствовали тому, что она стала объектом садкового и прудового рыбоводства в ряде стран Западной Европы, в Америке и Канаде [Wraight, Giles, 1987; Lejolivet, Dauba, 1988 и др.].

Язь в водоемах Карелии является широко распространенным видом. Он встречается в 267 озерах и многочисленных реках на территории от Онежского и Ладожского озер на юге до Топозера и Пяозера на севере республики. Язь предпочитает прибрежные мелководные участки, богатые водной растительностью, и места с заиленными грунтами. Открытых глубоких плесов избегает, в реках чаще встречается на медленном течении. Рыба стайная, но массовых скоплений не образует. Средний размер язя колеблется от 25 до 30 см, масса – от 250 до 600 г. Отдельные экземпляры в возрасте 20 лет достигают массы 2,2 кг.

В оз. Толпанъярви язь отмечался в прилове с другими видами рыб. Возрастной состав его в уловах колебался от 4+ до 12+. Рыбы в возрасте 5–9 лет составляли 70 %. Линейно-весовые показатели язя оз. Толпанъярви представлены в таблице 6.

Пища язя самая разнообразная. Молодь питается зоопланктоном, детритом (мелкие частицы остатков организмов и их выделений) и мелкими организмами бентоса. Взрослые особи поедают падающих в воду насекомых, дождевых червей, личинок насекомых, донных ракообразных, моллюсков и личинок рыб. Питается язь с весны до глубокой осени, зимой малоактивен.

В водоемах Карелии язь созревает обычно в возрасте 5–7 лет, самки на год позднее самцов [Потапова, 1969; Титова, Стерлигова, 1977; Первозванский, 1986]. Исключение составляет язь Ладожского озера, где самцы единично созревают в 4 года при длине 23 см и массе 220 г. Массовое созревание обоих полов отмечено в 5–6 полных лет при длине 26–28 см и массе 380–420 г в возрасте 5–7 лет [Дятлов, 2002]. Нерестится в мае–июне при температуре воды 5–7 °С, на каменистых и твердых грунтах. Плодовитость варьирует от 30 до 100 тыс. икринок. Нерест длится 5–7 дней. Икрометание ежегодное, пропуска нереста не отмечено. Икра клейкая, развивается около трех недель.

Основной вылов язя в Карелии приходится на период нереста (май, июнь). Язь имеет большое значение для любительского и спортивного рыболовства.

В оз. Толпанъярви в незначительных количествах в уловах отмечена мелкая форма ряпушки в возрасте 1+ (длина 8 см, масса 7 г). По данным местных рыбаков, в озере обитает налим, который отмечается в сетях в период нереста (зимой).

Заключение

Результаты рекогносцировочных исследований рыбного населения оз. Толпанъярви показали, что в водоеме в настоящее время обитает 7 видов рыб, среди которых наиболее многочисленными являются окунь, плотва и сиг. В уловах контрольными орудиями лова преобладают старшевозрастные особи всех видов рыб, что указывает на слабую промысловую нагрузку на водоем вследствие его удаленности от промышленных и населенных пунктов. В озере обнаружено две формы сига *Coregonus lavaretus*, которые отличаются как по числу жаберных тычинок (малотычинковые 18–24 ж. т. и среднетычинковые 28–36 ж. т.), так и по биологическим показателям (линейно-весовой рост, созревание, плодовитость и питание). Малотычинковый сиг имеет более длинный жизненный цикл (9+) и более высокие показатели линейно-весового роста и в связи с этим большую плодовитость. Для более полной характеристики всей экосистемы оз. Толпанъярви следует изучить его гидрологический, гидрохимический и гидробиологический (фитопланктон, зоопланктон и бентос) режимы.

Известно, что пресноводные водоемы Карелии на протяжении длительного времени испытывают усиленную антропогенную нагрузку, результатом которой стали существенные преобразования в экосистемах: перестройка структуры сообществ, изменение условий обитания рыб (нагула и воспроизводства), трофических и продукционных характеристик гидробионтов. Перечисленные изменения требуют постоянного контроля и мониторинговых наблюдений за составом и структурой водных сообществ. Озеро Толпанъярви относится к стабильной и пока практически нетронутой природной экосистеме и может служить базовой фоновой основой для оценки состояния водоемов в условиях усиленного антропогенного воздействия.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт биологии КарНЦ РАН), Программы Президиума РАН «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России»; проекта РФФИ № 18-04-00163а.

Литература

- Балагурова М. В. О возрастных, сезонных и годовых различиях в питании окуня // Водные ресурсы Карелии и пути их использования. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1970. С. 373–375.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Ред. А. Ф. Алимов, Н. Г. Богущая, М. И. Орлова. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. 436 с.
- Биология речного окуня. М.: Наука, 1993. 188 с.
- Вебер Д. Г., Кожина Е. С., Потапова О. И., Титова В. Ф. Материалы по биологии основных промысловых рыб Сямозера // Тр. Сямозерской комплексной экспедиции. Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР, 1962. Т. 2. С. 82–113.
- Герд С. В. Некоторые зоогеографические проблемы изучения рыб Карелии // Природные ресурсы, история и культура Карело-Финской ССР. Петрозаводск: Гос. изд-во КФССР, 1949. Вып. 2. С. 100–115.
- Гуляева А. М. Материалы по биологии окуня Онежского озера // Тр. Карело-Фин. отд. ВНИОРХ. 1951. Т. 3. С. 150–168.
- Дгебуадзе Ю. Ю. Экология инвазий и популяционных контактов животных: общие подходы // Виды-вселенцы в европейских морях России. Апатиты: КНЦ РАН, 2000. С. 35–50.
- Дгебуадзе Ю. Ю., Чернова О. Ф. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2009. 315 с.
- Дзюбук И. М., Рыжков Л. П. Динамика состояния ихтиофауны Онежского озера в XX веке // Ученые записки ПетрГУ. 2009. № 5. С. 26–31.
- Дятлов М. А. Рыбы Ладожского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 281 с.
- Жуков П. И. Рыбы Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1965. 415 с.
- Иванова М. Н., Лопатко А. Н. Некоторые особенности питания и пищевого поведения личинок щуки *Esox lucius* L. из потомства одной пары производителей // Вопр. ихтиологии. 1983. Т. 23, вып. 4. С. 691–693.
- Ильмаст Н. В., Стерлигова О. П., Савосин Д. С. Плотва *Rutilus rutilus* (L.) озерно-речной системы реки Кенти (бассейн Белого моря) // Труды КарНЦ РАН. 2019. № 5. С. 73–82. doi: 10.17076/eco1069
- Кашулин Н. А., Лукин А. А., Амундсен П. А. Рыбы пресных вод субарктики как биоиндикаторы техногенного загрязнения. Апатиты: КНЦ РАН, 1999. 142 с.
- Криксунов Е. А., Бобырев А. Е., Бурменский В. А., Павлов В. Н., Ильмаст Н. В., Стерлигова О. П. Балансовая модель биотического сообщества Сямозера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. 54 с.
- Кудерский Л. А. Исследования по ихтиологии, рыбному хозяйству и смежным дисциплинам // Сб. науч. тр. ФГНУ «ГосНИОРХ». М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2013. Т. 3, вып. 342. 526 с.
- Мельянцева В. Г. Рыбы Пяозера // Тр. Карело-Финского гос. ун-та. Петрозаводск: Гос. изд-во Карело-Финской ССР, 1954. Т. V. С. 101–114.
- Мина М. В. Задачи и методы изучения роста рыб в природных условиях // Современные проблемы ихтиологии. М.: Наука, 1981. С. 177–195.

