

ISSN 2619-094X Print

ISSN 2619-0931 Online



Ecosystem Transformation

www.ecosysttrans.com

September 2021

Volume 4

Number 3



16+

Cherepovets State University



Ecosystem Transformation

Трансформация экосистем

ISSN 2619-094X Print
ISSN 2619-0931 Online
www.ecosysttrans.com

Scientific journal. Published quarterly. Founded in 2017.

September 2021. Vol. 4, no. 3

FOUNDER AND PUBLISHER: Cherepovets State University

CHIEF EDITOR:

A.V. Krylov, Doctor of Science in Biology, professor, Institute for Biology of Inland Waters (Borok, Russia)

EXECUTIVE EDITOR:

D.S. Kopylov, PhD in Biology, Paleontological Institute (Moscow, Russia)

DEPUTY CHIEF EDITORS:

E.S. Ivanova, PhD in Biology, Cherepovets State University (Cherepovets, Russia)

V.T. Komov, Doctor of Science in Biology, professor, Institute for Biology of Inland Waters (Borok, Russia)

EDITORIAL BOARD:

V.O. Kozminykh, Doctor of Science in Chemistry, professor, Perm State Humanitarian Pedagogical University (Perm, Russia)

B. Mendsaikhan, PhD in Biology, Institute of Geography and Geoecology (Ulaanbaatar, Mongolia)

N.N. Nemova, Doctor of Science in Biology, professor, corresponding member of the Russian Academy of Sciences, Karelian Research Centre (Petrozavodsk, Russia)

A.A. Prokin, PhD in Biology, associate professor, Institute for Biology of Inland Waters (Borok, Russia)

A.A. Protasov, Doctor of Science in Biology, professor, Institute of Hydrobiology (Kiev, Ukraine)

I.I. Rudneva, Doctor of Science in Biology, professor, Institute of Biology of the Southern Seas (Sevastopol, Crimea)

G.V. Shurganova, Doctor of Science in Biology, associate professor, Lobachevsky State University (Nizhny Novgorod, Russia)

SCIENTIFIC EDITING: O.V. Ryzhkova

TRANSLATING: S.V. Nikolaeva, D.M. Martynova

COMPUTER DESIGN: O.V. Ryzhkova

ASSISTANT EDITOR: N.A. Tikhomirova

*The Journal is in the List of peer-reviewed scientific journals and publications of the Supreme Examination Board (VAK).
Branches of Studies: Ecology, Biological Resources*

The Journal is indexed in Russian Science Citation Index, Google Scholar, CyberLeninka, LanBook, DOI Crossref

The Journal focuses at presenting the results of studying local, regional and global changes in ecosystems of different types due to the influence of natural and anthropogenic factors. Issues related to the fundamental and applied aspects of ecology and the assessment of the ecological state of freshwater, marine and terrestrial ecosystems at the organismic, population and biocenotic levels are discussed.

Variants of the Journal name: Трансформация экосистем, Ecosystem Transformation, Ecosyst. Trans., Transformatsiya ekosistem

Issuer address: Cherepovets State University, 5 Prospekt Lunacharskogo, Cherepovets, Vologda Oblast', 162600 Russia

Editorial department address: Cherepovets State University, 8 Sovetskiy Prospekt, Cherepovets, Vologda Oblast', 162602 Russia

Printing office address: 91 Ulitsa Svobody, Yaroslavl', Yaroslavl' Oblast', 150049 Russia

e-mail: ecosyst.trans@gmail.com

Phone: +7(8202)51-72-40 +7(925)851-82-85

The periodical edition «Ecosystem Transformation» was registered by the Federal Supervision Agency for Information Technologies, Communications and Mass Media. Certificate of registration: PI No FS 77-72506, 20 March 2018.

Subscription indices are in the catalogue «The merged directory. Press of Russia. Newspapers and magazines» – 94265.

Photo on the cover: PhoenixNeon. Aquatic flower *Butomus umbellatus* close-up

Content is available under Creative Commons Attribution 4.0 (CC BY 4.0) License

© Cherepovets State University, 2020





Article

Nutrient enrichment and its effect on the phytoplankton community of Hrazdan River in the Yerevan District, Republic of Armenia

Lilit G. Stepanyan*^{id}, Evelina Kh. Ghukasyan^{id}

Institute of Hydroecology and Ichthyology of the Scientific Center of Zoology and Hydroecology, National Academy of Sciences of the Republic of Armenia, P. Sevak str. 7, 0014, Yerevan, Armenia

*listeus@mail.ru

Received: 29.03.2021
Revised: 17.05.2021
Accepted: 27.05.2021
Published online: 17.08.2021

DOI: 10.23859/estr-210329
UDC 574.52

Abstract. The phytoplankton community and nutrient enrichment of Hrazdan River have been studied in the Yerevan District, Republic of Armenia. Water was sampled in spring and summer of 2019. The content of phosphate, ammonium, and nitrite ions were significantly higher downstream of the Yerevan District compared to the stations located upstream. The latter were characterized by higher abundance of diatoms (*Melosira varians* and *Rhoicosphenia curvata*), while *Oscillatoria limnetica*, *O. chlorina*, and *Anabaena sphaerica* dominated downstream, reflecting different eutrophic state of the river parts.

Key words: Hrazdan River, phytoplankton community, nutrient enrichment.

To cite this article. Stepanyan, L.G., Ghukasyan, E.Kh., 2021. Nutrient enrichment and its effect on the phytoplankton community of Hrazdan River in the Yerevan District, Republic of Armenia. *Ecosystem Transformation* 4 (3), 3–12. <https://doi.org/10.23859/estr-210329>

Introduction

Rivers passing through megacities are exposed to high threat by various anthropogenic activities. Particularly, industrial and household wastewater discharge is the common source for organic load into the aquatic ecosystems (Adeyemo et al., 2008). Such a load poses huge risks for all aquatic organisms and, in particular, for phytoplankton communities. The distribution of different algae species depends on interactions between environmental abiotic and biotic factors. Deterioration of environmental conditions due to increased organic matter income leads to obvious changes in phytoplankton community, promoting succession from diatoms to Cyanophyta. Therefore, the use of phytoplankton as an indicator for ecological status of surface water bodies is widely

accepted (Reynolds et al., 2002; Swaminathan, 2003).

Hrazdan River is one of the major tributaries of Araks River on the territory of the Republic of Armenia. It flows from Lake Sevan through the Sevan, Hrazdan, Charentsavan, Abovyan, and Yerevan cities; its length is 141 km. However, negative effect of Yerevan city on ecological status of the river exceeds the cumulative negative effect of all the settlements upstream. The water of Hrazdan River is used for irrigation, energetic, industrial, and other purposes (Chilingaryan et al., 2002, Stepanyan, 2009).

The study aims to assess the nutrient enrichment and corresponding changes in phytoplankton community of Hrazdan River on the territory of Yerevan District.

Table 1. Brief characteristics of sampling sites.

Station no.	Latitude	Longitude	Description of sampling site
1	N 40.280873°	E 44.589203°	Getamej village, upstream Yerevan City
2	N 40.171°	E 44.499669°	City center of Yerevan
3	N 40.159089°	E 44.1389°	Upstream Yerevanyan Lich Reservoir, downstream the confluence site of Djhrvejh and Getar tributaries
4	N 40.148791°	E 44.589203°	Verin Charbakh district, downstream of Yerevanyan Lich Reservoir

Table 2. The hydrophysical parameters and water pH in Hrazdan River at the territory of Yerevan District. T – water temperature, V – flow velocity.

Parameters	Station							
	1		2		3		4	
	Spring	Summer	Spring	Summer	Spring	Summer	Spring	Summer
T, °C	13	16	14	21	15	20	15	25
V, m/c	0.3	0.6	0.7	0.5	0.2	0.4	1	0.6
pH	7.5	7.2	8.2	8.5	8.1	7.9	8.0	8.2

Material and methods

Study was carried out during spring (May) and summer (July) seasons of 2019. Water was sampled at four stations for hydrochemical and hydrobiologic analyses (Table 1).

The phytoplankton community was analyzed by the standard methods (Abakumov, 1983). A 1-L water sample was taken from each site and immediately fixed with 40% formaldehyde solution (0.4% final concentration) and stored in a dark place until the total sedimentation of seston. The laboratory analyses were performed according to V.A. Abakumov (1983).

Quantitative and qualitative analyses of phytoplankton were performed under a microscope in the 0.01-mL Nageotte chamber. Phytoplankton biomass was calculated by the stereometric (cell volume) method.

The species of planktonic algae were identified by the taxonomic keys and the manuals for freshwater ecosystems (Hambaryan and Shahazizyan, 2014; Proshkina-Lavrenko and Makarova, 1968; Streble and Krauter, 2001; Tsarenko, 1990).

Water temperature and velocity were measured at the sampling site. Hydrochemical parameters such as DO (dissolved oxygen) and pH were measured in parallel with the hydrophysical parameters by *Milwaukee (PH 56 PRO) Waterproof* pH meter and *Milwaukee (MW 600) Dissolved Oxygen* meter. The nutrients' concentrations were measured in the laboratory

according to the ISO methods by spectrophotometer. Ammonium nitrogen concentration was determined according to the ISO 5664:2006, nitrite nitrogen, ISO 6777:1984, nitrate nitrogen, ISO 6777:1984, and phosphate phosphorus, ISO 6878.

Results and discussion

Abiotic parameters

The hydrophysical parameters are presented in Table 2. Water temperature ranged from 13 to 25 °C, flow velocity, from 0.2 to 1.0 m/s.

According to A.M. Nikanorov (2001), the optimal pH range for sustainable aquatic life varies from 6.5 to 8.5. Thus, optimal pH conditions have been registered at all stations of the studied part of Hrazdan River (Table 2).

Generally, the dissolved oxygen concentration (DO) was lower in summer than in spring. Moreover, DO was significantly higher upstream Yerevan city than at the other stations. The lowest DO concentration (2.9 mgO₂/L) was registered at the station no. 3 in summer, partly due to the urban sewage discharge brought to this site by the Getar River, a tributary of the Hrazdan River (Fig. 1).

Similarly to 2003–2006 (Stepanyan, 2009), significant nutrient enrichment has recorded in the Hrazdan River in 2019. Nitrate content was high at the stations nos. 1 and 3, which was still within the

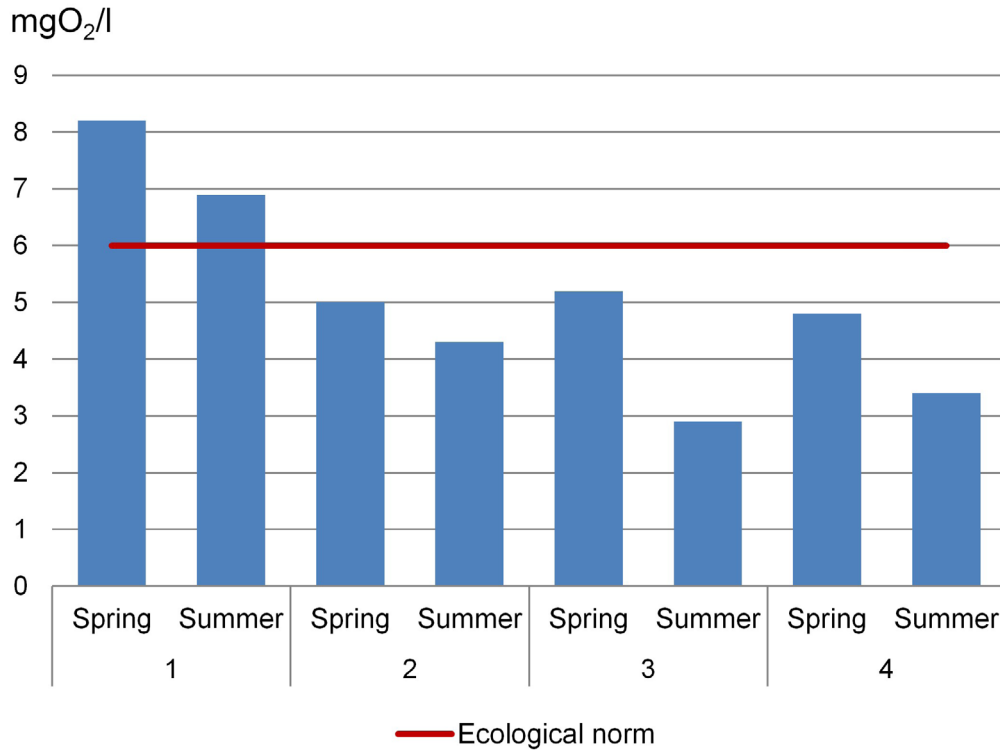


Fig. 1. Dissolved oxygen concentration at the sampling sites. Hereinafter, the background environmental values are indicated according to State Standards of Republic of Armenia.

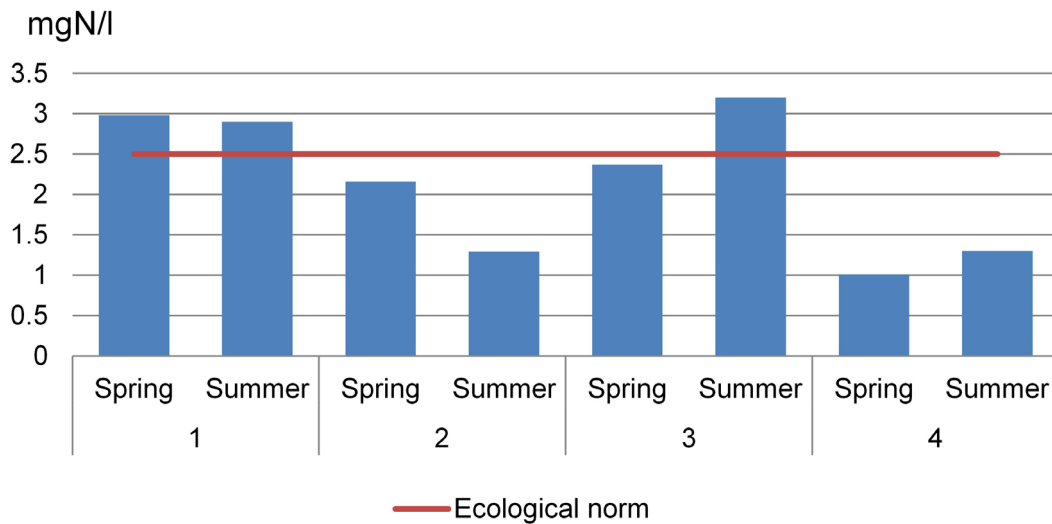


Fig. 2. Nitrate concentrations at the sampling sites.

ecological norm standards for the river ecosystem health and biodiversity conservation¹ (Fig. 2).

The concentrations of nitrite and ammonium ions in the riverine waters usually varied from hundredths to tenths of a milligram per liter (Figs. 3, 4). Within our

study, nitrite content varied from 0.01 to 0.32 mgN/L. In summer, nitrite content significantly increased at the stations located within the Yerevan city (stations nos. 2, 3, and 4).

Ammonium concentration also exceeded ecological norm at the stations nos. 3 and 4 at both seasons (Fig. 4). High nitrite and ammonium content corresponds to the eutrophic status of the waters (Nikanorov, 2001).

Phosphate concentrations were exceptionally high in summer almost at all sampling sites except

¹ Government Decision No. 75-N "On defining the standards for water quality of each water basin management area depending on local characteristics". Web page. URL: https://www.e-gov.am/u_files/file/decrees/kar/2011/02/11_0075.pdf (accessed: 27.01.2021)

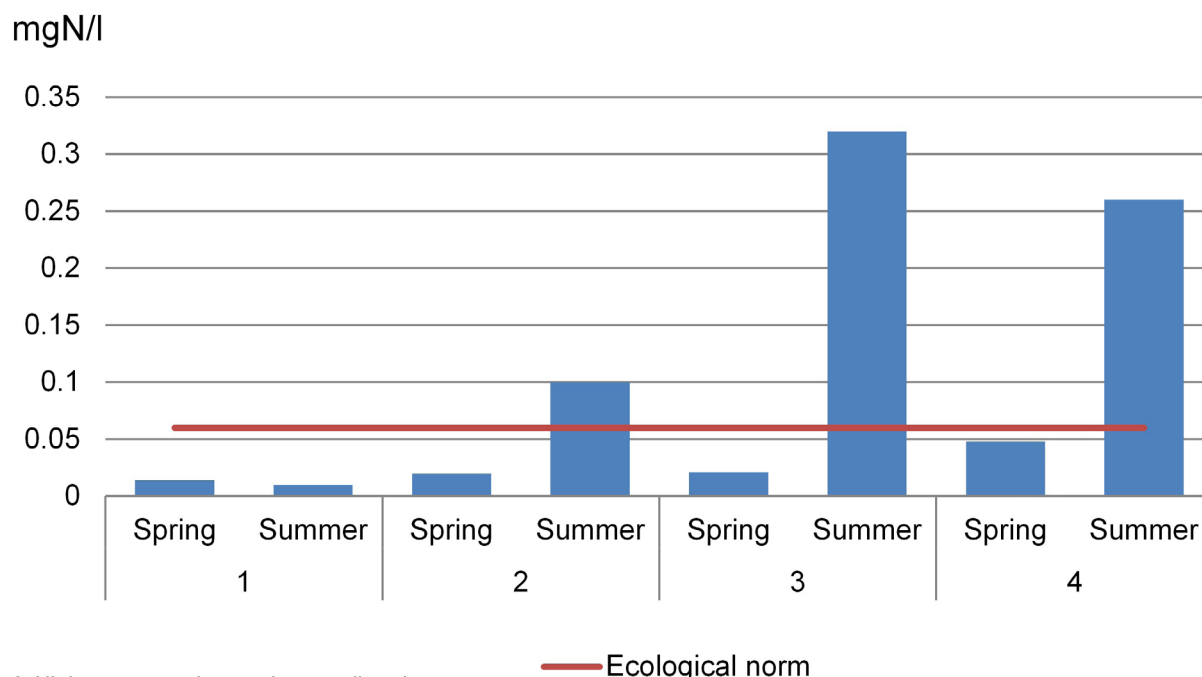


Fig. 3. Nitrite concentrations at the sampling sites.

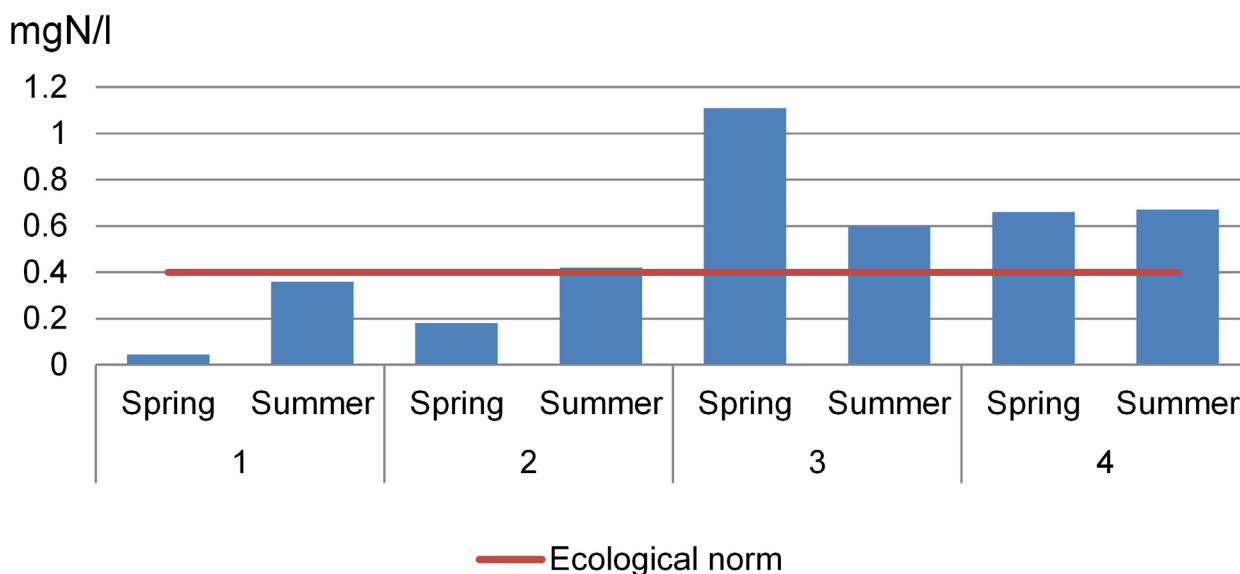


Fig. 4. Ammonium concentrations at the sampling sites.

station no. 4 (Fig. 5). Such pattern observed downstream Yerevanyan Lich Reservoir could be explained by the algal bloom in the reservoir itself. As the algae consume phosphates, a bloom may minimize the phosphate content in the outflowing water.