Моисеенко Т. И. Теоретические основы нормирования антропогенных нагрузок на водоемы Субарктики. Апатиты: КНЦ РАН, 1997. 262 с.

Никольский Г. В. Структура вида и закономерности изменчивости рыб. М.: Пищ. пром., 1980. 182 с.

Озера Карелии: природа, рыбы и рыбное хозяйство (справочник). Петрозаводск: Гос. изд-во КАССР, 1959. 618 с.

Озера Карелии. Справочник. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 464 с.

Павлов Д. С., Стриганова Б. Р. Биологические ресурсы России и основные направления фундаментальных исследований // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами: Сб. науч. ст. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. С. 4–20.

Первозванский В. Я. Рыбы водоемов района Костомукшского железорудного месторождения (экология, воспроизводство, использование). Петрозаводск: Карелия, 1986. 216 с.

Пиху Э. Х., Пиху Э. Р. Питание основных хищных рыб Псковско-Чудского водоема // Изв. ГосНИОРХ. 1974. Вып. 83. С. 136–143.

Попова О. А. Роль хищных рыб в экосистемах // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М.: Наука, 1979. С. 106–145.

Попова О. А. Питание хищных рыб Сямозера после вселения корюшки // Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. С. 106–145.

Потапова О. И. Данные по плодовитости и нересту весенненерестующих рыб Лахтинской губы Сямозера // Вопросы экологии животных. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1969. С. 80–92.

Правдин И. Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 324 с.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром., 1966. 376 с.

Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 300 с.

Решетников Ю. С. Современные проблемы изучения сиговых рыб // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35, № 2. С. 156–174.

Решетников Ю. С., Лукин А. А. Современное состояние разнообразия сиговых рыб Онежского озера и проблемы определения их видовой принадлежности // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46, № 6. С. 732–746.

Рыбы в заповедниках России. В двух томах / Под ред. Ю. С. Решетникова. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. Т. 1. 627 с.

Савваитова К. А. Арктические гольцы (Структура популяционных систем, перспективы хозяйственного использования). М.: Агропромиздат, 1989. 224 с.

Савосин Д. С., Ильмаст Н. В., Кучко Я. А., Миланчук Н. П., Беляев Д. С. Популяционные показатели сиговых рыб Гимольского озера (Карелия) // Вестник рыбохозяйственной науки. 2016. Т. 3, № 4(12). С. 35–44.

Смирнов А. Ф. Рыбы озера Имандра // Рыбы озер Кольского полуострова. Петрозаводск: ПетрГУ, 1977. С. 56–76.

Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В., Савосин Д. С. Круглоротые и рыбы пресных вод Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2016. 224 с.

Стерлигова О. П., Ильмаст Н. В., Китаев С. П., Первозванский В. Я. Биология рыб озера Тулос // Проблемы лососевых на Европейском Севере: Сб. науч. тр. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. С. 171–179.

Стерлигова О. П., Китаев С. П., Павловский С. А., Кучко Я. А. Малые водоемы национального парка «Паанаярви» и их рыбное население // Труды КарНЦ РАН. 2005. Вып. 7. С. 211–217.

Стерлигова О. П., Павлов В. Н., Ильмаст Н. В., Павловский С. А., Комулайнен С. Ф., Кучко Я. А., Китаев С. П. Экосистема Сямозера. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2002. 120 с.

Титова В. Ф., Стерлигова О. П. Ихтиофауна // Сямозеро и перспективы его рыбохозяйственного использования. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1977. С. 125–185.

Черешнев И. А. Круглоротые и рыбы // Позвоночные животные Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1996. Раздел 1. С. 21–61.

Amundsen P. A., Staldvik F. J., Lukin A. A., Kashulin N. A., Popova O. A., Reshetnikov Yu. S. Heavy metal contamination in freshwater fish from the border region between Norway and Russia // Sci. Total Environ. 1997. Vol. 201. P. 211–224.

Auvinen H. Growth mortality and management of whitefish (*Coregonus lavaretus*) Pyhajarvi (Karelia) // Finnish Fish. Res. 1987. P. 38–47.

Ilmast N., Sendek D., Zuykova E., Milyanchuk N., Savosin D., Borisovskaya A., Alekseev M., Bochkarev N. Morphological and genetic variability of the mass whitefish Forms in Lake Onega // KnE Life Sci. 2020. P. 141–151. doi: 10.18502/kl.v5i1.6037

Karas P. Food consumption, growth and recruitment in perch (*Perca fluviatilis*) // University dissertation from Uppsala. Acta Universitatis Upsaliensis. 1987. No. 108. P. 1–19.

Nilsson N.-A. On the food competition between two species of Coregonids in a North-Swedish lake // Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1958. No. 39. P. 146–161.

Ostbye K., Oxnevad S. F., Vollestad L. A. Developmental stability in perch in acidified aluminium – rich lakes // Can. J. Zool. 1997. No. 75. P. 919–928.

Raitaniemi J., Rask M., Vuorinen P. The growth of perch *Perca fluviatilis* L., in smale Finnish lake at different stages of acidification // Ann. Zool. Fenn. 1988. Vol. 25, no. 3. P. 209–219.

Svardson G. Postglacial dispersal and reticulate evolution of Nordic coregonids // Nordic J. Freshw. Res. 1998. Vol. 74. P. 3–32.

Lejolivet C., Dauba E. Croissance et comportement, alimentaire dalevins de Brachet (*Esox lucius* L.) élevés en cages dans le reservoir de Pareloup // Ann. Limnol. 1988. Vol. 24, no. 2. P. 183–192.

Tresurer J., Owen R. Food and growth of pice *Esox lucius* in simple fish communities in lakes of different tropic Status // Aquat. Living Resour. 1991. Vol. 4. P. 289–292.

Wraight R. M., Giles N. The survival, growth and diet of pice fry, *Esox lucius* L., staked at different densities in experimental ponds // J. Fish. Biol. 1987. Vol. 30, no. 3. P. 617–629.