Phytoplankton community

Earlier studies of phytoplankton carried out in 2004–2006 in Hrazdan River at the territory of Yerevan District revealed 108 species belonging to six phytoplankton groups (Stepanyan, 2009).

During present study of phytoplankton community, 55 species belonging to six phytoplankton groups have been registered (Table 3). As found generally, diatoms dominated, but Cyanophyta were characterized by higher abundance than usually observed. Although some species of Dinophyta and Euglenophyta, new groups of algae for Hrazdan River, were recorded in 2019, total species diversity of phytoplankton decreased comparing to previous studies (Badalyan et al., 2005; Stepanyan et al., 2005; Stepanyan, 2009).

Table 3. List of phytoplankton species at the sampling sites. "+" – species is present; "-" – species is absent. Chorological types (Geo): c – cosmopolite; b – boreal, a-a – Arctic-Alpine. Halobity (Hal): mh – mesohalobe; i – oligohalobe-indifferent; hl – oligohalobe-halophilous; hb – oligohalobe-halophobous. Habitat types (Hab): B – benthic; P – planktonic; P-B – planktonic-benthic. Saprobity (S): o – oligosaprobic; o-β – oligo-beta-mesosaprobic; β – beta-mesosaprobic; β-o – beta-oligomesosaprobic; β-α – beta-alfa-mesosaprobic; α-β – alfa-beta-mesosaprobic; x – xenosaprobic; x-o – xeno-oligosaprobic; x-β – xeno-beta-mesosaprobic; o-x – oligo-xenosaprobic, o-α – oligo-alfa-mesosaprobic; p – polysaprobic; "-" – no data (Barinova et al, 2006).

	1 (spring/ summer)	2 (spring/ summer)	3 (spring/ summer)	4 (spring/ summer)	Geo	Hal	Hab	S
Cyanophyta								
<i>Anabaena sphaerica</i> Bornet & Flahault	-/-	-/-	-/-	-/+	c	i	P	o-β
<i>Aphanothece clathrata</i> West & G.S. West	+/+	+/-	+/+	+/+	c	i	P	β
<i>Microcystis aeruginosa</i> Kutzing	+/+	-/+	+/+	+/+	c	hl	P	o-α
<i>M. wessenbergii</i> Komárek in Joosen	+/+	+/+	+/+	+/+	c	-	P	o-α
<i>Oscillatoria chlorina</i> Kützing ex Gomont	-/-	-/-	-/+	+/+	c	-	P-B	p
<i>Oscillatoria limnetica</i> Lemmermann	-/-	-/-	-/+	-/+	c	-	P-B	o-β
Bacillariophyta								
<i>Achnanthes taeniata</i> Grunow	-/+	-/-	+/+	+/-	-	hl	B	-
<i>Amphora ovalis</i> (Kützing) Kützing	-/+	-/-	+/-	-/+	c	i	B	α-β
<i>Ceratoneis arcus</i> (Ehrenberg) Kützing	-/-	-/-	+/-	-/-	a-a	i	B	o-x
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	+/+	-/+	-/+	+/+	c	i	P-B	o-β
<i>C. pediculus</i> Ehrenberg	-/+	-/-	-/-	-/+	c	i	B	o-α
<i>Cyclotella comta</i> Kützing	+/-	-/-	-/-	-/-	c	i	P	β-o
<i>C. stelligera</i> (Cleve & Grunow) Van Heurck	+/-	-/-	-/-	-/-	c	i	P-B	x
<i>Cymatopleura solea</i> (Brébisson) W. Smith	-/-	-/-	-/+	-/-	c	i	P-B	o
<i>Cymbella prostrata</i> (Berkeley) Cleve	-/-	-/-	-/-	-/+	c	i	B	o-β
<i>C. ventricosa</i> C. Agardh	+/+	-/-	-/-	-/+	c	i	B	o-α
<i>Diatoma hiemale</i> var. <i>hiemale</i> (Roth) Heib	+/+	+/-	+/+	+/+	c	hb	P-B	β-o
<i>D. vulgaris</i> Bory	+/-	-/-	-/-	-/-	c	i	P-B	β
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières	+/+	-/+	+/+	+/+	c	i	B	o
<i>F. construens</i> (Ehrenberg) Grunow	+/+	-/-	-/-	-/+	c	i	P-B	o
<i>F. crotonensis</i> Kitton	+/-	+/-	+/+	+/+	c	hl	P	α-β

	1 (spring/ summer)	2 (spring/ summer)	3 (spring/ summer)	4 (spring/ summer)	Geo	Hal	Hab	S
<i>Gomphonema constrictum</i> Ehrenberg in Kützing	-/+	-/-	-/+	-/-	c	i	B	o
<i>Gomphonema olivaceum</i> (Hornemann) Brébisson	+/-	-/-	+/-	-/-	c	i	B	β-α
<i>Melosira varians</i> C. Agardh	+/+	+/+	+/-	+/+	c	hl	P-B	α-β
<i>Navicula cryptocephala</i> Kutz.	+/-	-/-	+/+	+/+	c	i	B	x-o
<i>N. menisculus</i> Schumann	-/-	+/-	-/-	-/-	c	i	B	x-β
<i>N. pupula</i> Kützing	+/-	-/-	-/-	-/-	c	hl	B	x-o
<i>N. pygmaea</i> Kützing	-/-	-/-	-/+	-/-	c	mh	-	β-o
<i>N. radiosa</i> Kützing	-/-	-/-	+/-	-/-	c	i	B	o
<i>N. rhyncocephala</i> Kutz	-/-	-/-	+/-	-/-	c	hl	B	β
<i>Nitzschia amphibia</i> Grunow	-/-	-/+	-/-	-/-	c	i	P-B	o
<i>N. dissipata</i> (Kützing) Rabenhorst	-/-	-/-	+/-	-/-	c	i	B	x
<i>N. linearis</i> W. Smith	-/-	-/-	-/-	+/-	c	i	B	x
<i>Pinnularia viridis</i> Ehrb.	+/+	+/+	+/+	-/+	c	i	P-B	o-x
<i>P. leptosoma</i> (Grunow) Cleve	+/+	-/-	+/-	-/-	b	i	B	o
<i>Rhoicophenia curvata</i> (Kützing) Grunow	+/-	+/+	-/+	-/+	c	i	P-B	x-o
<i>Stephanodiscus astraea</i> (Kützing) Grunow	+/-	+/+	-/+	+/+	c	i	P	β
<i>S. hantzschii</i> Grunow in Cleve & Grunow	-/-	-/-	+/-	-/-	c	i	P	α-β
<i>Surirella biseriata</i> Brébisson in Brébisson & Godey	+/-	-/-	-/-	-/-	c	i	-	o-β
<i>S. ovata</i> Kützing	+/-	-/-	-/+	-/-	c	i	B	o-α
<i>Surirella</i> sp.	-/-	+/-	-/-	-/-	-	-	-	-
<i>S. tenera</i> var. <i>tenera</i> Greg.	-/-	-/-	-/+	-/-	c	i	P-B	o
Chlorophyta								
<i>Ankistrodesmus falcatus</i> (Corda) Ralfs	-/-	-/-	-/-	+/-	c	hb	P-B	β
<i>Binuclearia lauterbornii</i> (Schmidle) Proschkina- Lavrenko	-/-	-/+	-/-	-/-	-	-	-	-
<i>Characium nasutum</i> Rabenhorst	+/-	-/-	-/-	-/-	-	-	-	-
<i>Chroococcus</i> sp.	-/-	+/-	-/-	-/-	-	-	-	-

	1 (spring/ summer)	2 (spring/ summer)	3 (spring/ summer)	4 (spring/ summer)	Geo	Hal	Hab	S
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> H.C. Wood	-/-	-/-	-/-	-/+	c	i	P	β
<i>Pandorina morum</i> (Mull) Bory	-/-	-/+	-/-	-/-	c	i	P	β
<i>Scenedesmus armatus</i> var. <i>armatus</i> (Chod) G.M. Smith	-/-	-/-	-/-	-/+	c	-	P-B	α
<i>Scenedesmus opolensis</i> var. <i>opolensis</i> P. Richt.	-/-	-/-	-/-	-/+	c	-	P-B	β
<i>Selenastrum gracile</i> Reinsch	-/-	-/+	-/-	-/-	c	-	P-B	α
<i>Trebouxia humicola</i> G.S. West & F.E. Fritsch	-/-	-/-	-/-	+/-	-	-	-	-
Euglenophyta								
<i>Trachelomonas volvocina</i> (Ehrenberg) Ehrenberg	+/-	-/-	-/-	+/+	c	i	B	β
Dinophyta								
<i>Peridinium willei</i> Huitfeldt-Kaas	-/-	-/-	-/-	-/+	-	hl	P	α - β
Xanthophyta								
<i>Tribonema monochloron</i> Pascher & Geitler in Pascher	-/-	-/-	-/-	-/+	-	-	-	-

Microalgal communities of the Hrazdan River are represented by benthic, planktonic, and planktonic-benthic algae, mostly by benthic algae (Table 3). Forty-five phytoplankton species are indicators of organic pollution, presented mostly by β -mesosaprobic species. Four ecological groups of salinity indicators have been identified, the representatives of oligohalobe-indifferent group predominate. Most species are eurybionts.

In spring, diatoms strongly prevailed at the station no. 1, comprising 96% of phytoplankton community. *Melosira varians* dominated both by abundance (45%) and biomass (53%).

Downstream the station no. 1, there was a decrease in the quantitative parameters of phytoplankton, the dominant groups of algae changed as well. Cyanophyta prevailed at the stations nos. 3 and 4. Correspondingly, *Microcystis aeruginosa* and *Aphanothece clathrata* were the most abundant species at these stations. Representatives of Chlorophyta and Euglenophyta were also revealed in spring at the study sites.

Compared to spring, both the quantitative and qualitative parameters of microalgae increased in summer (Figs. 6, 7). However, diatoms still dominated at the stations nos. 1 and 2 due to *Melosira varians* and *Rhoicosphenia curvata*, respectively.

Significant increase of Cyanophyta abundance was registered at the stations nos. 3 and 4 following the nutrients' dynamics. Bloom of *Oscillatoria* species (*O. limnetica* and *O. chlorina*) was observed; they comprised 77% of the total abundance and 59% of the total biomass at the station no. 3; 75% and 59% at the station no. 4, respectively.

Oscillatoria species reach considerable abundance in naturally eutrophic and polluted streams and lakes (Babanazarova et al., 2013; Prowse, 1969). They are generally benthic by preferable habitat, but may develop actively in plankton communities. Both registered species of this genus refer to the indicators of organic pollution (Table 2) (Barinova, 2006).

Ability of Cyanophyta to produce toxins attracts much attention, especially when these species dominate in eutrophic waters, making concern to water quality (Codd, 2000). *Oscillatoria* species are the most common agents of freshwater toxic blooms. They produce hepatotoxin microcystin (Chia et al, 2018). Microcystin is reported to cause death of wild animals and agricultural livestock (Carmichael, 1988), it has been as well recognized as a potential threat to the human health in the countries, where water supplies are contaminated with cyanobacteria (Banerjee, 2020; Gkelis and Zaoutsos, 2014; Yu, 1989). Therefore, the bloom of *Oscillatoria* species

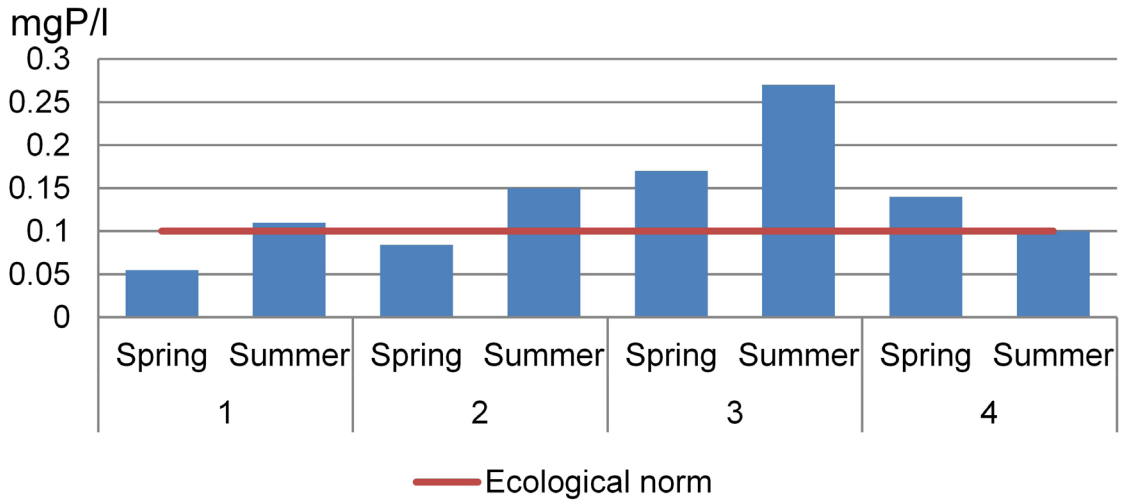


Fig. 5. Phosphate concentrations at the sampling sites.

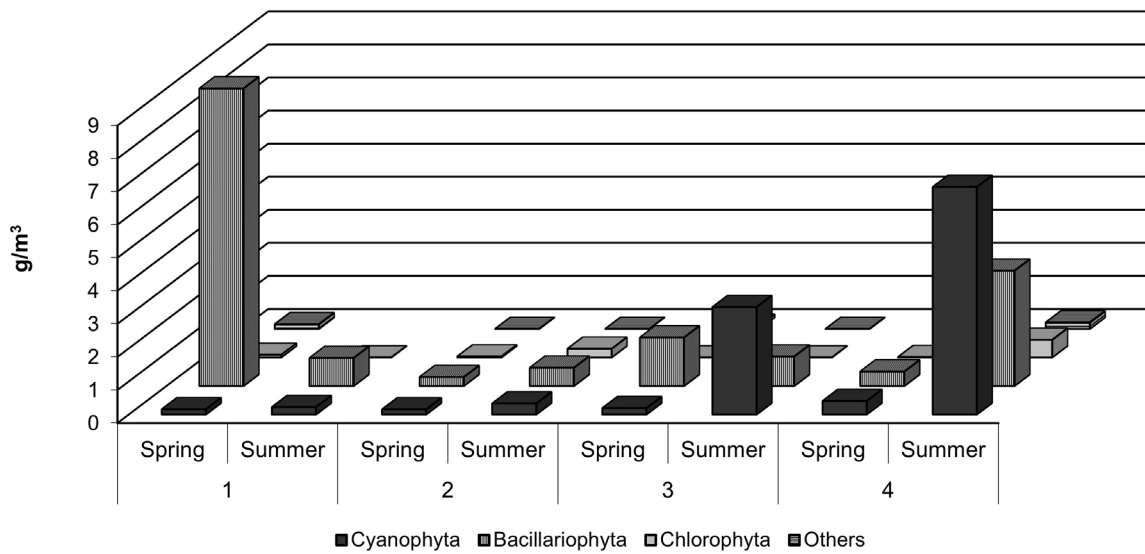


Fig. 6. Seasonal dynamics of phytoplankton abundance at the sampling sites.

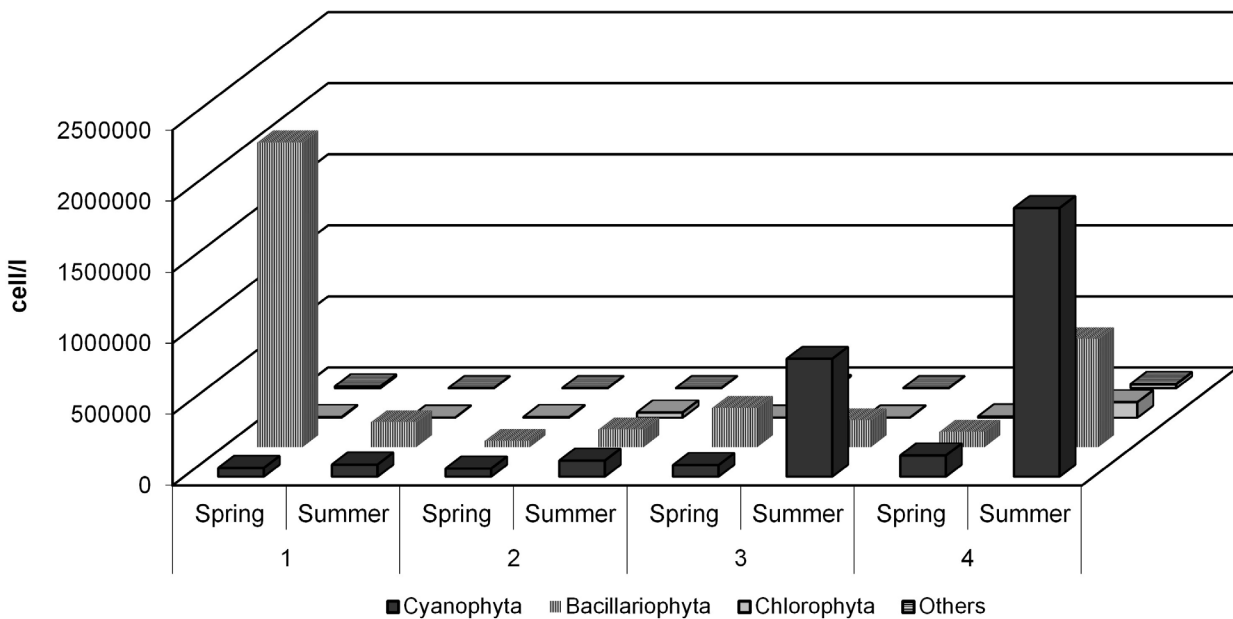


Fig. 7. Seasonal dynamics of phytoplankton biomass at the sampling sites.

could cause a serious harm to the economy of the agriculture and recreational capacities of the area, since these sectors of economics are the main water consumers.

Abundance of nitrogen-fixing species *Anabaena sphaerica* (148,000 cell/L) were observed at the station no. 4. Our observations performed in Yerevanyan Lich reservoir during summer of 2019 evidenced on the dominance of *Oscillatoria chlorina* and *Anabaena sphaerica*, proving the impact of the reservoir on the Hrazdan River (Annual Report..., 2019).

Conclusion

As a corollary, we conclude that high content of phosphates and nitrogen lead to increase of algae growth rates and ultimately reduce dissolved oxygen concentration in water. Nutrient enrichment at the stations nos. 3 and 4 is significantly higher than at the sites located upstream. The *Oscillatoria* bloom has been registered in the stations nos. 3 and 4 in summer. The influence of Yerevanyan Lich reservoir on phytoplankton community of these stations is obvious. Therefore, better management and strict control of the nutrient load to Hrazdan River from Yerevan city is urgently needed.