Поступила в редакцию 06.11.2020

References

- Balagurova M. V. O vozrastnykh, sezonnykh i godovykh razlichiyakh v pitanii okunya [About age, seasonal and annual differences in the feeding of perch]. *Vodnye resursy Karelii i puti ikh ispol'zovaniya* [Water resources of Karelia and ways of their use]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1970. P. 373–375.
- Biologicheskie invazii v vodnykh i nazemnykh ekosistemakh [Biological invasions in aquatic and terrestrial ecosystems]. Eds. A. F. Alimov, N. G. Bogutskaya, M. I. Orlova. Moscow: KMK, 2004. 436 p.
- Biologiya rechnogo okunya [Biology of river perch]. Moscow: Nauka, 1993. 188 p.
- Chereshnev I. A. Krugloroty i ryby [Cyclostomata and fish]. *Pozvonochnye zhivotnye Severo-Vostoka Rossii* [Vertebrate animals of the North-East of Russia]. Vladivostok: Dal'nauka, 1996. Part 1. P. 21–61.
- Dgebuadze Yu. Yu. Ekologiya invazii i populyatsionnykh kontaktov zhivotnykh: obshchie podkhody [Ecology of invasions and population contacts of animals: general approaches]. *Vidy-vselelentsy v evropeiskikh moryakh Rossii* [Invasive species in the European seas of Russia]. Apatity: KSC RAS, 2000. P. 35–50.
- Dgebuadze Yu. Yu., Chernova O. F. Cheshuya kostistyykh ryb kak diagnosticheskaya i registriruyushchaya struktura [Bony fish scales as a diagnostic and recording structure]. Moscow: KMK, 2009. 315 p.
- Dyatlov M. A. Ryby Ladozhskogo ozera [Fishes of Lake Ladoga]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2002. 281 p.
- Dzyubuk I. M., Ryzhkov L. P. Dinamika sostoyaniya ikhtiofauny Onezhskogo ozera v XX veke [Dynamics of the status of the ichthyofauna of Lake Onega in the 20th century]. *Uchenye zapiski PetrGU* [Proceed. Petrozavodsk St. Univ.]. 2009. No. 5. P. 26–31.
- Gerd S. V. Nekotorye zoogeograficheskie problemy izucheniya ryb Karelii [Some zoogeographic problems of studying the fish of Karelia]. *Prirod. resursy, istoriya i kul'tura Karelo-Finskoi SSR* [Nat. resources, history, and culture of the Karelian-Finnish SSR]. Petrozavodsk: Gos. izd-vo Karelo-Fin. SSR, 1949. Iss. 2. P. 100–115.
- Gulyaeva A. M. Materialy po biologii okunya Onezhskogo ozera [Materials on the perch biology of Lake Onega]. *Trudy Karelo-Fin. otd. VNIORKh* [Proceed. Karelian-Finnish Br. All-Union Res. Inst. Lake River Fisheries]. 1951. Vol. 3. P. 150–168.
- Il'mast N. V., Sterligova O. P., Savosin D. S. Plotva *Rutilus rutilus* (L.) ozerno-rechnoi sistemy reki Kenti (bassein Belogo morya) [Roach *Rutilus rutilus* (L.) of the lake-river system of the Kenti River (White Sea basin)]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2019. No. 5. P. 73–82. doi: 10.17076/eco1069
- Ivanova M. N., Lopatko A. N. Nekotorye osobennosti pitaniya i pishchevogo povedeniya lichinok shchuki *Esox lucius* L. iz potomstva odnoi pary proizvoditelei [Some features of feeding and food behavior of pike larvae *Esox lucius* L. from the progeny of one pair of producers]. *Voprosy ikhtiologii*. [J. Ichthyol.]. 1983. Vol. 23, iss. 4. P. 691–693.
- Kashulin N. A., Lukin A. A., Amundsen P. A. Ryby presnykh vod subarktiki kak bioindikatory tekhnogenno go zagryazneniya [Subarctic freshwater fish as bio-indicators of industrial pollution]. Apatity: KSC RAS, 1999. 142 p.
- Kriksunov E. A., Bobyrev A. E., Burmenskii V. A., Pavlov V. N., Il'mast N. V., Sterligova O. P. Balansovaya model' bioticheskogo soobshchestva Syamozera [Balance model of the biotic community of Lake Syamozero]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2005. 54 p.
- Kuderskiy L. A. Issledovaniya po ikhtiologii, rybnomu khozyaistvu i smezhnym distsiplinam [Studies in ichthyology, fisheries and related disciplines]. *Sb. nauch. trudov GosNIORKH* [Proceed. National Res. Inst. Lake River Fisheries]. Moscow; St. Petersburg: KMK, 2013. Vol. 3, iss. 342. 526 p.
- Mel'yantsev V. G. Ryby Pyaozera [Fish of Lake Pyaozero]. *Tr. Karelo-Finskogo gos. un-ta* [Trans. Karelian-Finnish St. Univ.]. Petrozavodsk: Gos. izd-vo KFSSR, 1954. Vol. 5. P. 101–114.
- Mina M. V. Zadachi i metody izucheniya rosta ryb v prirodnykh usloviyakh [Tasks and methods for studying fish growth in natural conditions]. *Sov. probl. ikhtiologii*. [Current Iss. Ichthyol.]. Moscow: Nauka, 1981. P. 177–195.
- Moiseenko T. I. Teoreticheskie osnovy normirovaniya antropogennykh nagruzok na vodoemy Subarktiki [Theoretical foundations of the regulation of anthropogenic pressure on subarctic water bodies]. Apatity: KSC RAS, 1997. 262 p.
- Nikol'skii G. V. Struktura vida i zakonornosti izmenchivosti ryb [Structure of the species and regularity of fish variability]. Moscow: Pishch. prom., 1980. 182 p.
- Ozera Karelii: priroda, ryby i rybnoe khozyaystvo (spravochnik) [Lakes of Karelia: nature, fish, and fisheries (a reference book)]. Petrozavodsk: Gos. izd-vo KFSSR, 1959. 618 p.
- Ozera Karelii. Spravochnik [Lakes of Karelia. A reference book]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2013. 464 p.
- Pavlov D. S., Striganova B. R. Biologicheskie resursy Rossii i osnovnye napravleniya fundamental'nykh issledovaniy [Biological resources of Russia and the main directions of fundamental research]. *Fund. osnovy upravleniya biol. resursami* [Fund. of biol. resources management]. Moscow: KMK, 2005. P. 4–20.
- Pervozvanskii V. Ya. Ryby vodoemov raiona Kostomukshskogo zhelezorudnogo mestorozhdeniya (ekologiya, vosproizvodstvo, ispol'zovanie) [Fish of water bodies of the Kostomuksha iron ore deposit area (ecology, reproduction, and use)]. Petrozavodsk: Karelia, 1986. 216 p.
- Pikhu E. Kh., Pikhu E. R. Pitaniye osnovnykh khishchnykh ryb Pskovsko-Chudskogo vodoema [Feeding of the main predatory fish of the Pskov-Peipsi water body]. *Izvestia GosNIORKh* [Proceed. Res. Inst. Lake River Fisheries]. 1974. Iss. 83. P. 136–143.
- Popova O. A. Rol' khishchnykh ryb v ekosistemakh [Role of predatory fish in ecosystems]. *Izmenchivost' ryb presnovodnykh ekosistem* [Fish variability in freshwater ecosystems]. Moscow: Nauka, 1979. P. 106–145.
- Popova O. A. Pitaniye khishchnykh ryb Syamozera posle vseleniya koryushki [Feeding of predatory fish of Lake Syamozero after the introduction of smelt]. *Izmeneniye struktury rybnogo naseleniya evtrofiruемого vodoema* [Change in the structure of the fish population of an eutrophied reservoir]. Moscow: Nauka, 1982. P. 106–145.

- Potapova O. I. Dannye po plodovitosti i nerestu vensnenerestuyushchikh ryb Lakhtinskoi guby Syamozera [Data on fecundity and spawning of spring spawning fish of the Lakhtinsky Bay of Lake Syamozero]. *Vopr. ekol. zhivotnykh* [Iss. Animal Ecol.]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1969. P. 80–92.
- Pravdin I. F. Sigi vodoemov Karelo-Finskoi SSR [Whitefish of water bodies of the Karelian-Finnish SSR]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1954. 324 p.
- Pravdin I. F. Rukovodstvo po izucheniyu ryb [Guide to the study of fish]. Moscow: Pishch. prom., 1966. 376 p.
- Reshetnikov Yu. S. Ekologiya i sistematika sigovykh ryb [Ecology and systematics of the whitefish]. Moscow: Nauka, 1980. 300 p.
- Reshetnikov Yu. S. Sovremennye problemy izucheniya sigovykh ryb [Current problems in the study of whitefish]. *Voprosy ikhtiol.* [J. Ichthyol.]. 1995. Vol. 35, no. 2. P. 156–174.
- Reshetnikov Yu. S., Lukin A. A. Sovremennoe sostoyanie raznoobraziya sigovykh ryb Onezhskogo ozera i problemy opredeleniya ikh vidovoi prinadlezhnosti [Current state of whitefish variety in Lake Onega and problems of determining their species affiliation]. *Voprosy ikhtiol.* [J. Ichthyol.]. 2006. Vol. 46, no. 6. P. 732–746.
- Ryby v zapovednikakh Rossii [Fish in the reserves of Russia]. Ed. Yu. S. Reshetnikov. Moscow: KMK, 2010. Vol. 1. 627 p.
- Savosin D. S., Il'mast N. V., Kuchko Ya. A., Milyanchuk N. P., Belyaev D. S. Populyatsionnye pokazateli sigovykh ryb Gimol'skogo ozera (Kareliya) [Population indicators of whitefish in Lake Gimolskoe (Karelia)]. *Vestnik rybokhozyaistvennoi nauki* [Bull. Fisheries Sci.]. 2016. Vol. 3, no. 4(12). P. 35–44.
- Savvaitova K. A. Arkticheskie gol'tsy (Struktura populyatsionnykh sistem, perspektivy khozyaistvennogo ispol'zovaniya) [Arctic char (Structure of population systems, prospects for economic use)]. Moscow: Agropromizdat, 1989. 224 p.
- Smirnov A. F. Ryby ozera Imandra [Fishes of Lake Imandra]. *Ryby ozer Kol'skogo poluoostrova* [Fishes of lakes of the Kola Peninsula]. Petrozavodsk: PetrSU, 1977. P. 56–76.
- Sterligova O. P., Il'mast N. V., Savosin D. S. Krugloroty i ryby presnykh vod Karelii [Cyclostomata and fish of freshwaters in Karelia]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2016. 224 p.
- Sterligova O. P., Il'mast N. V., Kitaev S. P., Pervozvanskii V. Ya. Biologiya ryb ozera Tulos [Biology of fish of Lake Tulos]. *Probl. Iososevykh na Evropeiskom Severe* [Salmon problems in the European North]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 1998. P. 171–179.
- Sterligova O. P., Kitaev S. P., Pavlovskii S. A., Kuchko Ya. A. Malye vodoemy natsional'nogo parka "Paanajarvi" i ikh rybnoe naselenie [Small water bodies of the Paanajarvi National Park and their fish population]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2005. Iss. 7. P. 211–217.
- Sterligova O. P., Pavlov V. N., Il'mast N. V., Pavlovskii S. A., Komulainen S. F., Kuchko Ya. A., Kitaev S. P. Ekosistema Syamozera [Ecosystem of Lake Syamozero]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2002. 120 p.
- Titova V. F., Sterligova O. P. Ikhtiofauna [Ichthyofauna]. *Syamozero i perspektivy ego rybokhozyaistvennogo ispol'zovaniya* [Lake Syamozero and prospects for its fishery use]. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR, 1977. P. 125–185.
- Veber D. G., Kozhina Ye. S., Potapova O. I., Titova V. F. Materialy po biologii osnovnykh promyslovnykh ryb Syamozera [Materials on the biology of the main commercial fish of Lake Syamozero]. *Trudy Syamozerskoi kompleksnoi ekspeditsii* [Proceed. Syamozero Complex Expedition]. Petrozavodsk: Gos. izd-vo KASSR, 1962. Vol. 2. P. 82–113.
- Zhukov P. I. Ryby Belorussii [Fishes of Belorussia]. Minsk: Nauka i tekhnika, 1965. 415 p.
- Amundsen P. A., Staldivik F. J., Lukin A. A., Kashulin N. A., Popova O. A., Reshetnikov Yu. S. Heavy metal contamination in freshwater fish from the border region between Norway and Russia. *Sci. Total Environ.* 1997. Vol. 201. P. 211–224.
- Auvinen H. Growth mortality and management of whitefish (*Coregonus lavaretus*) Pyhajarvi (Karelia). *Finnish Fish. Res.* 1987. P. 38–47.
- Ilmast N., Sendek D., Zuykova E., Milyanchuk N., Savosin D., Borisovskaya A., Alekseev M., Bochkarev N. Morphological and genetic variability of the mass whitefish forms in Lake Onega. *KnE Life Sci.* 2020. P. 141–151. doi: 10.18502/cls.v5i1.6037
- Karas P. Food consumption, growth and recruitment in perch (*Perca fluviatilis*). University dissertation from Uppsala. *Acta Universitatis Upsaliensis.* 1987. No. 108. P. 1–19.
- Nilsson N.-A. On the food competition between two species of Coregonids in a North-Swedish lake. *Rept. Inst. Freshwater Res. Drottingholm*, 1958. No. 39. P. 146–161.
- Ostbye K., Oxnevad S. F., Vollestad L. A. Developmental stability in perch in acidic aluminium – rich lakes. *Can. J. Zool.* 1997. No. 75. P. 919–928.
- Raitaniemi J., Rask M., Vuorinen P. The growth of perch *Perca fluviatilis* L., in small Finnish lake at different stages of acidification. *Ann. Zool. Fenn.* 1988. Vol. 25, no. 3. P. 209–219.
- Svardson G. Postglacial dispersal and reticulate evolution of Nordic coregonids. *Nordic J. Freshw. Res.* 1998. Vol. 74. P. 3–32.
- Lejolyet C., Dauba E. Croissance et comportement, alimentaire dalevins de Brachet (*Esox lucius* L.) elevés en cages dans le réservoir de Pareloup. *Ann. Limnol.* 1988. Vol. 24, no. 2. P. 183–192.
- Tresurer J., Owen R. Food and growth of pike *Esox lucius* in simple fish communities in lakes of different trophic status. *Aquat. Living Resour.* 1991. Vol. 4. P. 289–292.
- Wright R. M., Giles N. The survival, growth and diet of pike fry, *Esox lucius* L., stocked at different densities in experimental ponds. *J. Fish. Biol.* 1987. Vol. 30, no. 3. P. 617–629.