ORCID

L.G. Stepanyan  [0000-0002-0960-7234](https://orcid.org/0000-0002-0960-7234)

E.Kh. Gukasyan  [0000-0001-8866-9785](https://orcid.org/0000-0001-8866-9785)

References

- Abakumov, V.A., 1983. Rukovodstvo po metodam gidrobiologicheskogo analiza poverkhnostnykh vod i donnykh otlojenij [Manual for hydrobiological analysis of surface water and sediments]. Gidrometeoizdat, Leningrad, USSR, 240 p. (In Russian).
- Adeyemo, O.K., Adedokun, O.A., Yusuf, R.K., Adeleye, E.A., 2008. Seasonal changes in physico-chemical parameters and nutrient load of river sediments in Ibadan city, Nigeria. *Global NEST Journal* 10 (3), 326–336.
- Annual Reports of the Institute of Hydroecology and Ichthyology of Scientific Center of Zoology and Hydroecology NAS RA 2019. Report on major research outcomes for 2019, issued by decision of the Presidium of NAS RA, N1 (1768) on 18 March of 2020. 66–69. (In Armenian).
- Babanazarova, O., Sidelev, S., Schischeleva, S., 2013. The structure of winter phytoplankton in Lake Nero, Russia, a hypertrophic lake dominated by *Planktothrix*-like Cyanophyta. *Aquatic Biosystems* 9 (18). <https://doi.org/10.1186/2046-9063-9-18>
- Badalyan, K., Stepanyan, L., Hambaryan, L., 2005. Study of some spaces of Cyanophyta in the phytoplankton of the River Hrazdan. *Abstract's book of 3rd Young Medics' International Conference*. Armenian medical association, Yerevan, 37.
- Barinova, S.S., Medvedeva, L.A., Anisimova, O.V., 2006. Bioraznoobrazie vodoroslej – indikatorov okrughajushej sredy [Biodiversity of algal indicators in environmental assessment]. Pilies Studio, Tel-Aviv, Israel, 497 p. (In Russian).
- Banerjee, A., 2020. Liver toxicity of chemical warfare agents. In: Gupta, R. (ed.), *Handbook of Toxicology of Chemical Warfare Agents*. Academic Press, Cambridge, USA, 659–671. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819090-6.00040-4>
- Carmichael, W.W., 1988. Toxins of freshwater algae. In: Tu, A.T. (ed.), *Handbook of Natural Toxins, Marine Toxins and Venoms*. Marcel Dekker, New York, USA, 121–157.
- Chia, M.A., Jankowiak, J.G., Kramerb, B.J., Galeskib, J.A., Huang, I-Sh., Zimbac, P.V., Bittencourt-Oliveiraa, M. do Ca., Gobler, C.J., 2018. Succession and toxicity of *Microcystis* and *Anabaena (Dolichospermum)* blooms are controlled by nutrient-dependent allelopathic interactions. *Harmful Algae* 74, 67–77.
- Chilingaryan, L.A., Mnacakanyan, B.P., Axababyan, K.A., Tokmajyan, H. V., 2002. Hydrography of rivers and lakes of Armenia. Agropress, Yerevan, Armenia, 49 p. (In Armenian).
- Codd, G.A., 2000. Cyanophytal toxins, the perception of water quality, and the prioritisation of eutrophication control. *Ecological Engineering* 16, 51–60.
- Gkelis, S., Zaoutsos, N., 2014. Cyanotoxin occurrence and potentially toxin producing Cyanophyta in freshwaters of Greece: a multidisciplinary approach. *Toxicon* 78, 1–9.
- Hambaryan, L., Shahazizyan, I., 2014. Brief decisive, educational manual for genera of freshwater algae. YSU Press, Yerevan, Armenia, 61 p. (In Armenian).
- Nikanorov, A.M., 2001. Gidrokhimia [Hydrochemistry]. Gidrometeoizdat, Saint-Petersburg, Russia, 447 p. (In Russian).
- Proshkina-Lavrenko, A.I., Makarova, I.V., 1968. Vodorosli planktona Kaspijskogo morja [Planktonic algae of the Caspian Sea]. Nauka, Leningrad, USSR, 295 p. (In Russian).

- Prowse, G.A., 1969. The role of cultured pond fish in the control of eutrophication in lakes and dams. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Verhandlungen* **17** (2), 714–718.
- Reynolds, C.S., Huszar, V., Kruk, C., Naselli-Flores, L., Melo, S., 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* **24**, 417–428.
- Stepanyan, L.G., 2009. Hydrobiological and hydrochemical study of Hrazdan hydro ecosystem in the territory of Yerevan district. *Biological sciences PhD thesis*. Yerevan, Armenia, 142 p. (In Armenian).
- Stepanyan, L.G., Hambaryan, L.R., Hovhannisyan, R.H., 2005. Study of phytoplankton community dynamics of the Hrazdan River in Yerevan area. *Biological Journal of Armenia* **57** (3-4), 257–264.
- Streble, H., Krauter, D., 2001. Das Leben im Wassertropfen. Kosmos, Stuttgart, Germany, 415 p. (In German).
- Swaminathan, M.S., 2003. Biodiversity: an effective safety net against environmental pollution. *Environmental Pollution* **126**, 287–291.
- Tsarenko, P.M., 1990. Kratkij opredelitel chlorokokovykh vodoroslej Ukrainskoj SSR [Short key of Chlorococcal Algae of Ukraine]. Naukova Dumka, Kiev, USSR, 106 p. (In Russian).
- Yu, S.Z., Tang, Z.Y., Wu, M.C., Xia, S.S., 1989. Drinking water and primary liver cancer. In: Tang, Z.Y., Wu, M.C., Xia, S.S. (eds.), *Primary Liver Cancer*. China Academic Publisher, Beijing, China, 30–37.



Article

Quantitative indicators and trophic structure of zooplankton in different types of shallow water zone in Meshinsky Bay (Kuibyshev Reservoir)

Margarita A. Gvozdareva 

Tatar Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography ("TatarstanNIRO"),
ul. Tazi Gizzata 4, Kazan, Republic of Tatarstan, 420111 Russia

rita_6878@mail.ru

Received: 17.03.2021
Revised: 21.04.2021
Accepted: 30.04.2021
Published online: 13.08.2021

DOI: 10.23859/estr-210317
UDC 574.583 (282.274.416.1)

Translated by S.V. Nikolaeva

Abstract. The trophic structure and quantitative characteristics of zooplankton in four shallow water areas of Meshinsky Bay of Kuibyshev Reservoir were studied in the summer and autumn seasons. The sites differed in their protection from wind and wave impacts, and in intensity of macrophyte overgrowth. The maximum species richness of zooplankters feeding in the water column was observed in open and vegetation-free shallow water and foraging from the surface of the substrate in closed areas, overgrown mainly with one type of submerged plant. The highest quantitative indicators of zooplankton in all areas were observed in summer. Regardless of the season, the maximum abundance and biomass of communities was observed in protected shallow water in thickets of *Potamogeton lucens* L. This is associated with the density of vegetation cover protecting invertebrates from predation by fish.

Keywords: Rotifera, Cladocera, Copepoda, Crustacea, macrophytes, littoral zone, overgrown, abundance, biomass, feeding strategy.

To cite this article. Gvozdareva, M.A., 2021. Quantitative indicators and trophic structure of zooplankton in different types of shallow water zone in Meshinsky Bay (Kuibyshev Reservoir). *Ecosystem Transformation* 4 (3), 13–26. <https://doi.org/10.23859/estr-210317>

Introduction

The coastal (littoral) zone is an important biotope, which contributes significantly to basin hydrochemistry and biology. It shows pronounced variability of the qualitative and quantitative characteristics of communities of aquatic organisms, since it is the most affected by water level changes, interactions of air masses, land, water, and basin floor. It is influenced by coupled wave and wind mixing, and its macrophyte thickets. The coastal area differs from the deep-water

parts of the basin in warming up earlier in spring, high absolute water temperatures in summer, early cooling in autumn, freezing of grounds in winter (Butorin, 1984), as well as a higher supply of nutrients from the catchment area (Korneva, 1983; Lavrentieva, 1977). In the littoral zone, special conditions arise for the formation and further development of higher aquatic vegetation, which acts here as the main component of biocenoses and performs a number of important functions (the main producer of primary organic mat-

ter, a refuge and food object for different groups of animals, a substrate for spawning of phytophilous fish, a natural biofilter between the spillway and the reservoir, etc.) (Khaliullina and Yakovlev, 2015). As shallow zones occupy vast areas in some large reservoirs, play a significant role in their biological regime, and are the first to respond to changing environmental factors, their study remains relevant.

The area of overgrown shallow zones of the Kuibyshev Reservoir is 8.5 thousand hectares (Solovieva, 2008). The largest thickets are concentrated in Sviyazhsky, Meshinsky and Cheremshansky bays (Golubeva et al., 1990a, b). Meshinsky Bay, key for the reproduction and feeding of juvenile fish, is located in the northern part of the Volzhsko-Kamsky reach of the reservoir at the confluence of two large rivers, the Volga and Kama rivers (N 55°21'14", E 49°23'59"). It represents a flooded water extension of the Mesha River and its floodplain estuaries, is characterized by a slightly indented coastline and experiences intense wave impact. The bay has a large number of shallow waters and islands, which serve not only as a favorite spawning ground for phytophilous fish species, but also as a feeding ground for their juveniles (Gvozdareva, 2018). On average, about 40% of the total fish population of the reservoir spawn in the coastal part of this section of the reservoir. According to the results of studies carried out in 2012–2017, the species composition of fish larvae is represented by mass species of plant-feeders, many of which are also the main objects of fishing (Severov et al., 2018).

It is known that zooplankton is one of the most important food elements for juvenile fish (Gutelmakher, 1986; Kiselev, 1969; Krylov, 2006; Popov and Mukhortova, 2016). Numerous studies of phyto- and zooplankton indicate that their abundance and diversity is higher in the coastal biotopes protected from wind and waves, which is most noticeable in the thickets of macrophytes (Mordukhai-Boltovskoy, 1974, 1976; Zarubina and Ermolaeva, 2014; Zimbalovskaya, 1981). Overgrown areas have distinct light, temperature, hydrochemical, hydrodynamic, and trophic conditions (Semenchenko et al., 2013), while the vegetation serves as an additional source of organics (Mordukhai-Boltovskoy, 1976).

Observations of the development of zooplankton in the Kuibyshev Reservoir have been carried out since the moment of its filling. Many works have been published on comprehensive studies of the formation and dynamics of zooplankton communities in the conditions of the regulated runoff of the Volga River (Chernysheva and Sokolova, 1960, 1964; Kuibyshevskoe vodokhranilische, 1983; Lazareva et al., 2018; Romanova, 2010; etc.). Several publications consider the trophic structure and spatial distribution of zooplankton in shallow areas of the Volga-Kama Reach in the region of the Saralinsky section of the Volga-Kama Nature

Biosphere Reserve (Borisovich, 2005; Borisovich and Yakovlev, 2011). For the water area of Meshinsky Bay, species composition and indicators of the quantitative development of zooplankton were studied (Gvozdareva, 2014). However, studies of the trophic structure of zooplankton in shallow-water areas, which differ in the extent of overgrowth with macrophytes and protection from wind and wave impact, have not previously been conducted; hence, this topic is relevant.

The purpose of this paper is to describe the trophic structure and quantitative characteristics of zooplankton in different stages of the growing season in the different types of littoral zone of Meshinsky Bay of the Volga-Kama Reach of the Kuibyshev Reservoir.

Materials and methods

The material was collected at six stations in 2017 in July (during the period of maximum growth of higher aquatic vegetation) and in October (at the beginning of processes of plant death and decomposition). The studied areas were divided into four categories according to the level of protection from wind and wave impact, as well as the degree of overgrowth with macrophytes: I – open areas devoid of vegetation (Stations 2 and 5); II – protected area, overgrown mainly with one type of aerial-aquatic plants (Station 1); III – a protected area, overgrown mainly with one kind of submerged plant with leaves floating on the surface of the water (Station 4); IV – protected areas overgrown with air-water and submerged higher plants (Stations 3 and 6) (Table 1).

Integral samples of zooplankton were collected from the border of vegetation with open water deep into the thickets every 0.5–0.8 m, filtering 50 liters of water through a plankton net (mesh size 96 µm). The fixation and office processing of the samples were carried out using conventional methods (Metodicheskie rekomendatsii..., 1982). Zooplankton was assessed by species richness, Shannon Species Diversity Index, abundance, biomass, and the ratio of taxonomic and trophic groups of planktonic invertebrates. The Shannon Species Diversity Index was calculated from the abundance, excluding Copepoda nauplii and copepodites (Shitikov et al., 2003). Trophic groups of aquatic invertebrates were identified according to the modes of movement and food capture (Chuikov, 1981a, b, 2018; Krylov, 2005).

Results

The species composition of zooplankton in Meshinsky Bay, Kuibyshev Reservoir during the study period was represented by 66 species (Rotifera – 36, Cladocera – 20, Copepoda – 10), of which three are immigrants of the Ponto-Caspian assemblage (*Heterocope caspia* Sars, 1897, *Cornigerius maeoticus* (Pengo, 1879), *Eurytemora caspia* Sukhikh et Alekseev, 2013) and 1 – Boreal-Arctic (*E. lacustris* (Poppe, 1887)).

Table 1. Characteristics of the studied areas of the littoral zone of Meshinsky Bay of the Kuibyshev Reservoir.

Type	Station	Species of macrophytes
I	2	No thickets
	5	No thickets
II	1	Common reed – <i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud
III	4	Shining pondweed – <i>Potamogeton lucens</i> L., bordered by lesser bulrush – <i>Typha angustifolia</i> L.
IV	3	Common reed, lesser bulrush, flowering rush – <i>Butomus umbellatus</i> L., bladderwort – <i>Utricularia vulgaris</i> L., shining pondweed, sago pondweed – <i>Potamogeton pectinatus</i> L., various-leaved pondweed – <i>Potamogeton gramineus</i> L., clasping pond Weed – <i>Potamogeton perfoliatus</i> L., hornwort – <i>Ceratophyllum demersum</i> L., cladophoran – <i>Cladophora</i> sp.
	6	Variegated reed sweet-grass – <i>Glyceria maxima</i> (Hartm.) Holmb., flowering rush, spike rush – <i>Eleocharis palustris</i> (L.) R. Br., shining pondweed, sago pondweed, various-leaved pondweed, lesser bulrush

Among Rotifera, two ecological groups are most diverse in the studied shallow waters: verticators that forage from the substrate surface (12 species) and in the water column (10) – representatives of the families Brachionidae and Synchaetidae. Of Cladocera, the largest number of species was recorded among swimming primary filter feeders (nine species from the families Bosminidae and Daphniidae) and creeping-swimming secondary filter feeders (seven species from the family Chydoridae). Among Copepoda, swimming predators (three species of the subfamily Cyclopinae) showed the highest species richness. At all stations studied, immature Copepoda specimens with a mixed type of feeding and movement were found.

In summer, 53 species were found in the zooplankton of the studied shallow waters: Rotifera – 25, Cladocera – 19, Copepoda – 9. The largest number of species was recorded in shallow waters of type IV – 27; in the area of type II, 26 species were recorded, in shallow waters of types I and III – 24 species each. In areas of types I and II, the basis of the species composition was Rotifera (53 and 50%, respectively), and in the areas of III and IV types – Cladocera (46 and 44%).

The largest proportion of invertebrate species foraging in the water column (62%) is recorded in type I shallow water; the same ecological group accounted for more than half of the species composition in areas of types II and IV (58 and 54%, respectively). Among Rotifera, verticators predominated (representatives of the families Synchaetidae, Brachionidae, Filiniidae, Conochilidae, Dicranophoridae); their largest proportion was noted in the shallow waters of types I (30%) and II (25%). Swimming predators (family Asplanchnidae) were recorded in areas of types I, II, and IV (< 4%). In all studied

plots, of Cladocera, the leading position (21%) was occupied by floating primary filter feeders (representatives of the families Bosminidae, Daphniidae). Swimming active predators (family Polyphemidae) were found only in areas of types III and IV (4 and 2%, respectively). The proportion of Copepoda species foraging in the water column and from the substrate surface was, on average, the same everywhere ($7 \pm 3\%$), however, the largest proportion of predators feeding in the water column (family Temoridae and subfamily Cyclopinae) was observed on the site Type IV (11%).

Zooplankters using food from the substrate surface prevailed in the protected area overgrown with shining pondweed (type III) (54%), their smallest proportion (38%) was observed in open shallow water (type I), and in areas II and IV – of these types, their proportion was no more than 46%. Rotifers-verticators associated with the substrate (representatives of the families Brachionidae, Euchlanidae, Testudinellidae) were represented in equal proportions (17% each) in protected areas (types II–IV), fewer in open shallow water (13%). A small (< 6%) number of zooplankter species foraging from the substrate surface from the families Notommatidae and Trichocercidae were found in areas of types I–III. Among cladocerans, secondary filter feeders from the family prevailed. Chydoridae, and their largest proportion (17%) was observed in a type IV closed area. The proportion of species from the number of primary filter feeders (representatives of the families Daphniidae and Sididae) is not high; it reached its maximum value (8%) in closed shallow waters in thickets of pondweed (type IV). Substrate-related copepods were maximally (12%) represented in shallow waters of

type III and included active predators (subfamily Cyclopinae) and scavengers (subfamily Eucyclopinae).

In summer, the average number of zooplankton in the studied areas was 29.5 ± 17.1 thousand ind./m³, and the biomass was 680.9 ± 439.4 mg/m³. The highest values were typical for the site of type III, the smallest for type IV (Fig. 1). In all types of shallow waters, the Cladocera contributed the most to abundance and biomass ($55.0 \pm 8.0\%$ and $71.0 \pm 12.0\%$, respectively), the contribution of Rotifera and Copepoda was lower ($22.0 \pm 4.0\%$ and $8.0 \pm 5.0\%$ in abundance, $23.0 \pm 6.0\%$ and $21.0 \pm 9.0\%$ by biomass) (Fig. 1).

The maximum proportion of rotifers in terms of total abundance was noted in type I and II shallow waters, in the total biomass, only in type I of shallow waters. Cladocerans accounted for the largest proportion of the total abundance in closed shallow waters overgrown with one type of submerged plant, and in the total biomass – in an area overgrown with one type of aerial-aquatic plant. The proportion of copepods in the total abundance and biomass of zooplankton reached maximum values in closed shallow waters overgrown with air-aquatic and submerged plants.

The maximum values of the Shannon Index were recorded in the shallow water of type IV (4.06 bits/specimen), and the minimum values – of type III (1.82 bit/specimen), while in the areas of types I and II – 3.28 and 3.66 bit/specimen.

Apart from differences in species composition, differences in the trophic structure of zooplankton were also identified. Thus, non-growing open shallow waters (type I) were characterized by the maximum density of primary filter feeders due to the dominance of *Daphnia cucullata* (Sars, 1862), *Bosmina* (*Bosmina*) *longirostris* (O.F. Müller, 1785), and *B.* (*Eubosmina*) *coregoni* (Baird, 1857), as well as verticators (*Keratella quadrata* (Müller, 1786)), foraging in the water column (Table 2).

In a site of type II, the proportion of verticators associated with the substrate was higher due to *Brachionus calyciflorus* (Pallas, 1766). In the closed shallow water (type III) overgrown with pondweed, due to the dominance of *Sida crystallina* (O.F. Müller, 1776), the maximum number and proportion of planktonic invertebrates foraging from the substrate surface was recorded. At the same time, this type of coastal area was characterized by the largest number of verticators and predatory Cladocera feeding in the water column, as well as creeping-swimming verticators associated with the substrate. At the site of type IV, the maximum number and proportion of copepods foraging in the water column were found (due to the dominance of *E. lacustris*, *Acanthocyclops vernalis* (Fisher, 1853)) and on the substrate (due to the dominance of *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857)). In the same type of shallow water, in contrast to others, the largest proportion of juvenile crustaceans was recorded. In general, in the site of

type I, floating non-predatory invertebrates prevailed, in areas of type II and III, filter feeders and verticators associated with the substrate, in the site of type IV, the proportion of all groups was approximately the same.

In autumn, the number of detected zooplankton species decreased to 40, among which Rotifera – 26, Cladocera – 8, and Copepoda – 6. Semi-isolated shallow waters of types II and III differed in the largest number of species – 20 each, 14 species were recorded in the area of type IV, and in the open shallow water without vegetation (type I), their minimum number was observed – 7. At all the studied stations, the basis of the species composition of zooplankton was formed by rotifers (71%), with the maximum proportion in the areas of I (79%) and IV (77%) types. The largest proportion of Cladocera and copepod species was found in shallow waters of types II (21 and 11%, respectively) and III (25 and 15%).

In the open shallow water (type I) devoid of thickets, the highest proportion of species foraging in the water column (57%) was noted at the expense of verticators (representatives of the families Synchaetidae and Brachionidae) (43%), as well as predators (families Synchaetidae and *Heterocope* spp.) (14%). Primary filter feeders among cladocerans (family Bosminidae) were only recorded in shallow waters of types III and IV (5 and 3%, respectively), where inactive predators (*Eurytemora* spp.) were also present (10 and 6%).

Zooplankton species that forage from the surface of the substrate are best represented in protected shallow waters of types II–IV (64, 65, and 68%), and their lowest proportion (43%) is in shallow waters of type I. At the same time, in areas of types III and IV, the largest proportion of species belonged to verticators (representatives of the families Brachionidae, Euchlanidae, Testudinellidae, and Trichotriidae) (25 and 37%, respectively). The composition of Cladocera in all types of shallow water was formed by secondary (family Chydoridae) and primary (families Daphniidae and Sididae) filter feeders, extracting food from the substrate surface. However, in closed shallow waters, overgrown mainly with one species of aquatic plants (types II and III), the proportion of these species was higher (21 and 20%) than in shallow waters of types I and IV (14 and 11%). Among the copepods in the shallow waters of the II and III types, the species of subfamily differed the subfamily Eucyclopinae – scavengers-omnivores associated with the substrate (11 and 5%), and in plots of type IV – active predators from subfamily Cyclopinae (3%).