Received November 06, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ильмаст Николай Викторович

заведующий лабораторией, д. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: ilmast@mail.ru

Стерлигова Ольга Павловна

главный научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: o.sterligova@yandex.ru

Милянчук Николай Петрович

младший научный сотрудник
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: milyanchuk90@mail.ru

Савосин Денис Сергеевич

научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: sadenser@inbox.ru

Савосин Евгений Сергеевич

научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: szhenya@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Ilmast, Nikolai

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ilmast@mail.ru

Sterligova, Olga

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: o.sterligova@yandex.ru

Milyanchuk, Nikolai

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: milyanchuk90@mail.ru

Savosin, Denis

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: sadenser@inbox.ru

Savosin, Evgeny

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: szhenya@mail.ru

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

(требования к работам, представляемым к публикации
в «Трудах Карельского научного центра Российской академии наук»)

«Труды Карельского научного центра Российской академии наук» (далее – Труды КарНЦ РАН) публикуют результаты завершённых оригинальных исследований в различных областях современной науки: теоретические и обзорные статьи, сообщения, материалы о научных мероприятиях (симпозиумах, конференциях и др.), персоналии (юбилеи и даты, потери науки), статьи по истории науки. Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные.

Статьи проходят обязательное рецензирование. Решение о публикации принимается редакционной коллегией серии или тематического выпуска Трудов КарНЦ РАН после рецензирования, с учётом научной значимости и актуальности представленных материалов. Редколлегия серий и отдельных выпусков Трудов КарНЦ РАН оставляет за собой право возвращать без регистрации рукописи, не отвечающие настоящим правилам.

При получении редакцией рукопись регистрируется (в случае выполнения авторами основных правил ее оформления) и направляется на отзыв рецензентам. Отзыв состоит из ответов на типовые вопросы анкеты и может содержать дополнительные расширенные комментарии. Кроме того, рецензент может вносить замечания и правки в текст рукописи. Авторам высылается электронная версия анкеты и комментарии рецензентов. Доработанный экземпляр автор должен вернуть в редакцию вместе с первоначальным экземпляром и ответом на все вопросы рецензента не позднее чем через месяц после получения рецензии. Перед опубликованием авторам высылается распечатанная версия статьи, которая вычитывается, подписывается авторами и возвращается в редакцию.

Журнал имеет полноценную электронную версию на базе Open Journal System (OJS), позволяющую перевести предоставление и редактирование рукописи, общение автора с редколлегиями серий и рецензентами в электронный формат и обеспечивающую прозрачность процесса рецензирования при сохранении анонимности рецензентов (<http://journals.krc.karelia.ru/>).

Редакционный совет журнала «Труды Карельского научного центра РАН» (Труды КарНЦ РАН) определил для себя в качестве одного из приоритетов полную открытость издания. Это означает, что пользователям на условиях свободного доступа разрешается: читать, скачивать, копировать, распространять, печатать, искать или находить полные тексты статей журнала по ссылке без предварительного разрешения от издателя и автора. Учредители журнала берут на себя все расходы по редакционно-издательской подготовке статей и их опубликованию.

Содержание номеров Трудов КарНЦ РАН, аннотации и полнотекстовые электронные варианты статей, а также другая полезная информация, включая настоящие Правила, доступны на сайтах – <http://transactions.krc.karelia.ru>; <http://journals.krc.karelia.ru>

Почтовый адрес редакции: 185000, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, КарНЦ РАН, редакция Трудов КарНЦ РАН. Телефон: (8142) 762018.

ПРАВИЛА ОФОРМЛЕНИЯ РУКОПИСИ

Статьи публикуются на русском или английском языке. Рукописи должны быть тщательно выверены и отрецензированы авторами.

Объём рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, рисунки) не должен превышать: для обзорных статей – 30 страниц, для оригинальных – 25, для сообщений – 15, для хроники и рецензий – 5–6. Объём рисунков не должен превышать 1/4 объёма статьи. Рукописи большего объёма (в исключительных случаях) принимаются при достаточном обосновании по согласованию с ответственным редактором.

При оформлении рукописи применяется полуторный межстрочный интервал, шрифт Times New Roman, кегль 12, выравнивание по обоим краям. Размер полей страницы – 2,5 см со всех сторон. Все страницы, включая список литературы и подписи к рисункам, должны иметь сплошную нумерацию в нижнем правом углу. Страницы с рисунками не нумеруются.

Рукописи подаются в электронном виде в формате MS Word на сайте <http://journals.krc.karelia.ru> либо на e-mail: trudy@krc.karelia.ru или представляются в редакцию лично (г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, каб. 502).

ОБЩИЙ ПОРЯДОК РАСПОЛОЖЕНИЯ ЧАСТЕЙ СТАТЬИ

Элементы статьи должны располагаться в следующем порядке: *УДК* курсивом на первой странице, в левом верхнем углу; заглавие статьи на русском языке заглавными буквами полужирным шрифтом; инициалы, фамилии всех авторов на русском языке полужирным шрифтом; полное название организации – места работы каждого автора в именительном падеже на русском языке курсивом (если авторов несколько и работают они в разных учреждениях, следует отметить арабскими цифрами соответствие фамилий авторов учреждениям, в которых они работают; если все авторы статьи работают в одном учреждении, можно не указывать место работы каждого автора отдельно); аннотация на русском языке; ключевые слова на русском языке; инициалы, фамилии всех авторов на английском языке полужирным шрифтом; название статьи на английском языке заглавными буквами полужирным шрифтом; аннотация на английском языке; ключевые слова на английском языке; текст статьи (статья экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: **Введение. Материалы и методы. Результаты и обсуждение. Выводы** либо **Заключение**); благодарности и указание источников финансирования выполненных исследований; списки литературы: с библиографическими описаниями на языке и алфавите оригинала (**Литература**) и транслитерированный в латиницу с переводом русскоязычных источников на английский язык (**References**); двуязычные таблицы (на русском и английском языках); рисунки; подписи к рисункам на русском и английском языках.

Сведения об авторах: фамилии, имена, отчества всех авторов полностью на русском и английском языке; полный почтовый адрес каждой организации (с указанием почтового индекса) на русском и английском языке; должности, ученые звания, ученые степени авторов; адрес электронной почты каждого автора; телефон для контактов с авторами статьи (можно один на всех авторов).