The mean number of autumn zooplankton in the studied areas was 7.2 ± 2.6 thousand ind./m³, and the biomass was 22.7 ± 10.9 mg/m³. The highest values were typical for the site of type III, the lowest for types I and IV of shallow waters (Fig. 2). The bulk of the abundance was formed by Rotifera ($43.9 \pm 8.5\%$) and Copepoda ($41.6 \pm 9.9\%$); the proportion of Cla-

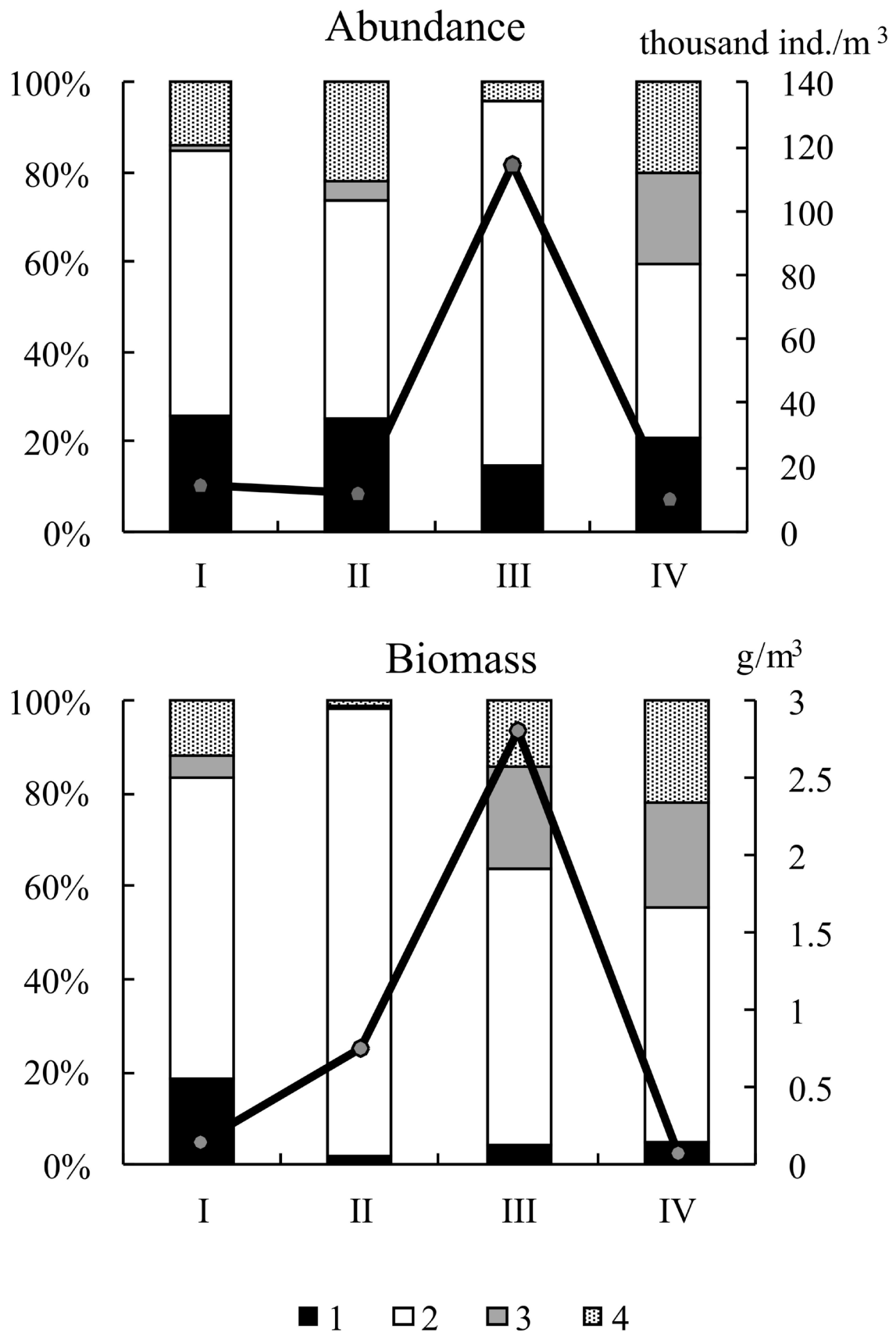


Fig. 1. Quantitative indicators and the proportion of taxonomic groups of zooplankton in Meshinsky Bay in different types of shallow water areas in July 2017: 1 – Rotifera, 2 – Cladocera, 3 – adult Copepoda, 4 – juvenile Copepoda. Roman numerals indicate the types of shallow waters (see text).

Table 2. Abundance of ecological groups of invertebrates and their share in the total abundance of zooplankton in the summer of 2017: 1a – swimming/vertical; 1b – swimming/primary filtration; 2a – swimming/gripping and suction; 2b – swimming/filtration and grasping; 3b – swimming/active grip; 4a – swimming and crawling/vertical; 5a – crawling and swimming/sucking; 5b – crawling and swimming/secondary filtration; 6b – swimming and crawling/picking up; 7 – crawling and swimming/active grip; 8 – swimming and attachment to the substrate/primary filtration; 10 – mixed by types of food and movement. Roman numerals indicate the types of shallow waters (see text).

Motion method	Ecological group	Taxon	Abundance, ind./m ³				Proportion of total population, %			
			I	II	III	IV	I	II	III	IV
Swimming	1a	Rotifera	2050	575	6100	425	15.8	5.0	5.3	4.1
	1b	Cladocera	5775	2625	27300	2270	38.2	22.7	23.7	21.7
	2a	Rotifera	187.5	225	0	12.5	1.5	1.9	0.0	0.1
	2b	Copepoda	37.5	50	75	256.5	0.3	0.4	0.1	2.5
	3a	Cladocera	0	50	425	25	0.0	0.4	0.4	0.2
	3b	Copepoda	12.5	50	150	187.5	0.1	0.4	0.1	1.8
	Total		8063	3575	34050	3177	55.9	30.9	29.6	30.4
Sessile	4a	Rotifera	850	1850	10600	1056.5	6.8	16.0	9.2	10.2
	5a	Rotifera	175	25	125	0	1.3	0.2	0.1	0.0
	5b	Cladocera	750	550	325	657	5.1	4.8	0.3	6.4
	6b	Copepoda	37.5	375	50	25	0.3	3.2	0.0	0.2
	7	Copepoda	0	0	125	300.5	0.0	0.0	0.1	2.9
	8	Cladocera	2775	2100	64575	607	15.3	18.1	56.2	5.9
	Total		4588	4900	75800	2646	28.8	42.3	65.9	25.5
Mixed	10	Copepoda	2038	2525	3725	3482	14.2	2.1.8	3.2	33.4

docera was minimal ($14.6 \pm 3.9\%$). The largest contribution to the total biomass was made by Copepoda ($54.0 \pm 6.0\%$), the proportion of Rotifera was $23.3 \pm 8.1\%$, Cladocera – $18.7 \pm 5.5\%$. The maximum proportion of rotifers in the total abundance and biomass of zooplankton was recorded in closed shallow water overgrown with reeds (type II), cladocerans – in a closed area overgrown with pondweed (type III), copepods – in an open, not overgrown area and in closed shallow water with a complex of air – aquatic and submerged higher plants (types I and IV).

The highest index of species diversity was recorded in the site of type IV (2.92 bits/specimen), the lowest – in the area of type III (2.03 bit/specimen), and in the areas of types I and II, it was almost the same (2.38 and 2.40 bit/ specimen respectively).

The zooplankton of the coastal areas of types I (with the dominance of *Keratella quadrata* and *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879)) and II (with the dominance of *Polyarthra vulgaris* (Carlin, 1943) and *P. major* Skorikov, 1896) types was characterized by the maximum proportion of floating invertebrates due to verticators, the largest number of which was recorded in shallow waters of type II (Table 3).

In shallow waters of types II–IV, the proportion of invertebrates associated with the substrate was more than 50% of the total number of zooplankton. In plots of types II and III, due to the dominance of *Euchlanis dilatata* (Ehrenberg, 1832), the largest number and proportion of the total number of verticators associated with the substrate was noted. At the same time, in areas of types III and IV, due to the dominance of *Chydorus sphaericus* (Müller, 1776) and *Disparalona rostrata* (Koch, 1841), secondary filter feeders, extracting food from the substrate surface, made a significant contribution to the total number. Type III shallow water was characterized by the maximum abundance and proportion of primary filter feeders associated with the substrate (*Sida crystallina*), as well as the highest abundance of juvenile Copepoda. The zooplankton of the type IV site differed from other shallow waters in the highest abundance and highest proportion of the total abundance of rotifers associated with the substrate, due to the dominance of *Trichocerca pusilla* (Lauterborn, 1898) (absorption feeding type) and the rotifer *Lecane* spp. (vertical and suction feeding).

Discussion

Most studies indicate that the species richness, abundance and biomass of planktonic invertebrates is higher in overgrown and protected shallow waters of water bodies and streams than in open areas lacking macrophytes (Ermolaeva et al., 2016; Mordukhai-Boltovskoy, 1976; Stolbunova, 1976; Stolbunova and Stolbunov, 2010). Thickets of macrophytes contribute to the development of zooplankton, creating shelters and protecting them from planktivorous fish and large

invertebrate predators. At the same time, dense thickets change the dynamics of waters, reducing the flow velocity and hindering the development of wind waves (Brekhovskikh et al., 2008; Dembowska and Napiórkowski, 2015; Janse et al., 1998; Lucena-Moya and Duggan, 2011). In addition, favorable conditions for the development of phytoplankton are formed in shallow waters sheltered from the wind and warmed up (Chernysheva and Sokolova, 1960; Khaliullina and Yakovlev, 2015), which forms the basis of invertebrate nutrition.

However, under certain conditions, aquatic vegetation can develop excessively. F.D. Mordukhai-Boltovskoy (1976) noted a decrease in the abundance of zooplankton and juvenile fish in thickets of air-aquatic vegetation, and in dense thickets, juvenile fish may be absent altogether. As the thickets develop (increase in density, height above the bottom, etc.), the feeding conditions for planktivorous fish deteriorate due to a decrease in the availability of food. In dense thickets of macrophytes, invertebrates are more successful in seeking refuge in case of danger, while it is more difficult for fish to find them due to reduced visibility and more difficult to catch due to the constraint of maneuvering in a confined space among thickets (Gerasimov, 2007). Obviously, for this reason, the highest quantitative indicators of zooplankton both in July and October were recorded in a protected area, densely overgrown mainly with one species of submerged higher aquatic plant with leaves floating on the surface (type III).

At the same time, the zooplankton of the most similar shallow-water area, overgrown with a complex of air-aquatic and submerged plants (type IV), in summer was characterized by the minimum abundance and biomass. It is known that in sparse thickets of macrophytes, zooplankton is more accessible to fry than in dense thickets (Cherevichko, 2007). One-time fishing with a gas drag (6 m), which was carried out in July, showed that the average number of specimens per drag sample, recalculated to 30 m, in the type IV site was 2900, type II was 304. It is known that grazing by fish leads to a decrease in the number and biomass of zooplankton, primarily due to Cladocera (Brooks and Dodson, 1965; Gilyarov, 1987; Hrbaček, 1962; Sadchikov, 2007; Stenson et al., 1978). Obviously, therefore, in shallow waters of type IV, where a high density of juvenile fish was found, the minimum abundance and biomass of summer zooplankton, in particular Cladocera, were noted. At the same time, the highest abundance and biomass of Copepoda were observed here, which are characterized by greater mobility and the ability to avoid predators. In addition, the grazing of zooplankters is evidenced by the minimum average individual weight of organisms in the type IV site, where it was 0.011 mg, while in the type II site, it was 0.065 mg. The maximum value of the

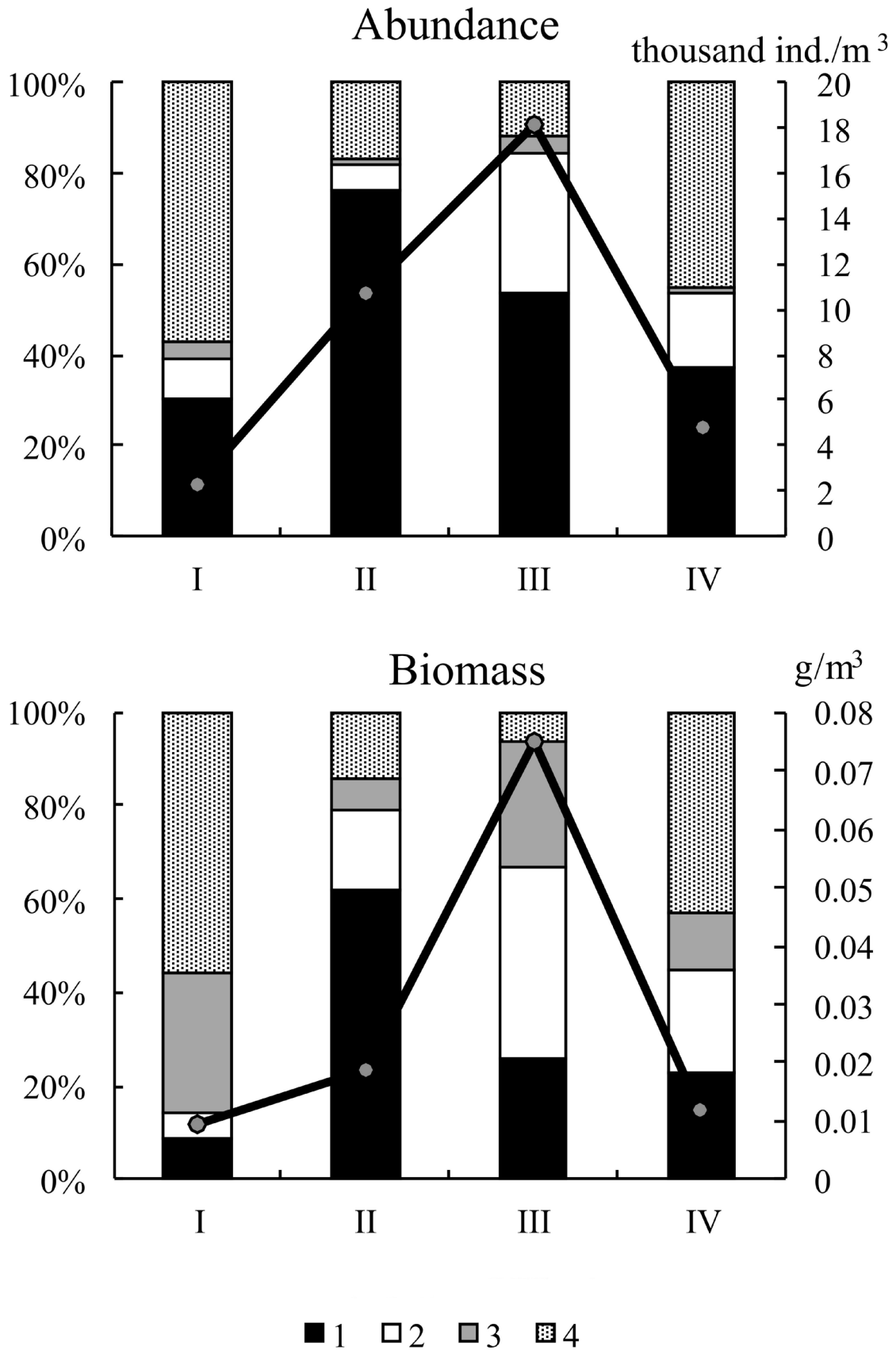


Fig. 2. Quantitative indicators and contribution of the proportion of the main zooplankton groups of Meshinsky Bay in different types of shallow water areas in October 2017: 1 – Rotifera, 2 – Cladocera, 3 – adult Copepoda, 4 – juvenile Copepoda. Roman numerals indicate the types of shallow waters (see text).

Table 3. Abundance of ecological groups of invertebrates and their share in the total abundance of zooplankton in autumn 2017. a – swimming/vertical; 1b – swimming/primary filtration; 2a – swimming/gripping and suction; 2b – swimming/filtration and grasping; 2c – swimming/filtration and active grip; 3b – swimming/active grip; 4a – swimming and crawling/vertical; 5a – crawling and swimming/sucking; 5b – crawling and swimming/secondary filtration; 6b – swimming and crawling/picking up; 7 – crawling and swimming/active grip; 8 – swimming and attachment to the substrate/primary filtration; 10 – mixed by types of food and movement. Roman numerals indicate the types of shallow waters (see text).

Motion method	Ecological group	Taxon	Abundance, ind./m ³				Proportion of total population, %			
			I	II	III	IV	I	II	III	IV
Swimming	1a	Rotifera	545	2925	725	322.5	25.9	27.1	3.9	6.5
	1b	Cladocera	0	0	25	37.5	0	0	0.1	0.6
	2a	Rotifera	0	0	50	0	0	0	0.28	0
	2b	Copepoda	0	0	575	75	0	0	3.2	1.2
	2c	Copepoda	112.5	0	0	0	4.2	0	0	0
	3a	Rotifera	10	0	0	0	0.7	0	0	0
	Total		667.5	2925.0	1375.0	435.0	30.6	22.2	7.6	8.4
Sessile	4a	Rotifera	57.5	5100	8700	1195	2.8	47.3	47.9	23.1
	4b	Rotifera	0	75	50	147.5	0	0.7	0.3	2.6
	5a	Rotifera	0	50	200	240	0	0.5	1.1	4.8
	5b	Cladocera	202.5	525	5000	757.5	8.8	4.9	27.6	15.8
	5b	Copepoda	0	50	150	0	0	0.5	0.8	0
	6b	Copepoda	0	25	0	0	0	0.2	0	0
	7	Copepoda	0	0	0	12.5	0	0	0	0.2
	8	Cladocera	0	125	500	0	0	1.2	2.8	0
	Total	260	5950.0	14600.0	2352.5	11.6	55.2	80.4	46.5	
Mixed	10	Copepoda	1117.5	1875.0	2150.0	1625.0	56.9	17.4	11.9	45.1

Shannon Index for zooplankton observed in shallow waters with a high fish density can also be associated with grazing. The point is that fish choose the most visible and/or numerous food items (Murdoch, 1969; Murdoch et al., 1975). Due to their grazing, the degree of dominance of one species decreases, as a result of which the value of the Shannon Index increases (Krylov et al., 2016).

Open shallow water devoid of vegetation (type I) was characterized by the minimum quantitative indicators of planktonic invertebrates only at the end of the growing season. However, in July, the abundance of zooplankton in this type of coastal area was practically at the same level as in areas of type II and IV, and the biomass exceeded the values recorded in shallow waters of type IV. Apparently, this was due to the high water temperature and minimal pressure on the part of juvenile fish, avoiding open areas of shallow waters to protect them from wind, waves and predators.

The trophic structure of zooplankton changed quite naturally. First, in autumn, due to the previous accumulation of detritus on the substrate during the growing season, the proportion of swimming-crawling and creeping-swimming invertebrates in the zooplankton of all studied shallow water areas increased. Secondly, open areas without thickets showed the maximum proportion of swimming organisms, and areas overgrown with macrophytes were dominated by those associated with the substrate. At the same time, in connection with the greatest protection from wave and wind effects, as well as control by predators, among the floating and substrate-associated organisms, the maximum proportion in the summer season was represented by cladocerans.

Conclusions

The species composition of zooplankton in Meshinsky Bay of the Kuibyshev Reservoir during the study period was represented by 66 species (Rotifera – 36, Cladocera – 20, Copepoda – 10). In summer, at 6 studied stations, 53 species were recorded, the average number of which was 29.5 ± 17.1 thousand ind./m³ and biomass – 680.9 ± 439.4 mg/m³, in autumn – 40 species with a population of 7.2 ± 2.6 thousand ind./m³ and biomass 22.7 ± 10.9 mg/m³.

In summer and autumn, planktonic invertebrates that forage from the water column are most represented in open shallow water areas devoid of vegetation, and those foraging from the surface of the substrate – in closed shallow waters overgrown with either submerged or air-water and submerged higher aquatic plants.

Closed shallow waters, overgrown mainly with one species of plants from the group of submerged leaves with floating leaves on the water surface, were

characterized in both seasons by the highest quantitative indices of zooplankton. Open shallow waters devoid of vegetation were characterized by the minimum values of abundance and biomass only in October. In summer, the lowest quantitative indicators of the development of planktonic invertebrates were recorded in an area with a high species diversity of higher aquatic plants.

A significant role in the formation of quantitative indicators and structure of zooplankton is played by control from above. Closed areas where aerial-aquatic plants grew (separately or in combination with submerged ones), on average, were characterized by low numbers and biomass of zooplankton. A number of structural and quantitative indicators of the community indicate that this is due to strong pressure from juvenile fish. The protected shallow area, overgrown with dense thickets of one submerged aquatic plant species with leaves floating on the surface, was characterized by the highest quantitative indices of zooplankton. This may be due to the density of the vegetation cover, which prevents the penetration of fish and their juveniles.

ORCID

M.A. Gvozdareva  [0000-0002-1483-1652](https://orcid.org/0000-0002-1483-1652)

References

- Borisovich, M.G., 2005. Srovnitel'noe izuchenie soobshchestv zooplanktona zaroslei *Typha angustifolia* L. i otkrytoj litorali Kujbyshevskogo vodohranilishcha v Saralinskom uchastke Volzhsko-Kamskogo zapovednika [Comparative study of zooplankton communities in *Typha angustifolia* L. thickets and the open littoral of the Kuibyshev reservoir in the Saralinsky section of the Volga-Kama Nature Reserve]. *Trudy Volzhsko-Kamskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika [Proceedings of the Volga-Kama State Nature Reserve]* 6, 61–70. (In Russian).
- Borisovich, M.G., Yakovlev, V.A., 2011. Troficheskaya struktura zooplanktona raznotipnyh melkovodij Volzhskogo i Volzhsko-Kamskogo plesov Kujbyshevskogo vodohranilishcha [Trophic structure of zooplankton in different types of shallow waters of the Volga and Volga-Kama ples of the Kuibyshev Reservoir]. *Uchenye zapiski Kazanskogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki [Scientific notes of the Kazan University. Series: Natural Sciences]* 153, 214–227. (In Russian).
- Brekhovskih, V.F., Kazmiruk, V.D., Vishnevskaya, G.N., 2008. Biota v processakh massoperenosa v vodnyh ob'ektah [Biota in mass transfer processes in water bodies]. Nauka, Moscow, Russia, 315 p. (In Russian).

- Brooks, J.L., Dodson, S.I., 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science* **150**, 28–35.
- Butorin, N.V., 1984. Abioticheskie faktory produktivnosti vodohranilishch [Abiotic factors of reservoir productivity]. In: Butorin, N.V., Poddubnyj, A.G. (eds.), *Biologicheskie resursy vodohranilishch [Biological resources of reservoirs]*. Nauka, Moscow, Russia, 8–23. (In Russian).
- Cherevichko, A.V., 2007. Zooplankton zaroslej vysshej vodnoj rastitel'nosti ozera Polisto [Zooplankton of the higher aquatic vegetation of Lake Polisto]. *Tematicheskie lektsii i materialy I Mezhdunarodnoj shkoly-konferencii "Aktual'nye voprosy izucheniya mikro-, mejo- zoobentosa i fauny zaroslej presnovodnykh vodoemov" [Thematic lectures and materials of the I International School-conference "Topical issues of studying micro-, mejo-zoobenthos and fauna of freshwater thickets"]*. Borok, Russia, 297–300. (In Russian).
- Chernysheva, E.R., Sokolova, K.N., 1960. Zooplankton Kujbyshevskogo vodohranilishcha po nablyudeniyam 1958 i 1959 gg. [Zooplankton of the Kuibyshev reservoir from observations in 1958 and 1959]. *Trudy Tatarskogo otdeleniya GosNIORKh [Proceedings of the Tatar branch of State Scientific Institute of Lake and River Fisheries]* **9**, 40–71. (In Russian).
- Chernysheva, E.R., Sokolova, K.N., 1964. Zooplankton Kujbyshevskogo vodohranilishcha v 1960–1962 gg. [Zooplankton of the Kuibyshev reservoir in 1960–1962]. *Trudy Tatarskogo otdeleniya GosNIORKh [Proceedings of the Tatar branch of State Scientific Institute of Lake and River Fisheries]* **10**, 65–79. (In Russian).
- Chujkov, Yu.S., 1981a. Analiz troficheskoy struktury planktonnogo soobshchestva [Analysis of the trophic structure of the plankton community]. In: Vinberg, G.G. (ed.), *Osnovy izucheniya presnovodnykh ekosistem [Fundamentals of the study of freshwater ecosystems]*. Zoological institute, Leningrad, USSR, 45–52. (In Russian).
- Chujkov, Yu.S., 1981b. Metody ekologicheskogo analiza sostava i struktury soobshchestv vodnykh zhivotnykh. Ekologicheskaya klassifikatsiya bespozvonochnykh vstrechayushchihnya v planktone presnykh vod [Methods of ecological analysis of the composition and structure of aquatic animal communities. Ecological classification of invertebrates found in freshwater plankton]. *Ekologiya [Ecology]* **3**, 71–77. (In Russian).
- Chujkov, Yu.S., 2018. Troficheskaya struktura soobshchestv zooplanktona: istoriya i nekotorye itogi izucheniya [Trophic structure of zooplankton communities: history and some results of the study]. *Astrahanskij vestnik ekologicheskogo obrazovaniya [Astrakhan Bulletin of Environmental Education]* **3** (45), 175–185. (In Russian).
- Dembowska, E.A., Napiórkowski, P., 2015. A case study of the planktonic communities in two hydrologically different oxbow lakes, Vistula River, Central Poland. *Journal of Limnology* **74** (2), 346–357.
- Ermolaeva, N.I., Zarubina, E.Yu., Dvurechenskaya, S. Ya., 2016. Sutochnaya dinamika gidrohimicheskikh pokazatelej i zooplanktona v litorali Novosibirskogo vodohranilishcha [Daily dynamics of hydrochemical parameters and zooplankton in the littoral of the Novosibirsk reservoir]. *Povolzhskij ekologicheskij zhurnal [Volga Ecological Journal]* **2**, 155–166. (In Russian). <http://www.doi.org/10.18500/1684-7318-2016-2-155-166>
- Gvozdarova, M.A., 2014. Zooplankton Meshinskogo zaliva Kujbyshevskogo vodohranilishcha v 2013 g. [Zooplankton of Meshinskiy Bay of the Kuibyshev Reservoir in 2013]. *Tezisy dokladov XVI mezhregional'noj nauchno-prakticheskoy konferencii "Priroda Simbirskogo Povolzh'ya" [Abstracts of the XVI Interregional scientific and practical conference "Nature of the Simbirsk Volga Region"]*. Ul'yanovsk, Russia, 106–113. (In Russian).
- Gvozdarova, M.A., 2018. Bioraznoolobrazie zooplanktona pribrezhnykh uchastkov Meshinskogo zaliva Volzhsko-Kamskogo plyosa Kujbyshevskogo vodohranilishcha v 2017 godu [Zooplankton biodiversity of the coastal areas of the Meshinsky Bay of the Volga-Kama reach of the Kuibyshev reservoir in 2017]. *Tezisy dokladov VI nauchno-prakticheskoy konferencii molodykh uchennykh s mezhdunarodnym uchastiem "Sovremennye problemy i perspektivy razvitiya rybohozyajstvennogo kompleksa" [Abstracts of the VI Scientific and practical conference of young scientists with International participation "Modern problems and prospects of development of the fisheries complex"]*. Moscow, Russian, 67–73. (In Russian).
- Gerasimov, Yu.V., 2007. Troficheskie otnosheniya ryb v zaroslyah makrofitov presnovodnykh vodoemov [Trophic relations of fish in macrophyte thickets of freshwater reservoirs]. *Tematicheskie lektsii i materialy I Mezhdunarodnoj shkoly-konferencii "Aktual'nye voprosy izucheniya mikro-,*

- mejo- zoobentosa i fauny zaroslej presnovodnyh vodoemov* [Thematic lectures and materials of the I International School-Conference "Topical issues of studying micro-, meio-zoobenthos and fauna of freshwater thickets"]. Borok, Russian, 72–100. (In Russian).
- Gilyarov, A.M., 1987. Dinamika chislennosti presnovodnyh planktonnyh rakoobraznyh [Dynamics of the number of freshwater planktonic crustaceans.]. Nauka, Moscow, USSR, 191 p. (In Russian).
- Golubeva, I.D., Papchenkov, V.G., Shpak, T.L., 1990a. Rastitel'nost' ostrovov i melkovodij Kujbyshevskogo vodohranilishcha [Vegetation of islands and shallow waters of the Kuibyshev reservoir]. Part 1. Kazan Institute of Biology, Kazan, Russia, 83 p. (In Russian).
- Golubeva, I.D., Papchenkov, V.G., Shpak, T.L., 1990b. Rastitel'nost' ostrovov i melkovodij Kujbyshevskogo vodohranilishcha [Vegetation of islands and shallow waters of the Kuibyshev reservoir]. Part 2. Kazan Institute of Biology, Kazan, Russia, 128 p. (In Russian).
- Gutel'mekher, B.L., 1986. Metabolizm planktona kak edinogo celogo: trofometabolicheskie vzaimodejstviya zoo- i fitoplanktona [Plankton metabolism as a whole: trophometabolic interactions of zoo-and phytoplankton]. Nauka, Leningrad, USSR, 155 p. (In Russian).
- Hrbaček, J., 1962. Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock. *Rozpravy České akademie* 72 (10), 1–116.
- Janse, J.H., Van Donk, E., Aldenberg, T.A., 1998. A model study on the stability of the macrophyte-dominated state as affected by biological factors. *Water Research* 32 (9), 2696–2706.
- Khaliullina, L.Yu., Yakovlev, V.A., 2015. Fitoplankton melkovodij v verhov'yah Kujbyshevskogo vodohranilishcha [Phytoplankton of shallow waters in the upper reaches of the Kuibyshev reservoir]. Academy of Sciences of the Republic of Tatarstan, Kazan, Russia, 171 p. (In Russian).
- Kiselev, I.A., 1969. Plankton morey i kontinental'nykh vodoemov. T. 1. Vvodnye i obshchie voprosy planktologii [Plankton of the seas and continental reservoirs. Vol. 1. Introductory and general questions of planktology]. Nauka, Leningrad, USSR, 658 p. (In Russian).
- Korneva, L.G., 1983. Planktonnye al'gocenozy pribrezh'ya Rybinskogo vodohranilishcha [Planktonic algalocenoses of the Rybinsk reservoir coastal area]. In: Monakov, A.V. (ed.), *Presnovodnye gidrobionty i ikh biologiya* [Freshwater hydrobionts and their biology] (*Trudy instituta biologii vnutrennih vod Akademii nauk SSSR. Vyp. 48/51* [Proceedings of the Institute of Biology of Inland Waters of the USSR Academy of Sciences Issue 48/51]), 38–51. (In Russian).
- Krylov, A.V., 2005. Zooplankton ravninnyh malyh rek [Zooplankton of lowland small rivers]. Nauka, Moscow, Russia, 263 p. (In Russian).
- Krylov, A.V., 2006. Gidrobiologiya malyh rek. Vvedenie: Nauchno-populyarnoe izdanie [Hydrobiology of small rivers. Introduction: Popular Science Publication]. Rybinskij Dom pečati, Rybinsk, Russia, 110 p. (In Russian).
- Krylov, A.V., Ajrapetyan, A.O., Bolotov, S.E., Akopyan, S.A., Kosolapov, D.B. et al., 2016. Izmeneniya ekosistemy ozera Sevan i osobennosti struktury osnovnyh elementov ego bioty v period povysheniya urovnya vody [Changes in the ecosystem of Lake Sevan and features of the structure of the main elements of its biota during the period of water level rise.]. In: Krylov, A.V. (ed.), *Ozero Sevan. Ekologicheskoe sostoyanie v period izmeneniya urovnya vody* [Lake Sevan. Ecological state during the period of water level change]. Filigran', Yaroslavl, Russia, 253–272. (In Russian).
- Kujbyshevskoe vodohranilishche [Kuibyshev Reservoir], 1983. Monakov, A.V. (ed.). Nauka, Moscow, Russia, 214 p. (In Russian).
- Lavrent'eva, G.M., 1977. Fitoplankton vodohranilishch Volzhskogo kaskada [Phytoplankton of reservoirs of the Volga Cascade]. *Izvestia GosNIORKh* [News of the State Scientific Institute of Lake and River Fisheries] 114, 166 p. (In Russian).
- Lazareva, V.I., Sabitova, R.Z., Sokolova, E.A., 2018. Osobennosti struktury raspredeleniya pozdneletnego (avgust) zooplanktona v vodohranilishchah Volgi [Features of the distribution structure of the late summer (August) zooplankton in the reservoirs of the Volga]. *Trudy Instituta biologii vnutrennih vod Rossijskoj akademii nauk* [Proceedings of the Institute of Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences] 82/85, 28–51. (In Russian). <https://www.doi.org/10.24411/0320-3557-2018-1-0011>

- Lucena-Moya, P., Duggan, I.C., 2011. Macrophyte architecture affects the abundance and diversity of littoral microfauna. *Aquatic Ecology* **45**, 279–287.
- Metodicheskie rekomendacii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyah na presnovodnykh vodoemah. Zooplankton i ego produkcija [Methodological recommendations for the collection and processing of materials for hydrobiological studies in freshwater reservoirs. Zooplankton and its products], 1982. Vinberg, G.G., Lavrent'eva, G.M. (eds.). GosNIORKh, Leningrad, USSR, 33 p. (In Russian).
- Morduhaj-Boltovskoj, F.D., 1974. Fauna bespozvonocnykh pribrezhnoj zony Rybinskogo vodohranilishcha [Invertebrate fauna of the coastal zone of the Rybinsk reservoir]. In: Kudinov, K.A. (ed.), *Prirodnye resursy Mologo-Sheksninskoj niziny. Rybinskoe vodohranilishche [Natural resources of the Mologo-Sheksninskaya lowland. Rybinsk reservoir]*. Severo-Zapadnoe knizhnoe izdatel'stvo, Vologda, USSR, 158–195. (In Russian).
- Morduhaj-Boltovskoj, F.D., 1976. Issledovaniya melkovodnoj pribrezhnoj zony vodohranilishch Verhnej Volgi [Studies of the shallow coastal zone of the Upper Volga reservoirs]. In: Morduhaj-Boltovskoj, F.D. (ed.), *Gidrobiologicheskij rezhim pribrezhnykh melkovodij verhnevolzhskikh vodohranilishch [Hydrobiological regime of coastal shallow waters of the Upper Volga reservoirs]*. Yaroslavl, USSR, 3–12. (In Russian).
- Murdoch, W.W., 1969. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecological Monographs* **39**, 335–354.
- Murdoch, W.W., Avery, S., Smyth, M.E.B., 1975. Switching in predatory fish. *Ecology* **56**, 1094–1105.
- Popov, A.I., Muhortova, O.V., 2016. Pelagicheskij i litoral'nyj zooplankton Saratovskogo vodohranilishcha: vidovoj sostav, biologicheskie invazii, osobennosti formirovaniya fauny [Pelagic and littoral zooplankton of the Saratov reservoir: species composition, biological invasions, peculiarities of fauna formation]. Kassandra, Tolyatti, Russia, 158 p. (In Russian).
- Romanova, E.P., 2010. Mnogoletnyaya dinamika vidovogo obiliya zooplanktona Kujbyshevskogo vodohranilishcha [Long-term dynamics of zooplankton species abundance in the Kuibyshev reservoir]. *Tezisy dokladov konferencii Instituta ekologii Volzhskogo bassejna RAN "Teoreticheskie problemy ekologii i evolyucii. Teoriya arealov: vidy, soobshchestva, ekosistemy (V Lyubishchevskie chteniya)" [Abstracts of the conference of the Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences "Theoretical problems of ecology and Evolution. The theory of ranges: species, communities, ecosystems (V Lyubishchevskie readings)"]*. Tol'yatti, Russia, 159–164.
- Sadchikov, A.P., 2007. Planktologiya. Chast' 1: Troficheskie i metabolicheskie vzaimootnosheniya [Planktology. Part 1: Trophic and metabolic relationships]. MAKS-Press, Moscow, Russia, 240 p. (In Russian).
- Semenchenko, V.P., Razluckij, V.I., Buseva, Zh.F., Palash, A.L., 2013. Zooplankton litoral'noj zony ozer raznogo tipa [Zooplankton of the littoral zone of different types of lakes]. Belaruskaya navuka, Minsk, Belarus, 172 p. (In Russian).
- Severov, Yu.A., Kuznecov, V.A., Shakirova, F.M., Kuznecov, V.V., 2018. Ocenka chislennosti rannej molodi ryb na pribrezhnykh nerestilishchah Meshinskogo zaliva Kujbyshevskogo vodohranilishcha [Estimation of the number of early juvenile fish in the coastal spawning grounds of Meshinsky Bay of the Kuibyshev reservoir]. *Vodnye bioresursy i ih racional'noe ispol'zovanie [Water bioresources and their rational use]* **2**, 33–40. (In Russian). <http://www.doi.org/10.24143/2073-5529-2018-2-33-40>
- Solov'eva, V.V., 2008. Struktura i dinamika rastitel'nogo pokrova ekotonov prirodno-tekhnicheskikh vodoemov Srednego Povolzh'ya [Structure and dynamics of vegetation cover of ecotones of natural and technical reservoirs of the Middle Volga region]. Biological sciences Doctor of Science thesis abstract. Tolyatti, Russia, 44 p. (In Russian).
- Stenson, J.A.E., Bohlin, T., Henrikson, L., Nilsson, B.I., Nyman, H.G., Oscarson, H.G., Larson, P., 1978. Effects of fish removal from a small lake. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* **20**, 794–801.
- Stolbunova, V.N., 1976. Zooplankton pribrezhnoj zony Rybinskogo i Ivan'kovskogo vodohranilishch v 1971–1974 gg. [Zooplankton of the coastal zone of the Rybinsk and Ivankovsky reservoirs in 1971–1974.]. In: Morduhaj-Boltovskoj, F.D. (ed.), *Gidrobiologicheskij rezhim pribrezhnykh melkovodij*

- Verhnevolzhskih vodohranilishch [Hydrobiological regime of coastal shallow waters of the Upper Volga reservoirs].* Institute for Biology of Inland Waters, USSR Academy of Sciences, Yaroslavl, USSR, 170–212. (In Russian).
- Stolbunova, V.N., Stoobunov, I.A., 2010. Zooplankton kak kormovoj resurs molodi ryb v pribrezhnom melkovod'e Rybinskogo vodohranilishcha [Zooplankton as a food resource of juvenile fish in the coastal shallow waters of the Rybinsk reservoir]. *Vestnik Dnepropetrovskogo universiteta. Biologiya. Ekologiya [Bulletin of the Dnepropetrovsk University. Biology. Ecology]* 18 (2), 106–111. (In Russian).
- Shitikov, V.K., Rozenberg, G.S., Zinchenko, T.D., 2003. Kolichestvennaya gidroekologiya: metody sistemnoj identifikaci [Quantitative hydroecology: methods of system identification]. Institut ekologii Volzhskogo bassejna RAN [Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences], Tolyatti, Russia, 463 p. (In Russian).
- Zarubina, E.Yu., Ermolaeva, N.I., 2014. Sezonnaya dinamika makrofitov i zooplanktona litoral'noj zony Novosibirskogo vodohranilishcha v 2013 g. [Seasonal dynamics of macrophytes and zooplankton in the littoral zone of the Novosibirsk reservoir in 2013]. *Mezhdunarodnyj zhurnal prikladnykh i fundamental'nykh issledovaniy [International Journal of Applied and Fundamental Research]* 11, 216–220. (In Russian).
- Zimbalevskaya, L.N., 1981. Fitofil'nye bespozvonochnye ravninnyh rek i vodohranilishch [Phytophilic invertebrates of lowland rivers and reservoirs]. Naukova dumka, Kiev, USSR, 216 p. (In Russian).



Article

Unusual vertical distribution of zooplankton and fish in the pelagic zone of Lake Sevan during summer stratification

Mikhail I. Malin*^{ID}, Svetlana M. Zhdanova^{ID}, Dmitriy B. Kosolapov^{ID}, Inga P. Malina^{ID}, Natalya G. Kosolapova^{ID}, Rimma Z. Sabitova^{ID}, Alexandr V. Krylov^{ID}

I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok 109, Nekouz District, Yaroslavl Region, 152742 Russia

*mishuk@ibiw.ru

Received: 12.03.2021
Revised: 19.04.2021
Accepted: 19.05.2021
Published online: 13.08.2021

DOI: 10.23859/estr-210312
UDC 574.583:591(282.247.441.821)

Translated by D.M. Martynova

Abstract. Previous studies in Lake Sevan during summer stratification have shown that the highest zooplankton abundance and biomass was found at the lower boundary of the epilimnion. At the same time, whitefish (*Coregonus lavaretus*), being main planktivorous species in the lake, preferred the hypolimnion, but was leaving this layer if dissolved oxygen concentrations decreased to 1–5 mg/L. The study was conducted in Bolshoy Sevan (the southern part of Lake Sevan) on July 29–30, 2019. The vertical profiles of water temperature and dissolved oxygen concentration, as well as distribution of major taxonomic groups of aquatic organisms were assessed four times a day: in the dark (night time), in the light (day time), and in twilight (morning and evening). Fish population density was assessed using a “Simrad EK80” echosounder. Vertical distribution of zooplankton and fish observed within the study period did not correspond to that described earlier. Maximal zooplankton biomass during the study was recorded in the hypolimnion, and minimal biomass, in the epilimnion. Most of fish (89–100%) located in the metalimnion. At night, about 10% of the fish population descended to the hypolimnion, despite the low dissolved oxygen concentrations found there (3.0–3.1 mg/L). At dawn, about 7% of the fish ascended to the epilimnion, reaching a 7-m depth, where the water temperature was 20.8 °C. The water temperature range preferred by most fish individuals varied during the observation period and did not correspond to previously reported ranges.