ЗАГЛАВИЕ СТАТЬИ должно точно отражать содержание статьи* и состоять из 8–10 значимых слов.

АННОТАЦИЯ должна быть лишена вводных фраз, создавать возможно полное представление о содержании статьи и иметь объем не менее 200 слов. Рукопись с недостаточно раскрывающей содержание аннотацией может быть отклонена.

Отдельной строкой приводится перечень КЛЮЧЕВЫХ СЛОВ (не менее 5). Ключевые слова или словосочетания отделяются друг от друга точкой с запятой, в конце фразы ставится точка. Слова, фигурирующие в заголовке статьи, ключевыми являться не могут.

Раздел «Материалы и методы» должен содержать сведения об объекте исследования с обязательным указанием латинских названий и сводок, по которым они приводятся, авторов классификаций и пр. Транскрипция географических названий должна соответствовать атласу последнего года издания. Единицы физических величин приводятся по Международной системе СИ. Желательна статистическая обработка всех количественных данных. Необходимо возможно точнее обозначать местонахождения (в идеале – с точным указанием географических координат).

Изложение результатов должно заключаться не в пересказе содержания таблиц и графиков, а в выявлении следующих из них закономерностей. Автор должен сравнить полученную им информацию с имеющейся в литературе и показать, в чем заключается ее новизна. Следует ссылаться на табличный и иллюстративный материал так: на рисунки, фотографии и таблицы в тексте (рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 и т. д.), фотографии, помещаемые на вклейках (рис. I, рис. II). Обсуждение завершается формулировкой в разделе «Заключение» основного вывода, которая должна содержать конкретный ответ на вопрос, поставленный во «Введении». Ссылки на литературу в тексте даются фамилиями, например: Карху, 1990 (один автор); Раменская, Андреева, 1982 (два автора); Крутов и др., 2008 (три автора или более) либо начальным словом библиографического описания источника, приведенного в списке литературы, и заключаются в квадратные скобки. При перечислении нескольких источников работы располагаются в хронологическом порядке, например: [Иванов, Топоров, 1965; Успенский, 1982; Erwin et al., 1989; Атлас..., 1994; Longman, 2001].

ТАБЛИЦЫ нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица имеет свой заголовок. Заголовки таблиц, заголовки и содержание столбцов, строк, а также примечания приводятся на русском и английском языках. На полях бумажного экземпляра рукописи (слева) карандашом указываются места расположения таблиц при первом упоминании их в тексте. Диаграммы и графики не должны дублировать таблицы. Материал таблиц должен быть понятен без дополнительного обращения к тексту. Все сокращения, использованные в таблице, поясняются в Примечании, расположенном под ней. При повторении цифр в столбцах нужно их повторять, при повторении слов – в столбцах ставить кавычки. Таблицы могут быть книжной или альбомной ориентации (при соблюдении вышеуказанных параметров страницы).

РИСУНКИ при первичной подаче материала в редакцию вставляются в общий текстовый файл. При сдаче материала, принятого в печать, все рисунки должны быть представлены в виде отдельных файлов в формате TIFF (*.TIF) или JPG. Графические материалы должны быть снабжены распечатками с указанием желательного размера рисунка, пожеланий и требований к конкретным иллюстрациям. На каждый рисунок должна быть как минимум одна ссылка в тексте. Иллюстрации объектов, исследованных с помощью фотосъемки, микроскопа (оптического, элек-

* Названия видов приводятся на латинском языке КУРСИВОМ, в скобках указываются высшие таксоны (семейства), к которым относятся объекты исследования.

тронного трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки. Приводить данные о кратности увеличения необязательно, поскольку при публикации рисунков размеры изменятся. Крупномасштабные карты желательно приводить с координатной сеткой, обозначениями населенных пунктов и/или названиями физико-географических объектов и разной фактурой для воды и суши. В углу карты желательна врезка с мелкомасштабной картой, где был бы указан участок, увеличенный в крупном масштабе в виде основной карты.

ПОДПИСИ К РИСУНКАМ приводятся на русском и английском языках, должны содержать достаточно полную информацию, для того чтобы приводимые данные могли быть понятны без обращения к тексту (если эта информация уже не дана в другой иллюстрации). Аббревиации расшифровываются в подрисуночных подписях, детали на рисунках следует обозначать цифрами или буквами, значение которых также приводится в подписях.

ЛАТИНСКИЕ НАЗВАНИЯ. В расширенных латинских названиях таксонов не ставится запятая между фамилией авторов и годом, чтобы была понятна разница между полным названием таксона и ссылкой на публикацию в списке литературы. Названия таксонов рода и вида печатаются курсивом. Вписывать латинские названия в текст от руки недопустимо. Для флористических, фаунистических и таксономических работ при первом упоминании в тексте и таблицах приводится русское название вида (если такое название имеется) и полностью – латинское, с автором и желательно с годом, например: водяной ослик (*Asellus aquaticus* (L., 1758)). В дальнейшем можно употреблять только русское название или сокращенное латинское без фамилии автора и года опубликования, например, для брюхоногого моллюска *Margarites groenlandicus* (Gmelin, 1790) – *M. groenlandicus* или для подвида *M. g. umbilicalis*.

СОКРАЩЕНИЯ. Разрешаются лишь общепринятые сокращения – названия мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п. Все сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общеупотребительных.

БЛАГОДАРНОСТИ. В этой рубрике выражается признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и фондам, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи, а также указываются источники финансирования работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ. Пристатейные ссылки и/или списки пристатейной литературы следует оформлять по ГОСТ Р 7.0.5-2008. Библиографическая ссылка. Общие требования и правила составления (http://www.bookchamber.ru/GOST_P_7.0.5.-2008). Список работ представляется в алфавитном порядке. Все ссылки даются на языке оригинала (названия на японском, китайском и других языках, использующих нелатинский шрифт, пишутся в русской транскрипции). Сначала приводится список работ на русском языке и на языках с близким алфавитом (украинский, болгарский и др.), а затем – работы на языках с латинским алфавитом. В списке литературы между инициалами ставится пробел.

ТРАНСЛИТЕРИРОВАННЫЙ СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (REFERENCES). Приводится отдельным списком, повторяя все позиции основного списка литературы. Библиографические описания русскоязычных работ даются в латинской транслитерации, рядом в квадратных скобках помещается их перевод на английский язык. Выходные данные приводятся на английском языке (допускается транслитерация названия издательства). При наличии переводной версии источника можно указать ее. Описания прочих работ приводятся на языке оригинала. Для составления списка рекомендуется использование бесплатных онлайн-сервисов транслитерации, вариант BSI.

Внимание! С 2015 года каждой статье, публикуемой в «Трудах Карельского научного центра РАН», редакцией присваивается уникальный идентификационный номер цифрового объекта (DOI) и статья включается в базу данных Crossref. **Обязательным условием является указание в списках литературы DOI для тех работ, у которых он есть.**

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ 1-Й СТРАНИЦЫ

УДК 631.53.027.32:635.63

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ РЕЖИМОВ ПРЕДПОСЕВНОГО ЗАКАЛИВАНИЯ СЕМЯН НА ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА

Е. Г. Шерудило¹, М. И. Сысоева¹, Г. Н. Алексейчук², Е. Ф. Марковская¹

¹Институт биологии Карельского научного центра РАН

²Институт экспериментальной ботаники НАН Республики Беларусь им. В. Ф. Купревича

Аннотация на русском языке

Ключевые слова: *Cucumis sativus* L.; кратковременное снижение температуры; устойчивость.

E. G. Sherudilo, M. I. Sysoeva, G. N. Alekseichuk, E. F. Markovskaya. EFFECTS OF DIFFERENT REGIMES OF SEED HARDENING ON COLD RESISTANCE IN CUCUMBER PLANTS

Аннотация на английском языке

Keywords: *Cucumis sativus* L.; temperature drop; resistance.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ТАБЛИЦЫ

Таблица 2. Ультраструктура клеток мезофилла листа в последствии 10-минутного охлаждения (2 °C) проростков или корней пшеницы

Table 2. Ultrastructure of leaf mesophyll cells after the exposure of wheat seedlings or roots to 10 min of chilling at 2 °C

Показатель Index	Контроль Control	Охлаждение проростков Seedling chilling	Охлаждение корней Root chilling
Площадь среза хлоропласта, мкм ² Chloroplast cross-sectional area, μm ²	10,0 ± 0,7	13,5 ± 1,1	12,7 ± 0,5
Площадь среза митохондрии, мкм ² Mitochondria cross-sectional area, μm ²	0,4 ± 0,03	0,5 ± 0,03	0,6 ± 0,04
Площадь среза пероксисомы, мкм ² Peroxisome cross-sectional area, μm ²	0,5 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,7 ± 0,1
Число хлоропластов на срезе клетки, шт. Number of chloroplasts in cell cross-section	9 ± 1	8 ± 1	10 ± 1
Число митохондрий на срезе клетки, шт. Number of mitochondria in cell cross-section	8 ± 1	8 ± 1	10 ± 1
Число пероксисом на срезе клетки, шт. Number of peroxisomes in cell cross-section	2 ± 0,3	2 ± 0,3	3 ± 0,4

Примечание. Здесь и в табл. 3: все параметры ультраструктуры измеряли через 24 ч после охлаждения.

Note. Here and in Tab. 3 all ultrastructure parameters were measured 24 h after chilling.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ПОДПИСИ К РИСУНКУ

Рис. 1. Северный точильщик (*Hadrobregmus confuses* Kraaz.)

Fig. 1. Woodboring beetle *Hadrobregmus confuses* Kraaz.

Рис. 5. Результаты изучения кристаллитов и демпферных зон в образце кварца из Дульдурги:

(а) – электронная микрофотография кварца; (б) – картина микродифракции, полученная для участка 1 в области кристаллитов; (в) – картина микродифракции, отвечающая участку 2 в области демпферных зон

Fig. 5. Results of the study of crystallites and damping zones in a quartz sample from Duldurga:

(a) – electron microphotograph of the quartz sample; (б) – microdiffraction image of site 1 in the crystallite area; (в) – microdiffraction image corresponding to site 2 in the damping area

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ СПИСКА ЛИТЕРАТУРЫ

Ссылки на книги

Вольф Г. Н. Дисперсия оптического вращения и круговой дихроизм в органической химии / Ред. Г. Снатцке. М.: Мир, 1970. С. 348–350.

Патрушев Л. И. Экспрессия генов. М.: Наука, 2000. 830 с.

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques / Eds P. V. Sundaram, F. L. Eckstein. N. Y., San Francisco: Acad. Press, 1978. P. 169–188.

References:

Vol'f G. N. Dispersiya opticheskogo vrashheniya i krugovoj dikhroizm v organicheskoy khimii [Optical rotatory dispersion and circular dichroism in Organic Chemistry]. Ed. G. Snattske. Moscow: Mir, 1970. P. 348–350.

Patrushev L. I. Ekspressiya genov [Gene expression]. Moscow: Nauka, 2000. 830 p.

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques. Eds P. V. Sundaram, F. L. Eckstein. N. Y., San Francisco: Acad. Press, 1978. P. 169–188.

Ссылки на статьи

Викторов Г. А. Межвидовая конкуренция и сосуществование экологических гомологов у паразитических перепончатокрылых // Журн. общ. биол. 1970. Т. 31, № 2. С. 247–255.

Grove D. J., Loisesides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri* // J. Fish. Biol. 1978. Vol. 12, no. 4. P. 507–516.

Noctor G., Queval G., Mhamdi A., Chaouch A., Foyer C. H. Glutathione // Arabidopsis Book. American Society of plant Biologists, Rockville, MD. 2011. doi:10.1199/tab.0142

References:

Viktorov G. A. Mezhhvidovaya konkurentsiya i sosushhestvovanie ehkologicheskikh gomologov u paraziticheskikh pereponchatokrylykh [Interspecific competition and coexistence ecological homologues in parasitic Hymenoptera]. Zhurn. obshh. biol. [Biol. Bull. Reviews]. 1970. Vol. 31, no. 2. P. 247–255.

Grove D. J., Loisesides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri*. J. Fish. Biol. 1978. Vol. 12, no. 4. P. 507–516.

Noctor G., Queval G., Mhamdi A., Chaouch A., Foyer C. H. Glutathione. Arabidopsis Book. American Society of plant Biologists, Rockville, MD. 2011. doi:10.1199/tab.0142

Ссылки на материалы конференций

Марьинских Д. М. Разработка ландшафтного плана как необходимое условие устойчивого развития города (на примере Тюмени) // Экология ландшафта и планирование землепользования: тезисы докл. Всерос. конф. (Иркутск, 11–12 сент. 2000 г.). Новосибирск, 2000. С. 125–128.

References:

Mar'inskikh D. M. Razrabotka landshaftnogo plana kak neobkhodimoe uslovie ustoichivogo razvitiya goroda (na primere Tyumeni) [Landscape planning as a necessary condition for sustainable development of a city (example of Tyumen)]. Ekologiya landshafta i planirovanie zemlepol'zovaniya: Tezisy dokl. Vseros. konf. (Irkutsk, 11–12 sent. 2000 g.) [Landscape ecology and land-use planning: abstracts of all-Russian conference (Irkutsk, Sept. 11–12, 2000)]. Novosibirsk, 2000. P. 125–128.

Ссылки на диссертации или авторефераты диссертаций

Шефтель Б. И. Экологические аспекты пространственно-временных межвидовых взаимоотношений землероек Средней Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 23 с.

Лозовик П. А. Гидрогеохимические критерии состояния поверхностных вод гумидной зоны и их устойчивости к антропогенному воздействию: Дис. ... докт. хим. наук. Петрозаводск, 2006. 481 с.