Keywords: bacterioplankton, heterotrophic nanoflagellates, whitefish, *Coregonus lavaretus*, epilimnion, metalimnion, hypolimnion, migration.

Introduction

The study of the vertical distribution of biota in a stratified water body provides the researcher with unique material, since the distribution pattern obtained is a result of interactions of aquatic organisms in pronounced heterogeneous environment. Meantime, the spatial maxima of abundance of particular groups of organisms are the indicators of the optimal combination of biotic and abiotic factors. In some cases, unusual pattern forms, which differs much from well-known regularities; this makes it possible to re-evaluate the role of a factor or a complex of factors that have preconditioned such a phenomenon.

Historically, in a stratified Lake Sevan, the highest quantitative indicators of zooplankton were recorded in the epilimnion, in particular, along its lower margin (Krylov et al., 2010, 2016; Nikogosyan, 1985; Simonyan, 1991). In addition, general regularities of the vertical distribution of fish are known for water bodies of similar type; the pelagic species of the Arctic origin attract here special attention. Facing with stratification, they tend to occupy water layer(s), where the temperature conditions are optimal for their state; the latter are most often observed below the thermocline (Poddubny and Malinin, 1988). Main planktivorous species inhabiting Lake Sevan, *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758), prefers quite low water temperatures in summer: 4–9 °C in the northern-western part of Lake Sevan (Maly (Small) Sevan) and 5–7 °C in its southern part (Bolshoy (Big) Sevan) (Malinin et al., 1984).

At the same time, attention must be paid to the cases of disbalance of the known regularities of the vertical distribution of aquatic organisms. This is especially true in recent years, characterized by high air temperatures, contributing to changing the temperature and oxygen regimes of deep-water lakes (Helland et al., 2007; Razlutskiy et al., 2018). The last affects the state of fish species of the Arctic complex, their distribution pattern, and the density of schools (Krivopuskova et al., 2014; Krivopuskova and Sokolov, 2018). In the 1980s, the distribution of whitefish in Lake Sevan depended on the distribution of dissolved oxygen: as the last decreased down to 1–5 mg/L in the hypolimnion, whitefish left this zone (Poddubny and Malinin, 1988). A change in the population density of plankton-feeding fish causes a transformation of the species composition and quantitative indicators of planktonic invertebrates. This is evidenced by a number of alpine lakes studied, where various species of trout were acclimatized for recreational purposes; as a result, large species of invertebrates, in particular, representatives of the genus *Daphnia*, disappeared due to their consuming by fish (Fitzmaurice, 1979; Galbraith, 1967; Gliwicz et al., 2000). During the study of Lake Sevan in 2014–2017, it was found that as the number of whitefish increased, the abundance and biomass of planktonic

crustaceans decreased, mostly due to decreasing share of the large species *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *magna* Straus, 1820 (Krylov et al., 2019a, b). Alongside with a significant increase in fish population density in 2018, *D. magna* disappeared from the zooplankton community, but the total abundance and biomass of planktonic invertebrates increased, mostly due to other Cladocera, *D. (Daphnia) hyalina* Leydig., 1860 (Krylov et al., 2021). The distribution of whitefish is the main reason for the uncharacteristic transformation of planktonic invertebrate communities due to the disappearance of *D. magna*, i.e. due to the depletion of the food supply in the water column. Altogether, these resulted in maximum fish density at greater depths than observed in previous years, where temperature and trophic conditions were optimally balanced. At the same time, the food spectrum of whitefish changed, and benthic invertebrates, in particular, amphipods (representatives of the family Gammaridae), had a significant proportion, while earlier it was *D. magna*. However, here we do not analyze the vertical distribution of zooplankton, which makes these assumptions less convincing.

In addition, it is important to take into account diurnal changes in the vertical distribution of zooplankton. Most of the results obtained over more than a century of studies of diurnal vertical migrations (DVM) indicate the following pattern: the descent of zooplankton into the deep layers at dawn and rise to the surface in the evening (Kiselev, 1980; Rudyakov, 1986). DVM of zooplankton are highly variable and complex behavioral phenomenon that obviously cannot be explained by a single factor. Most often, DVM are considered as a result of the complex influence of a number of both abiotic (vertical temperature gradients, ultraviolet radiation, chemical composition of water) and biotic (predation, competition, vertical distribution of food) factors (Brooks and Dodson, 1965; De Meester et al., 1999; Gerritsen, 1982; Han and Straskraba, 1998; Lampert, 1989; Lampert et al., 2003; Larsson and Dodson, 1993; Loose and Dawidowicz, 1994; Ohman et al., 1983; Rhode et al., 2001; Ringelberg, 2010; Shapiro and Wright, 1984; Sih et al., 2000; Spaak and Hoekstra, 1997; Tartarotti et al., 1999; Williamson et al., 2011). It is also necessary to consider separately the features of the vertical distribution of plankton, which are the result of DVM (i.e., active movement up or down), and the distribution patterns formed under other factors (passive transfer with water masses (including horizontal transport), consumption by plankton-feeding species, etc.).

The study aims to analyze the relationship between the diurnal dynamics of the vertical distribution of zooplankton and the planktivorous fish *Coregonus lavaretus* in the pelagic zone of Lake Sevan during water stratification in summer.

Materials and methods

Lake Sevan (N 40°18.6' E 45°20.9') is located in the center of the eastern part of the Republic of Armenia at an altitude of 1,900 m above sea level. The lake consists of two parts: Maly (Small) Sevan (area ~322 km², max. depth 82 m) and Bolshoy (Big) Sevan (area ~928 km², max. depth 36 m), which are connected by a 5.5-km wide strait (Asatryan et al., 2016).

The sampling was carried out in Bolshoy Sevan on July 29–30, 2019, onboard the R/V “Gidrolog” (site N 40°24.1' E 45°27.3'), where preliminary hydroacoustic survey revealed pelagic schools of fish identified as whitefish. The material was collected at different periods of the day, differing in light conditions: in the evening twilight (at sunset), in the dark (at night), in the morning at twilight (at dawn), and in the daytime (maximum illumination). The sampling site depth was 24–26 m, this difference was due to the bottom relief (slope).

The water temperature and the content of dissolved oxygen were determined every 1-m lag with a multiparameter probe “YSI ProPlus” before taking biological samples in order to determine the boundaries of epilimnion (EL), metalimnion (ML), and hypolimnion (HL) in the water column. Bacterioplankton (BP), heterotrophic nanoflagellates (HNF), and zooplankton (ZP) were collected every 1 m with a Molchanov’s 4-L water sampler; the samples from EL, ML, and HL were pooled as integral samples for each layer.

In order to quantify BP and HNF, integral water samples from EL, ML, and HL were fixed immediately after sampling with formalin to a final concentration of 1%; the formalin solution was pre-filtered through a membrane filter (0.2- μ m pore diameter). The samples were stored in the dark at 4 °C and processed in the laboratory for a month. The abundance and size of BP and HNF were determined by epifluorescence microscopy using DAPI and primulin fluorochromes, respectively (Caron, 1983; Porter and Feig, 1980).

The water samples were filtered through a plankton net (64- μ m mesh size) to collect zooplankton, and residuals were fixed with 4% formalin. Sample processing was carried out according to the standard technique (Rivier, 1975), the biomass was determined taking into account the size of the organisms (Balushkina and Vinberg, 1979). The number of zooplankton species per sample, abundance, biomass, proportion of taxonomic groups, average individual mass of certain organisms (AIM) dominant species and their similarity were assessed; similarity was determined by the Shorygin index (Vainshtein, 1976).

The vertical distribution of fish was estimated by the hydroacoustic method (Simmonds and MacLennan, 2005) with a “Simrad EK80” echo sounder with a dual-frequency antenna ES38-18/200-18C (split beam at 38 kHz, single beam at 200 kHz, 18° beam-width at both frequencies), the antenna was set at

1-m depth from the water surface. The survey was performed during the approach of the vessel to the sampling site. The distribution of fish was analyzed using the “Echoview 10” software by echo counting in the depth range from 2.5 m down to the bottom.

Results

The water temperature in the EL was 6.1–10.0 °C higher than in the ML and by 13.1–14.1 °C higher than in the HL (Fig. 1). During the day, it changed by 0.3–0.7 °C in EL, by 0.2–3.5 °C in ML, the maximum values were recorded at sunset and at night. In the HL, the water temperature fluctuated by 0.1–0.8 °C with the highest value registered at dawn. The minimum concentration of dissolved oxygen was found in HL, it was higher by 1.1–2.8 mg/L in ML, and by another 1.5–3.5 mg/L in EL (Fig. 1). During the day, its concentration varied by 0.1–0.2 mg/L in EL, by 0.9–1.9 mg/L in ML, and by 0.3–0.4 mg/L in HL; the maximum values were recorded at sunset and at night.

The position of the conditional boundary between EL and ML during the day changed by 2–3 m vertically, while the boundary between ML and HL was more stable and remained at a depth of 22–23 m (Fig. 1). In EL and ML, a decrease in water temperature was observed, most noticeable in ML, where the oxygen concentration also decreased. The dynamics of these characteristics has no daily cyclicality; it cannot be explained by the cooling of the water surface at night. This observation evidences indirectly on the presence of horizontal transfer of water masses (currents), which is most intense in the ML.

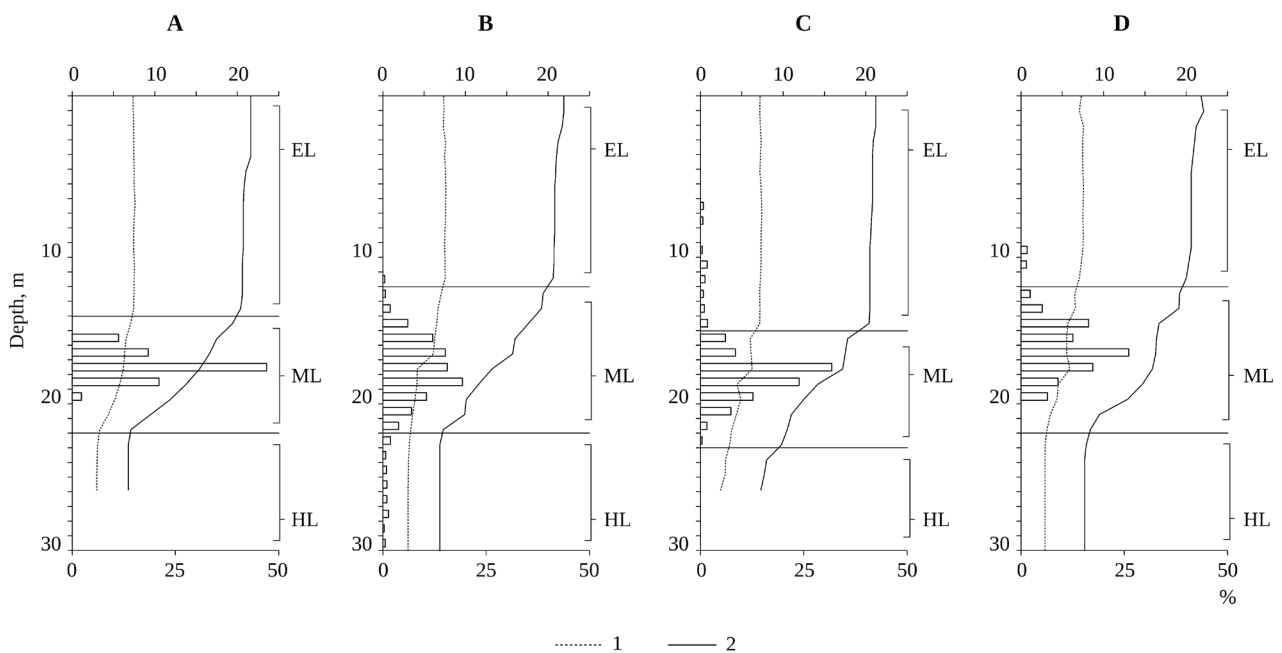
In EL, the minimum number of BP was found at dawn, in ML, at night and at dawn, in HL, during the day and at night; its increase in the entire water column was observed at sunset (Table 1). The cell volume and bacterial biomass in all water layers reached a minimum at night, while the maximum in EL and ML was noted during the day, and in HL, at dusk and dawn.

The maximum quantitative indicators of HNF in EL and ML were recorded at sunset and at night, in HL, at night and during the day (Table 1). Small flagellates (size $\geq 5 \mu$ m) made most of the population at that time. The minimum abundance and biomass of HNF in EL was found at dawn, in ML, during daytime; in HL, the greatest decrease in abundance was observed in the daytime, in biomass, at dawn. A decrease in the volume of flagellate cells in EL was recorded during the day, in ML, during the day and at night, in HL, at dawn. As a rule, at this time, the maximum share of small-sized forms (< 5 μ m) in the total abundance and biomass of HNF was observed.

Zooplankton was presented by seven species of Rotifera (*Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1832; *E. lyra* Hudson, 1886; *Filinia terminalis* (Plate, 1886); *Hexarthra mira* (Hudson, 1871); *Keratella quadrata* (Müller, 1786); *Polyarthra longiremis* Carlin, 1943;

Table 1. Abundance (*N*), volume (*V*), and biomass (*B*) of bacterioplankton and heterotrophic nanoflagellates.

Light conditions	Bacterioplankton			Heterotrophic nanoflagellates							
	<i>N</i> , 10 ³ cells/ mL	<i>V</i> , μm ³	<i>B</i> , mg/m ³	<i>N</i> , 10 ³ cells/ mL	<i>V</i> , μm ³	<i>B</i> , mg/m ³	< 5 μm		≥ 5 μm		
							<i>N</i> , %	<i>B</i> , %	<i>N</i> , %	<i>B</i> , %	
Epilimnion											
Dusk	5341	0.15	775	961	95.1	91.4	33.3	16.9	66.7	83.1	
Night	5027	0.12	624	1068	61.9	66.1	30.0	17.4	70.0	82.6	
Dawn	4595	0.17	786	420	63.0	26.5	50.0	16.8	50.0	83.2	
Daytime	5027	0.28	1389	961	51.5	49.5	66.7	39.0	33.3	61.1	
Metalimnion											
Dusk	5341	0.14	751	1410	104.2	146.8	27.3	13.3	72.7	86.7	
Night	4280	0.14	605	1495	51.4	76.9	78.6	48.8	21.4	51.2	
Dawn	4241	0.18	774	1175	62.3	73.2	63.6	25.7	36.4	74.3	
Daytime	5184	0.20	1022	961	57.6	55.4	55.6	41.6	44.4	58.4	
Hypolimnion											
Dusk	8090	0.22	1778	534	58.9	31.4	60.0	60.1	40.0	39.9	
Night	5851	0.12	731	748	66.0	49.3	57.1	34.4	42.9	65.6	
Dawn	6676	0.24	1624	540	43.9	23.7	67.8	51.9	17.0	32.9	
Daytime	5144	0.19	963	427	122.5	52.3	0.0	0.0	100.0	100.0	

**Fig. 1.** Vertical distribution of fish at dusk (A), in the night (B), at dawn (C), during the daytime (D) in epilimnion (EL), metalimnion (ML), and hypolimnion (HL). Upper X-axis: 1 – dissolved oxygen concentration, mg/L; 2 – water temperature, °C; lower X-axis: relative fish population density, %.

Synchaeta pectinata Ehrenberg, 1832), four species of Copepoda (*Cyclops abyssorum* Sars, 1863; *Diacyclops bicuspidatus* (Claus, 1857); *Acanthodiaptomus denticornis* Wierzejski, 1887; *Arctodiaptomus* (*Rhabdodiaptomus*) *bacillifer* (Koelbel, 1885)), and three species of Cladocera (*Daphnia hyalina*; *Diaphanosoma lacustris* Kofínek, 1981; *Leydigia leydigii* (Schödler, 1863)). The number of species per sample varied insignificantly during the day, with the greatest change in ML and HL ($Cv = 22.8$ and 22.0 , respectively), the lowest, in EL ($Cv = 9.1$) (Table 2). During the day and at sunset, the maximum number of species was found in EL, at night, in EL and ML, at dawn, in ML and HL. In EL, rotifers were always presented by the greatest number of species; in ML, they prevailed at sunset and at night, during the day the proportion of species of all taxonomic groups was the same, and rotifers and copepods prevailed at sunrise. In HL, during the day and at sunrise, Rotifera also dominated by the species number, at sunset, these were Rotifera and Copepoda, at night, the proportion of species of all groups was equal.

The highest abundance of ZP at sunset and at night was observed in HL; during the day, the differences were insignificant, however, the lowest abundance was recorded in the ML, at dawn, in the HL (Table 2). The minimum range of abundance fluctuation during the day was observed in EL (on average, 1.2 times; $Cv = 16.4$), the maximum, in HL (on average, 1.8 times; $Cv = 31.5$), all noticeable changes occurred at sunset and at night, when population density increased in ML and HL, but decreased in EL. Copepoda brought the most of ZP in EL, replaced by Cladocera only at sunrise. The latter prevailed in ML at sunset and at night, in HL, during the entire observation period (Table 2). *Keratella quadrata* (except for the daytime in HL) and *Daphnia hyalina* (except for EL during the daytime, at sunset, and at dawn) were the dominant species in all layers of the water column during the day; in HL, their share in the total abundance was the largest (Table 3). *Diaphanosoma lacustris* dominated during the day in EL, at night and at dawn in ML, at dusk and dawn in HL; its largest share in the total number of ZP was observed in EL. Calanoida nauplii were dominants in EL, as well as in ML during the day and at dawn. The smallest similarity between the dominant species in EL and ML was recorded at sunset (21.7%), during the rest of the day, it varied within 32.9–44.6%. The minimum similarity of dominants was also noted during the day between the ML and HL (29.2%), the maximum, at sunset (56.0%), at the rest of the time, it was 43.3% and 48.4%. During the day, the dominant species common to the EL and HL layers were absent; however, the similarity increased up to 33.6% at sunset; during the rest of the day, it was 16.2% (at night) and 23.7% (at sunrise).

The highest ZP biomass during the day was recorded in HL, the lowest, in EL (Table 2). Fluctuations of biomass in EL were insignificant (on average, 1.1 times; $Cv = 9.8$), in ML they were more pronounced (on average, 1.6 times; $Cv = 33.6$), reaching maximum in HL (on average, 2 times; $Cv = 42.7$). In ML and HL, an increase in biomass was observed at sunset and at night due to crustaceans, and the minimum values were noted during the day. Cladocera prevailed, their biomass decreased during the day in the entire water column, the maximum values were recorded in EL at sunset and dawn, in ML and HL, at night (Table 2). The highest biomass of Copepoda in EL was recorded during the day, in ML, at dawn, in HL, at night; the lowest values were observed in EL at dawn, in ML and HL, during the day. In all layers and at any time of the day, *Daphnia hyalina* dominated, its largest share was always characteristic for ML and HL, the lowest share, in EL, especially during the day (Table 3). *Diaphanosoma lacustris* dominated only in EL (except for sunset), with the largest proportion observed during the day. Copepoda dominants were presented by *Arctodiaptomus bacillifer* (day and night in EL), as well as by *Cyclops abyssorum* (during the day in EL and ML, at dawn, in ML). Since *Daphnia hyalina* was one of the dominant species in terms of biomass in almost all samples, the indices of the similarity of dominants between different water layers were high (63.0–86.6%). However, in the daytime, due to a significant decrease in the proportion of *D. hyalina* in EL, the index of similarity with ML was 24.7%, with HL, 13.9%.

The maximum AIM of ZP organisms during the day was observed in HL, where the lowest values were noted during the daytime, the highest, at dawn (Fig. 2A). In ML, the minimum values were recorded during the day and at dawn, the maximum, at sunset. In EL, the variation of this indicator was low ($Cv = 14.1$), comparing to ML ($Cv = 27.4$) and HL ($Cv = 23.7$), the smallest value was noted at sunrise. Significant fluctuations in the AIM of the main dominant species, *D. hyalina*, were found in EL ($Cv = 50.3$), where it decreased during the day and at night, and increased at dusk and dawn (Fig. 2B). In HL, in the period from daytime to dawn, AIM of *Daphnia* increased ($Cv = 36.4$), reaching at dawn higher values than in other layers. In the ML, the AIM of *Daphnia* varied insignificantly ($Cv = 18.1$) with a maximum at sunset and at night, and a minimum in the daytime and at dawn. AIM of *Diaphanosoma lacustris* in EL was also characterized by a high degree of variation ($Cv = 92.2$); during the daytime, the highest value was noted, then it sharply decreased to lower values than in other layers (Fig. 2C). In ML and HL, the individual weight of *D. lacustris* varied to a lesser extent ($Cv = 39.6$ and 23.6 , respectively); in HL it was lower; there were no differences only at night. AIM of *Cyclops abyssorum* also varied to the

Table 2. Number of species, abundance, biomass, and proportion of taxonomic groups of zooplankton in epilimnion (EL), metalimnion (ML), and hypolimnion (GL).