References:

Sheftel' B. I. Ekologicheskie aspekty prostranstvenno-vremennykh mezhvidovykh vzaimootnoshenii zemlerоек Srednei Sibiri [Ecological aspects of spatio-temporal interspecies relations of shrews of Middle Siberia]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 1985. 23 p.

Lozovik P. A. Gidrogeokhimicheskie kriterii sostoyaniya poverkhnostnykh vod gumidnoi zony i ikh ustoichivosti k antropogennomu vozddeistviyu [Hydrogeochemical criteria of the state of surface water in humid zone and their tolerance to anthropogenic impact]: DSc (Dr. of Chem.) thesis. Petrozavodsk, 2006. 481 p.

Ссылки на патенты

Патент РФ № 2000130511/28.04.12.2000.

Еськов Д. Н., Серегин А. Г. Оптико-электронный аппарат // Патент России № 2122745. 1998. Бюл. № 33.

References:

Patent RF № 2000130511/28. 04.12.2000 [Russian patent No. 2000130511/28. December 4, 2000].

Es'kov D. N., Seregin A. G. Optiko-elektronnyi apparat [Optoelectronic apparatus]. Patent Rossii № 2122745 [Russian patent No. 2122745]. 1998. Bulletin No. 33.

Ссылки на архивные материалы

Гребенщиков Я. П. К небольшому курсу по библиографии: материалы и заметки, 26 февр. – 10 марта 1924 г. // ОР РНБ. Ф. 41. Ед. хр. 45. Л. 1–10.

References:

Grebenshchikov Ya. P. K nebol'shomu kursu po bibliografii: materialy i zametki, 26 fevr. – 10 marta 1924 g. [Brief course on bibliography: the materials and notes, Febr. 26 – March 10, 1924]. OR RNB. F. 41. St. un. 45. L. 1–10.

Ссылки на интернет-ресурсы

Паринов С. И., Ляпунов В. М., Пузырев Р. Л. Система Соционет как платформа для разработки научных информационных ресурсов и онлайн-сервисов // Электрон. б-ки. 2003. Т. 6, вып. 1. URL: <http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/> (дата обращения: 25.12.2015).

Демография. Официальная статистика / Федеральная служба государственной статистики [Электронный ресурс]. URL: <http://www.gks.ru/> (дата обращения: 25.12.2015).

References:

Parinov S. I., Lyapunov V. M., Puzyrev R. L. Sistema Sotsionet kak platforma dlya razrabotki nauchnykh informatsionnykh resursov i onlainovykh servisov [Socionet as a platform for development of scientific information resources and online services]. *Elektron. b-ki [Digital library]*. 2003. Vol. 6, iss. 1. URL: <http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/> (accessed: 25.11.2006).

Demografija. Oficial'naja statistika [Demography. Official statistics]. *Federal'naja sluzhba gosudarstvennoj statistiki [Federal state statistics service]*. URL: <http://www.gks.ru/> (accessed: 25.12.2015).

Ссылки на электронные ресурсы на CD-ROM

Государственная Дума, 1999–2003 [Электронный ресурс]: электронная энциклопедия / Аппарат Гос. Думы Федер. Собрания Рос. Федерации. М., 2004. 1 CD-ROM.

References:

Gosudarstvennaya Duma, 1999–2003 [State Duma, 1999–2003]. Electronic encyclopedia. The office of the State Duma of the Federal Assembly of the Russian Federation. Moscow, 2004. 1 CD-ROM.

TABLE OF CONTENTS

N. I. Palshin, R. E. Zdorovenov, G. E. Zdorovenova, S. R. Bogdanov, G. G. Gavrilenko, T. V. Efremova, A. Yu. Terzhevik. CIRCADIAN VARIABILITY OF DISSOLVED OXYGEN CONTENT AS AN INDICATOR OF THE METABOLISM OF AN ICE COVERED LAKE ECOSYSTEM	5
O. V. Erokhina, S. Yu. Sokovnina. THE MOUNTAIN TUNDRA PLANT COMMUNITIES RESPONSE TO INTRODUCTION OF <i>JUNIPERUS SIBIRICA</i> BURGSD. IN THE URALS	16
O. M. Legoshchina, V. I. Ufimtsev. FEATURES OF THE MYCOBIOTA IN ARTIFICIAL STANDS OF <i>PI-NUS SYLVESTRIS</i> L. IN THE SPOIL DUMPS OF THE KEDROVSKY COAL MINE (KEMEROVO REGION)	27
E. E. Kostina. THE SPREAD OF <i>LUPINUS POLYPHYLLUS</i> LINDL. OVER SPOIL DUMPS OF THE KOSTOMUKSHA MINING AND PROCESSING PLANT AND IN SAND AND GRAVEL QUARRIES IN KARELIA, RUSSIA	35
I. A. Kirillova, D. V. Kirillov. STATE OF COENOPOPOPULATIONS OF ORCHIDS IN THE MIDDLE-COURSE PECHORSKAYA PIZHMA RIVER CATCHMENT (PIZHEMSKIY NATURE RESERVE, KOMI REPUBLIC)	42
O. N. Vdovina, L. V. Yanygina, D. M. Bezmaternykh. STUDIES OF MACROZOOBENTHOS IN THE UPPER OB RIVER CATCHMENT	55
M. Yu. Alekseev, A. V. Tkachenko, A. P. Shkatelov. STUDY OF THE CAUSES OF VARIATION IN THE PROPORTIONS OF RE-SPAWNING INDIVIDUALS IN ATLANTIC SALMON POPULATIONS (<i>SALMO SALAR</i> (L., 1758))	77
A. B. Karasev, M. Yu. Alekseev, A. G. Potutkin. ON THE INFECTION OF WHITEFISH WITH PLEROCERCIDS <i>TRIAENOPHORUS NODULOSUS</i> (PALLAS, 1781) IN THE NIZHNETULOMSKOE RESERVOIR (MURMANSK REGION)	86
N. V. Ilmast, O. P. Sterligova, N. P. Milyanchuk, D. S. Savosin, E. S. Savosin. FIRST DATA ON THE FISH POPULATION OF LAKE TOLPANJARVI, WEST KARELIA	93
INSTRUCTIONS FOR AUTHORS	105

Научный журнал

**Труды Карельского научного центра
Российской академии наук**
№ 12, 2020

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

*Печатается по решению Ученого совета
Федерального исследовательского центра
«Карельский научный центр Российской академии наук»*

Выходит 12 раз в год

Издание зарегистрировано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций
Регистрационная запись ПИ № ФС 77-72429 от 28.02.2018 г.

Редактор А. И. Мокеева
Компьютерная верстка Г. О. Предтеченский

Подписано в печать 23.12.2020. Дата выхода 30.12.2020. Формат 60x84¹/₈.
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 12,8. Усл. печ. л. 13,0.
Тираж 100 экз. Заказ 640. Цена свободная

Учредитель и издатель: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук»
185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

Оригинал-макет: Редакция научного издания «Труды КарНЦ РАН»

Типография: Редакционно-издательский отдел КарНЦ РАН
185003, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50