Taxonomic group	Light conditions	Number of species			Abundance, 10 ³ ind./m ³			Biomass, mg/m ³		
		EL	ML	HL	EL	ML	HL	EL	ML	HL
Rotifera, %	Dusk	50.0	42.9	37.5	26.8	27.3	26.5	1.0	0.3	0.3
	Night	44.4	44.4	33.3	17.0	24.1	20.3	0.7	0.4	0.2
	Dawn	55.6	40.0	40.0	25.7	28.8	17.0	1.3	0.6	0.3
	Daytime	50.0	33.3	50.0	31.2	15.2	8.3	1.1	0.3	0.1
Copepoda, %	Dusk	30.0	28.6	37.5	50.9	30.4	19.4	17.0	12.1	8.1
	Night	33.3	33.3	33.3	43.1	33.9	30.6	25.9	7.4	13.9
	Dawn	22.2	40.0	30.0	32.9	40.8	30.4	12.9	21.5	11.7
	Daytime	25.0	33.3	33.3	44.6	49.2	23.9	40.0	15.0	14.4
Cladocera, %	Dusk	20.0	28.6	25.0	22.3	42.3	54.1	82.0	87.6	91.6
	Night	22.2	22.2	33.3	39.9	42.0	49.1	73.3	92.3	85.9
	Dawn	22.2	20.0	30.0	41.4	30.4	52.6	85.8	77.9	88.0
	Daytime	25.0	33.3	33.3	24.2	35.6	67.8	58.8	84.6	85.5
Total	Dusk	10	7	8	23.9	19.4	30.3	586.1	1244.3	2057.5
	Night	9	9	6	18.2	30.8	41.6	465.2	1684.7	3160.6
	Dawn	9	10	10	27.5	27.8	20.7	516.3	1034.2	1723.8
	Daytime	8	6	7	24.0	19.9	24.2	500.4	744.9	1109.5

greatest extent in EL ($Cv = 79.8$), comparing to ML ($Cv = 32.9$) and HL ($Cv = 47.9$); its maximum values during the day exceeded those in ML and HL (Fig. 2D). At sunset and at night, the individual mass of *C. abyssorum* decreased in EL, at sunrise, it slightly increased, but was lower than that in ML and HL, where the highest values were found at sunrise. AIM of *Arctodiaptomus bacillifer* in EL also had a greater degree of variation ($Cv = 57.1$) than in ML ($Cv = 18.6$) and in HL ($Cv = 34.1$) with a maximum during the day and a minimum at sunset (Fig. 2E). In the ML, the highest AIM of *A. bacillifer* was recorded at sunset; it decreased at night, and increased again at sunrise. In HL, the maximum was observed at night; during the rest of the time, the differences were insignificant, with a minimum observed at sunset. AIM of Copepo-

da juveniles was characterized by minimal variation in EL ($Cv = 20.6$), it was slightly higher in ML and HL ($Cv = 36.8$ and 36.5 , respectively). The individual mass of nauplii and copepodites decreased at sunset in EL and HL, at sunrise and at night in ML, but increased at sunset in ML, at night in EL and HL and at sunrise in HL (Fig. 2F).

The average density of the spatial distribution of fish, calculated over the entire water column, varied during the day. The maximum value was recorded at night, the minimum, during the day, when the density decreased by 18 times, probably because of horizontal migrations to adjacent parts of the reservoir (Table 4). The fish preferred ML, where 89–100% of the population kept at different times of the day. At sunset, the maximum fish distribution density was found

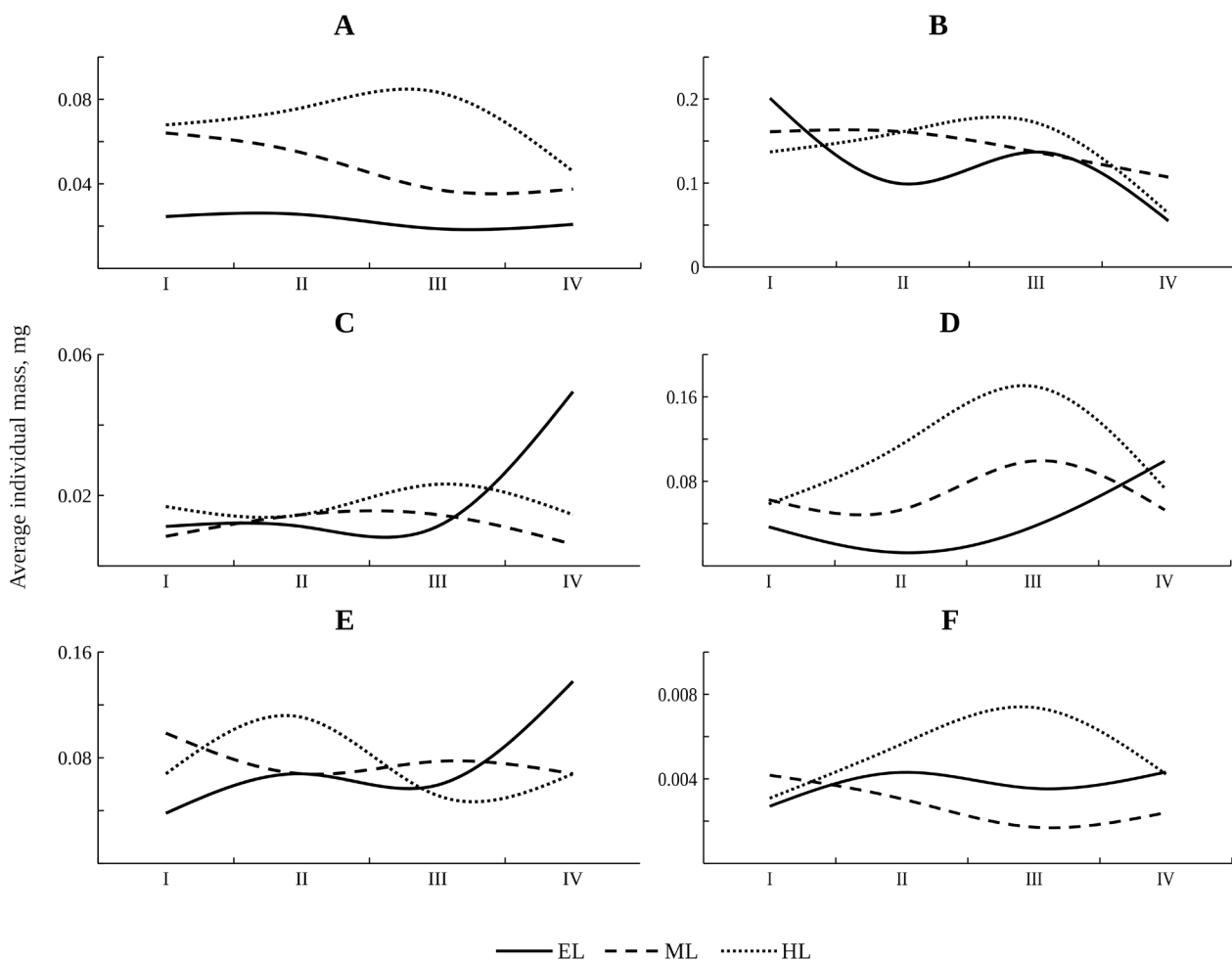


Fig. 2. Average individual mass of key zooplankton organisms: **A** – all the species; **B** – *Daphnia hyalina*, **C** – *Diaphanosoma lacustris*, **D** – *Cyclops abyssorum*, **E** – *Arctodiaptomus bacillifer*, **F** – juvenile Copepoda at dusk (I), in the night (II), at dawn (III), during the daytime (IV) in epilimnion (EL), metalimnion (ML), and hypolimnion (HL).

at an 18-m depth, where the water temperature was 15.4 °C; fish was absent in EL and HL (Fig. 1A). At night, the distribution of fish within the ML became more uniform, when the maximum density of their distribution was observed at a 19-m depth, where the water temperature was 11.6 °C. Less than 1% of the fish was recorded in the lower margin of EL, directly at the border with the ML; 10% of the fish descended to HL, where it was evenly distributed from the boundary with the ML to the bottom, despite the low oxygen content of 3.0–3.1 mg/L at a temperature of 6.9 °C (Fig. 1B). At dawn, fish were absent in the HL and were distributed over the entire ML layer, forming a maximum density at an 18-m depth at a temperature of 17.2 °C. In the lower and middle layers of EL, where the temperature reached 20.8 °C, 7% of the fish ascended (Fig. 1C). During the day, about 95% of the fish was concentrated in the ML, the maximum was observed at a 17-m depth at a temperature of 16.3 °C. Less than 1% of fish were recorded in HL and less than 5%, in EL (Fig. 1D).

Discussion

Studies performed in July 2019 evidenced on uncharacteristic vertical distribution of zooplankton for Lake Sevan during the day. First, attention is drawn to the minimum values of biomass in EL with maximum values in HL, as well as relatively low indices of the total ZP abundance. At the same time, there were no abiotic factors responsible such a distribution: the water temperature and the content of dissolved oxygen in HL did not correspond to the optimal conditions for the ZP development.

The influence of fish, which vertical distribution was also characterized by a number of atypical features, may be one of the reasons for the specific distribution of ZP; in many respects, our results did not agree with the previous data on Lake Sevan. Thus, it has been previously reported that whitefish prefer HL (Poddubny and Malinin, 1988) and leave it only if the oxygen concentration decreases down to 1–5 mg/L (Malinin et al., 1984). According to our observations, regardless of the time of day, most of whitefish keep in ML, while

Table 3. Composition and proportion of zooplankton species dominating by abundance and biomass in epilimnion (EL), metalimnion (ML), and hypolimnion (GL).

Taxon	Dusk			Night			Dawn			Daytime		
	EL	ML	HL	EL	ML	HL	EL	ML	HL	EL	ML	HL
Share by abundance, %												
<i>Keratella quadrata</i>	23.2	21.7	23.7	15.0	20.4	18.2	22.2	24.8	12.9	24.2	14.0	–
<i>Daphnia hyalina</i>	–	34.3	44.0	16.2	30.2	39.5	–	20.0	40.9	–	29.2	58.7
<i>Diaphanosoma lacustris</i>	13.0	–	10.2	23.7	11.8	–	32.3	10.4	10.8	18.9	–	–
Nauplii of Calanoida	19.5	–	–	16.2	–	–	17.2	12.0	–	18.9	22.9	–
Nauplii of Cyclopoida	14.9	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Share by biomass, %												
<i>Daphnia hyalina</i>	76.1	86.6	89.0	63.0	89.1	84.1	66.7	73.8	84.6	13.9	83.6	82.6
<i>Diaphanosoma lacustris</i>	–	–	–	10.4	–	–	19.3	–	–	44.9	–	–
<i>Cyclops abyssorum</i>	–	–	–	–	–	–	–	13.4	–	14.4	10.8	–
<i>Arctodiaptomus bacillifer</i>	–	–	–	13.3	–	–	–	–	–	17.5	–	–

Table 4. Absolute spatial population density (*D*) and relative abundance (*N*) of fish in epilimnion (EL), metalimnion (ML), and hypolimnion (GL) and in the entire water column at different light conditions.

Water layer	Dusk		Night		Dawn		Daytime	
	<i>D</i> , ind./10 ⁶ m ³	<i>N</i> , %	<i>D</i> , ind./10 ⁶ m ³	<i>N</i> , %	<i>D</i> , ind./10 ⁶ m ³	<i>N</i> , %	<i>D</i> , ind./10 ⁶ m ³	<i>N</i> , %
EL	0	0	90.9	0.8	552.6	7.0	30.8	4.3
ML	1481.5	100	10091.4	89.2	7351.9	93.0	678.8	94.9
HL	0	0	1134.3	10.0	0	0	5.5	0.8
Entire water column	740.7	–	5130.7	–	3765.8	–	279.8	–

at night up to 10% of them descend to HL, despite the low oxygen content in this layer (3.0–3.1 mg/L).

It has been also indicated that whitefish in Lake Sevan perform DVM, rising at night towards surface, when presumably following the food objects (Poddubny and Malinin, 1988). On the contrary, our observations evidence that at nighttime about 10% of the fish descends from ML to HL, and some fish ascent from ML to EL (7%), where they are recorded at dawn (Figs. 1B, 1C).

The preferred water temperatures, which may be tracked by the depth of maximum fish density, also go beyond the ranges indicated earlier, i.e. 4–9 °C in Maly Sevan and 5–7 °C in Bolshoy Sevan (Poddubny and Malinin, 1988). In our study, the water temperature, preferred by most of the fish, changes during the day and does not fall into these ranges, when the whitefish prefers the coldest waters (11.6 °C) at night, and the warmest (17.2 °C) – at dawn, when, in turn, some fish ascend to EL, reaching a 7-m depth and a temperature of 20.8 °C (Fig. 1).

At the same time, the observed pattern of the whitefish distribution may be explained by the concept of choosing the energetically optimal environmental temperature under stratification conditions, proposed by a number of authors. At low temperatures in HL, metabolic processes slow down, which affects not only the duration of food digestion, but also the energy requirements of fish in general (Krogius, 1974; Poddubny and Malinin, 1988). Consequently, in the 1980s, the whitefish chose the cold-water HL, probably due to the lack of food resources, since its abundance in those years was much higher than nowadays (Gabrielyan, 2010).

Currently, only a small proportion of whitefish migrate to the HL, and only at night, most likely, to slow down metabolism and to conserve energy. The low oxygen content in the HL does not limit these migrations, since the oxygen demand also decrease, probably, as a result of the slowing down of metabolic processes. At night, whitefish practically does not feed (Poddubny and Malinin, 1988), which may explain the high abundance of ZP in HL. The ascend of a part of the fish school from ML to EL, observed at dawn, is probably also caused by ceasing of the feeding on ZP in the dark and due to a significant increase in the intensity of feeding in the morning. Presumably, at sunset, upon reaching the level of illumination of the water column, similar to that during dawn, the feeding intensity of whitefish increases as well, accompanied by partial migration to the EL, which has not been recorded in this study. A similar behavior was noted in the European vendace (*Coregonus albula* (Linnaeus, 1758)) in Lake Pleshcheyevo (Yaroslavl Region, Russia), based on the results of earlier original observations (Poddubny and Malinin, 1988).

Analysis of the spatiotemporal changes in fish population density in EL shows that during their maxi-

um density at dawn (Table 4), some ZP parameters were higher than during the absence of fish at sunset (total abundance of ZP, Cladocera abundance, the abundance and biomass of *Diaphanosoma lacustris* and *Arctodiaptomus bacillifer*). At the same time, at the highest fish density, a decrease in the abundance and biomass of Copepoda, biomass of Cladocera, total biomass of ZP, biomass and average individual mass of *Daphnia hyalina* have been noted (Table 2, Fig. 2). In ML, the abundance and biomass of main taxonomic groups of ZP, *D. hyalina*, and *Diaphanosoma lacustris*, as well as their AIM at the maximum fish density was higher than at the minimum (Table 2, Fig. 2). In HL, at the highest fish density, the highest abundance and biomass of ZP and dominant crustaceans were also found, and AIM of *Daphnia hyalina*, *Diaphanosoma lacustris*, and *Cyclops abyssorum* in this period was lower only when comparing to that at dawn (Table 2, Fig. 2). Consequently, only in EL, where most of the time the fish density and quantitative characteristics of ZP were lower than in other layers, a number of changes in the quantitative composition of invertebrates were observed. The latter are justifiably explained by the influence of fish nutrition in a number of publications (Hansson et al., 2007; Luecke et al., 1990; Mehner, 2000). However, in general, no noticeable effect on the ZP of spatio-temporal changes in fish density was revealed in the water column.

It is possible that the fish density increased due to their migration to the layers, where the abundance and biomass of the ZP increased, primarily of the dominant crustaceans, due to their daily migrations. It is known that crustaceans prefer deeper layers during the day and migrate to the upper layers at night, avoiding predators (Field and Prepas, 1997; Ringelberg, 2010; Stich, 1989). However, despite the most pronounced variation in the abundance and biomass of ZP in HL at the maximum at sunset and at night, we can state that during the period of our observations there were no clearly pronounced vertical migrations of the dominant crustacean species; their abundance, biomass, and the average individual mass changed simultaneously in all layers of water, regardless of the time of day or fluctuations in fish density.

Generally, this picture is not entirely consistent with most of the literature data, which indicate the persistence of diurnal migrations even in fishless mountain water bodies (Williamson et al., 2001). The absence of DVM in planktonic animals was recorded during hypoxia in HL, when most animals were found in EL (Doubek et al., 2018). In Lacamas Lake (USA), no DVM of zooplankton were recorded, but some taxa kept in layers with pronounced hypoxia (Nolan et al., 2019). On the other hand, it has been shown that certain species and groups of planktonic animals in different water bodies may have different characteris-

tics of DVM (Gladyshev, 1990), being both migrants and non-migrants. Some species can migrate within a water layer with certain temperature, for example, as *Diaphanosoma mongolianum* does within EL in Lake Pleshcheyevo (Zhdanova, 2018).

In Lake Sevan, relatively large (0.8–1.6 mm) *Daphnia hyalina* preferred HL and ML, and smaller (0.8–1.6 mm) *Diaphanosoma lacustris* was more often concentrated in EL (Fig. 2, Table 3). The confinement of species to certain layers of the water column was noted earlier in other water bodies (Karpowicz et al., 2020). In lakes Glubokoe (Moscow Region, Russia) and Pleshcheyevo (Yaroslavl Region, Russia), *Daphnia cristata* is confined to HL, *D. galeata* and *D. hyalina*, to ML, *Diaphanosoma mongolianum* and *D. brachyurum*, to EL (Stolbunova, 2006; Zhdanova, 2018; Zhdanova and Lazareva, 2009). In the water bodies of the canyon type in Czech Republic, *Daphnia longispina* and its hybrids more often dominated in ML and HL (Seda et al., 2007a). For *D. galeata*, genetically differentiated sub-populations have been identified, which do not leave the HL (Seda et al., 2007b).

Significant differences in the size of *D. hyalina* and *Diaphanosoma lacustris* precondition different filtration rates and food preferences of these species. It is known that the presence of fish stimulates the development of microscopic filter-feeders (Korovchinsky, 2004). Consequently, in Lake Sevan, the presence of whitefish may positively affect the survival and reproduction of small-sized *Diaphanosoma*. These relatively small zooplankters are less susceptible to being grazed by fish, while the relatively large *Daphnia* are more vulnerable.

The changes in ZP may be caused by the horizontal transfer of organisms by the water currents (Armengol et al., 2012). In addition, the low quantitative characteristics of invertebrates in EL may be associated with the fact that the main share of potential fish food was observed here during the recorded morning and supposed evening ascent from the ML, as evidenced by the minimum AIM of ZP at this time. However, the greatest activity of fish in EL could occur during the daytime, as evidenced by the minimum biomass, by the share of one of the preferred food objects, *Daphnia*, in the total biomass and AIM, as well as by the absence of common dominant species in the EL and HL. Nevertheless, the fact of daytime activity of fish in EL has not been recorded by hydro-acoustic equipment; to confirm or refute this, continuous surveys are required.

The fish descended to HL only at night, despite the low oxygen content, which was not critical for invertebrates either. Some authors report that planktonic invertebrates, in particular, representatives of the genera *Daphnia* and *Bosmina*, can inhabit the lower layers of the water column even at low oxygen content and use them as refugia from predators, even

if the food source there is limited (Hanazato, 1992, 1995; Sell, 1998; Vanderploeg et al., 2009). Data on chlorophyll *a*, obtained only in the daytime unfortunately, also testify to the rich food base of the ZP in HL. Thus, in EL, its average amount was 0.6 µg/L, in ML, 0.4 µg/L, and in HL, 1.1 µg/L. A sufficient food supply for ZP in HL is also supported by the quantitative composition of BP and HNF (Table 1). The average daily number and biomass of bacteria in HL were higher than that in EL and ML. It was found that the biomass of BP decreased as the abundance and biomass of HNF increased ($r_s = -0.63$ and -0.62 , $p < 0.05$); the average abundance and biomass of latter were lower in HL than in EL and ML. Probably, this was due to the control of their number by the ZP, which was indicated by the positive correlation between the biomass of invertebrates and the abundance of BP ($r_s = 0.58$, $p < 0.05$).

We assume that the processes of horizontal transfer of ZP by currents and horizontal migrations of whitefish, which may help to explain some peculiarities of the dynamics of the observed characteristics, cannot cause directly such atypical features of the vertical distribution of the considered groups of aquatic organisms. Since these processes occur in a horizontal direction, organisms are not redistributed between EL, ML and HL. Horizontal transfer of water masses and horizontal migrations of fish played a certain role in the earlier stages of the reservoir's history, including the period of describing "typical" patterns of distribution of ZP and fish, but the role of horizontal transfer has not been studied.

Apparently, in this study, we observed the diurnal dynamics of rare patterns of the vertical distribution of whitefish and ZP, which were not described for Lake Sevan earlier. Possible reasons causing these patterns may be divided into two groups: (1) such changes did not occur during the periods of earlier observations, or (2) they did occur, but were not recorded. In the first case, the manifestation of new features of vertical distribution in two groups of aquatic organisms at once indicates changes in the ecosystem of the reservoir. They may be caused by a rise in the water level of the lake, significant fluctuations in the abundance of whitefish, changes in the species composition of zooplankton, phytoplankton blooms, as well as other phenomena occurring in Lake Sevan in recent decades (Krylov et al., 2019a, 2019b, 2021). It is also probable that the observed patterns are characteristic of ZP and whitefish from Lake Sevan, not recorded by earlier studies, since they appeared at a certain combination of events and lasted shortly. It should be noted that detailed comprehensive studies of the diurnal dynamics of the vertical distribution of aquatic organisms in this water body were carried out for the first time. Elucidation of the true reasons of the observed phenomenon requires further research. An increase in

the sample size of the material collected according to the proposed method may bring statistically significant estimates of the studied characteristics during the water stratification in summer in Lake Sevan.

Conclusions

Information on the atypical distribution of whitefish in Lake Sevan obtained in the summer of 2019 forces us to take a fresh look at the role of hypolimnion in ecosystems of stratified water bodies. In the hypolimnion, maximal zooplankton biomass may be observed, while the planktivore periodically migrates to the hypolimnion despite unfavorable oxygen conditions and does not exploit the available food resource, but uses the environmental conditions optimal for body energetics.

Our results evidence that assessing generally accepted factors preconditioning the daily dynamics of the vertical distribution of zooplankton, namely, presence of DVM of zooplankton against the background of the DVM of the planktivorous fish, cannot provide an unambiguous explanation of the study results. The observed site of the lake is an open system, where a continuous exchange of water mass with the rest of the reservoir takes place. For this reason, the environmental hydrophysical parameters change; due to passive transfer, zooplankton community changes as well, this makes it difficult to distinguish such processes from the consequences of DVM or consumption by planktivore, since fish are able to migrate horizontally back and forth to adjacent areas of the reservoir. Probably, all these changes are not characterized by a pronounced daily cyclicity.

Acknowledgments

The authors are grateful to A.I. Tsvetkov (I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences) for measuring and providing hydrophysical data (water temperature, concentration of oxygen content) and assistance in collecting hydrobiological material. Special thanks go to G.A. Gevorgyan (Scientific Center of Zoology and Hydroecology of the National Academy of Sciences of the Republic of Armenia) for data courtesy (chlorophyll concentration) in Lake Sevan during the study period.

Funding

The study was carried out within the state assignments nos. AAAA-A18-118012690106-7, AAAA-A18-118012690102-9 and AAAA-A18118012690098-5.

ORCID

M.I. Malin [ID 0000-0001-5513-6405](https://orcid.org/0000-0001-5513-6405)
 S.M. Zhdanova [ID 0000-0003-1094-2010](https://orcid.org/0000-0003-1094-2010)
 D.B. Kosolapov [ID 0000-0001-6854-0423](https://orcid.org/0000-0001-6854-0423)
 I.P. Malina [ID 0000-0002-4257-2133](https://orcid.org/0000-0002-4257-2133)
 N.G. Kosolapova [ID 0000-0002-2044-160X](https://orcid.org/0000-0002-2044-160X)

R.Z. Sabitova [ID 0000-0002-1558-7380](https://orcid.org/0000-0002-1558-7380)

A.V. Krylov [ID 0000-0003-1371-7310](https://orcid.org/0000-0003-1371-7310)

References

- Armengol, X., Wurtsbaugh, W.A., Camacho, A., Miracle, M.R., 2012. Pseudo-diel vertical migration in zooplankton: a whole-lake ¹⁵N tracer experiment. *Journal of Plankton Research* **34** (11), 976–986. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbs058>
- Asatryan, V.L., Barseghyan, N.E., Vardanyan, T.V., Yepremyan, H.V., Hayrapetyan, A.O., Dallakyan, M.R., Gabrielyan, B.K., 2016. Analysis of the state of biocenoses that formed in shallow areas of Small Sevan (Armenia) during the period of lake's water level rise. *Inland Water Biology* **9**, 1–7. <https://doi.org/10.1134/S199508291601003X>
- Balushkina, E.B., Vinberg, G.G., 1979. Zavisimost' mezhdru massoi i dlinoi tela u planktonnykh zhivotnykh [Relationship between the weight and length of the body in planktonic animals]. In: Vinberg, G.G. (ed.), *Obshchie osnovy izucheniia vodnykh ekosistem [General Principles of Research of Aquatic Ecosystems]*. Nauka, Leningrad, USSR, 169–172. (In Russian).
- Brooks, J.L., Dodson, S., 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science* **150** (3692), 28–35. <https://doi.org/10.1126/science.150.3692.28>
- Caron, D.A., 1983. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures. *Applied and Environmental Microbiology* **46** (2), 491–498. <https://doi.org/10.1128/AEM.46.2.491-498.1983>
- De Meester, L., Dawidowicz, P., Van Gool, E., Loose, C.J., 1999. Ecology and evolution of predator-induced behavior of zooplankton: depth selection behavior and diel vertical migration. In: Tollrian, R., Harvell, D.C. (eds.), *The ecology and evolution of inducible defenses*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, 161–176.
- Doubek, J.P., Campbell, K.L., Doubek, K.M., Hamre, K.D., Lofton, M.E., McClure, R.P., Ward, N.K., Carey, C.C., 2018. The effects of hypolimnetic anoxia on the diel vertical migration of freshwater crustacean zooplankton. *Ecosphere* **9** (7), e02332. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2332>
- Field, K.M., Prepas, E.E., 1997. Increased abundance and depth distribution of pelagic crustacean zooplankton during hypolimnetic oxygenation in

- a deep, eutrophic Alberta lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54** (9), 2146–2156. <https://doi.org/10.1139/f97-121>
- Fitzmaurice, P., 1979. Selective predation on Cladocera by brown trout *Salmo trutta* L. *Journal of Fish Biology* **15**, 521–525. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1979.tb03642.x>
- Gabrielyan, B.K., 2010. Ryby ozera Sevan [Fishes of Lake Sevan]. Gitutiun, Erevan, Armenia, 252 p.
- Galbraith, M.G., 1967. Size-selective predation on *Daphnia* by rainbow trout and yellow perch. *Transactions of the American Fisheries Society* **96**, 1–10. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1967\)96\[1:SPODBR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1967)96[1:SPODBR]2.0.CO;2)
- Gerritsen, J., 1982. Behavioral response of *Daphnia* to rate of temperature change: Possible enhancement of vertical migration. *Limnology and Oceanography* **27** (2), 254–261. <https://doi.org/10.4319/lo.1982.27.2.0254>
- Gladyshev, M.I., 1990. Sutochnaia dinamika vertikal'nogo raspredeleniia massovykh vidov zooplanktona v Sydinskom zalive Krasnoarskogo vodokhranilishcha [Diel dynamics of vertical distribution of key zooplankton species in Sydinskii Bay of Krasnoyarsk Reservoir]. *Izvestiya Sibirskogo otdeleniya Akademii nauk SSSR. Seriya biologicheskikh nauk [Bulletin of the Siberian Branch of the Academy of Sciences of the USSR. Biological Sciences Series]* **3**, 78–85. (In Russian).
- Gliwicz, Z.M., Rutkowska, A.E., Wojciechowska, J., 2000. *Daphnia* populations in three interconnected lakes with roach as the principal planktivore. *Journal of Plankton Research* **22** (8), 1539–1557. <https://doi.org/10.1093/plankt/22.8.1539>
- Han, B-P., Straskraba, M., 1998. Modelling patterns of zooplankton diel vertical migration. *Journal of Plankton Research* **20** (8), 1463–1487. <https://doi.org/10.1093/plankt/20.8.1463>
- Hanazato, T., 1992. Direct and indirect effects of low-oxygen layers on lake zooplankton communities. *Archiv für Hydrobiologie, Beiheft Ergebnisse der Limnologie* **35**, 87–98.
- Hanazato, T., 1995. Life history responses of two *Daphnia* species of different sizes against a fish kairomone. *Japanese Journal of Limnology* **56**, 27–32.
- Hansson, L-A., Nicolle, A., Brodersen, J., Romare, P., Nilsson, P.A., Brönmark, C., Skov, C., 2007. Consequences of fish predation, migration, and juvenile ontogeny on zooplankton spring dynamics. *Limnology and Oceanography* **52** (2), 696–706. <https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.2.0696>
- Helland, I.P., Freyhof, J., Kasprzak, P., Mehner, T., 2007. Temperature sensitivity of vertical distributions of zooplankton and planktivorous fish in a stratified lake. *Oecologia* **151** (2), 322–330. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0541-x>
- Karpowicz, M., Ejsmont-Karabin, J., Kozłowska, J., Feniova, I., Dzialowski, A.R., 2020. Zooplankton community responses to oxygen stress. *Water* **12** (3), 706. <https://doi.org/10.3390/w12030706>
- Kiselev, I.A., 1980. Plankton morei i kontinental'nykh vodoemov. Raspredelenie, sezonnaia dinamika, pitanie i znachenie [Plankton of seas and continental waterbodies. Distribution, seasonal dynamics, feeding and significance]. Nauka, Leningrad, USSR, 440 p. (In Russian).
- Korovchinskii, N.M., 2004. Vетvистousye rakoobraznye otrиada Ctenopoda (morfologiya, sistematika, ekologiya, zoogeografiya) [Cladocerans of order Ctenopoda (morphology, systematics, ecology, zoogeography)]. KMK, Moscow, Russia, 410 p. (In Russian).
- Krivopuskova, E.V., Masiutkina, E.A., Sokolov, A.V., Shibaeva, M.N., 2014. Kharakteristika sostava pishchi ryapushki (*Coregonus albula*) ozera Vishtynetskogo (Kaliningradskaia oblast') v sovremennykh usloviyakh [The characteristics of vendace (*Coregonus albula*) diet composition in Lake Vishtynetskoe (Kaliningrad Region) in modern conditions]. *Izvestiya Kaliningradskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta [Bulletin of the Kaliningrad State Technical University]* **32**, 107–115. (In Russian).
- Krivopuskova, E.V., Sokolov, A.V., 2018. Vliianie sezonnykh temperaturnykh izmenenii v ozere Vishtynetskom (Kaliningradskaia oblast') na vertikal'noe raspredelenie ulovov evropeiskoi riapushki [Impact of the seasonal changes of the temperature in Lake Vishtynetskoe (Kaliningrad Region) on vertical pattern of vendace catches]. *Vestnik molodezhnoi nauki [Bulletin of the Youth Science]* **1** (13), 1–7. (In Russian).
- Krogius, F.V., 1974. Znachenie vertikal'nykh migratsii v energeticheskom balanse molodi krasnoi oz. Dal'nego [The significance of the vertical migration in energetic balance of sockeye salmon juveniles in Lake Dal'nee]. *Izvestiya TINRO [Transactions*

- of the Pacific Research Institute of Fisheries and Oceanography] **90**, 39–48. (In Russian).
- Krylov, A.V., Akopian, S.A., Nikogosian, A.A., Hayrapetyan, A.O., 2010. Zooplankton ozera Sevan i ego pritokov [Zooplankton of Lake Sevan and its tributaries]. In: Krylov, A.V. (ed.), *Ekologiya ozera Sevan v period povysheniia ego urovnia. Rezul'taty issledovaniia Rossiisko-Armiianskoi biologicheskoi ekspeditsii po gidroekologicheskomu obsledovaniuu ozera Sevan (Armeniia) (2005–2009 gg.)* [Ecology of Lake Sevan during the period of water level rise. The results of Russian-Armenian Biological expedition for hydroecological survey of Lake Sevan (Armenia) (2005–2009)]. Nauka Dagestan Scientific Center, Makhachkala, Russia, 168–200. (In Russian).
- Krylov, A.V., Hayrapetyan, A.O., Kosolapov, D.B., Sakharova, E.G., Kosolapova, N.G. et al., 2021. Osobennosti izmenenii struktury planktona pelagialii gornogo ozera pri uvelichenii plotnosti ryb letom i osen'iu [Features of structural changes in the plankton community of an alpine lake with increasing fish density in summer and autumn]. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological Journal] **100** (2), 147–158. (In Russian). <https://doi.org/10.31857/S0044513420120053>
- Krylov, A.V., Hayrapetyan, A.O., Nikogosian, A.A., Bolotov, S.E., 2016. Vertikal'noe raspredelenie zooplanktona ozera Sevan [Vertical distribution of zooplankton in Lake Sevan]. In: Krylov, A.V. (ed.), *Ozero Sevan. Ekologicheskoe sostoianie v period izmeneniia urovnia vody* [Lake Sevan. Ecological state during the period of water level change]. Filigran', Yaroslavl, Russia, 150–156. (In Russian)
- Krylov, A.V., Hayrapetyan, A.O., Tsvetkov, A.I., Gerasimov, Yu.V., Malin, M.I., Gabrielyan, B.K., 2019a. Interannual changes in the quantitative parameters and structure of invertebrates in the littoral and pelagic zones of Lake Sevan (Armenia) with fluctuations in meteorological conditions and fish biomass. I. Summer zooplankton. *Inland Water Biology* **12**, 298–305. <https://doi.org/10.1134/S1995082919030088>
- Krylov, A.V., Hayrapetyan, A.O., Tsvetkov, A.I., Gerasimov, Yu.V., Malin, M.I., Gabrielyan, B.K., 2019b. Interannual changes in the quantitative parameters and structure of invertebrates in the littoral and pelagic zones of Lake Sevan (Armenia) with fluctuations in meteorological conditions and fish biomass. II. Autumn zooplankton. *Inland Water Biology* **12**, 409–417. <https://doi.org/10.1134/S199508291903009X>
- Lampert, W., 1989. The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. *Functional Ecology* **3** (1), 21–27. <https://doi.org/10.2307/2389671>
- Lampert, W., McCauley, E., Manly, B.F.J., 2003. Trade-offs in the vertical distribution of zooplankton: Ideal free distribution with costs? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **270** (1516), 765–773. <https://dx.doi.org/10.1098%2Frspb.2002.2291>
- Larsson, P., Dodson, S.I., 1993. Chemical communication in planktonic animals. *Archiv für Hydrobiologie* **129** (2), 129–155. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/129/1993/129>
- Loose, C.J., Dawidowicz, P., 1994. Trade-offs in diel vertical migration by zooplankton: The costs of predator avoidance. *Ecology* **75** (8), 2255–2263. <https://doi.org/10.2307/1940881>
- Luecke, C., Vanni, M.J., Magnuson, J.J., Kitchell, J.F., Jacobson, P.T., 1990. Seasonal regulation of *Daphnia* populations by planktivorous fish: Implications for the spring clear-water phase. *Limnology and Oceanography* **35** (8), 1718–1733. <https://doi.org/10.4319/lo.1990.35.8.1718>
- Malinin, L.K., Poddubnyi, A.G., Oganesian, R.O., Smolei, A.I., Yudanov, K.I., 1984. Plotnost' i prostranstvennoe raspredelenie ryb v ozere Sevan v period letnego nagula [Population density and spatial distribution of the fish in Lake Sevan during the summer growing period]. *Limnologiya gornyykh vodoemov. Tezisy dokladov vsesoiuznogo soveshchaniia* [Limnology of alpine waterbodies. Proceedings of All-Soviet-Union conference], Sevan, September 11–15, 1984. Erevan, USSR, 150–151. (In Russian).
- Mehner, T., 2000. Influence of spring warming on the predation rate of underyearling fish on *Daphnia* – a deterministic simulation approach. *Freshwater Biology* **45** (2), 253–263. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00551.x>
- Nikogosian, A.A., 1985. Izmeneniia v zooplanktone ozera Sevan v sviazi s ponizheniem ego urovnia [Changes in zooplankton of Lake Sevan due to water level decreasing]. *Biological sciences PhD thesis*. Moscow, USSR, 21 p. (In Russian).
- Nolan, S., Bollens, S.M., Rollwagen-Bollens, G., 2019. Diverse taxa of zooplankton inhabit hypoxic waters during both day and night in a temperate eutrophic lake. *Journal of Plankton Research* **41** (4), 431–447. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbz021>

- Ohman, M.D., Frost, B.W., Cohen, E.B., 1983. Reverse diel vertical migration: An escape from invertebrate predators. *Science* **220** (4604), 1404–1407.
- Poddubnyi, A.G., Malinin, L.K., 1988. *Migratsii ryb vo vnutrennikh vodoemakh [Migrations of fish in inland waterbodies]*. Agropromizdat, Moscow, USSR, 224 p. (In Russian).
- Porter, K.G., Feig, Y.S., 1980. The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora. *Limnology and Oceanography* **25** (5), 943–948. <https://doi.org/10.4319/lo.1980.25.5.0943>
- Razlutskiy, V.I., Feniova, I.Y., Ejsmont-Karabin, J., Palash, A.L., Tunowski, J., Sysova, E., Zilitinkevich, N.S., 2018. Impact of enhanced summer temperatures on the distribution and structure of zooplankton communities in the heated stratified lakes: Implications for climate change. *Limnologica* **73**, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2018.08.004>
- Rhode, S.C., Pawlowski, M., Tollrian, R., 2001. The impact of ultraviolet radiation on the vertical distribution of zooplankton of the genus *Daphnia*. *Nature* **412** (6842), 69–72. <https://doi.org/10.1038/35083567>
- Ringelberg, J., 2010. Diel vertical migration of zooplankton in lakes and oceans: Causal explanations and adaptive significances. Springer, Dordrecht, Netherlands, 356 p. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-3093-1>
- Riv'er, I.K., 1975. Zooplankton i neiston [Zooplankton and neuston]. In: Mordukhai-Boltovskoi, F.D. (ed.), *Metodika izucheniia biogeotsenozov vnutrennikh vodoemov [Method to study biogeocenoses of inland waterbodies]*. Nauka, Moscow, USSR, 138–157. (In Russian).
- Rudakov, Iu.A., 1986. *Dinamika vertikal'nogo raspredeleniia pelagicheskikh zhitovnykh [Dynamics of Vertical Distribution of Pelagic Animals]*. Nauka, Moscow, USSR, 135 p. (In Russian).
- Seda, J., Petrussek, A., Machacek, J., Smilauer, P., 2007a. Spatial distribution of the *Daphnia longispina* species complex and other planktonic crustaceans in the heterogeneous environment of canyon-shaped reservoirs. *Journal of Plankton Research* **29** (7), 619–628. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbm044>
- Seda, J., Kolarova, K., Petrussek, A., Machacek, J., 2007b. *Daphnia galeata* in the deep hypolimnion: Spatial differentiation of a “typical epilimnetic” species. *Hydrobiologia* **594**, 47–57. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9075-4>
- Sell, A.F., 1998. Adaptation to oxygen deficiency: Contrasting patterns of haemoglobin synthesis in two coexisting *Daphnia* species. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* **120**, 119–125. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(98\)10019-3](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(98)10019-3)
- Shapiro, J., Wright, D.I., 1984. Lake restoration by biomanipulation: Round Lake, Minnesota, the first two years. *Freshwater Biology* **14**, 371–383. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1984.tb00161.x>
- Sih, A., Ziemba, R., Harding, K.C., 2000. New insights on how temporal variation in predation risk shapes prey behavior. *Trends in Ecology and Evolution* **15** (1), 3–4. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01766-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01766-8)
- Simmonds, J., MacLennan, D., 2005. Fisheries acoustics: Theory and practice, second edition. Blackwell Science Ltd., Oxford, UK, 437 p. <https://doi.org/10.1002/9780470995303>
- Simonian, A.A., 1991. *Zooplankton ozera Sevan [Zooplankton of Lake Sevan]*. Academy of Sciences of Armenia Publishing House, Erevan, Armenia, 299 p. (In Russian).
- Spaak, P., Hoekstra, J.R., 1997. Fish predation on a *Daphnia* hybrid species complex: A factor explaining species coexistence? *Limnology and Oceanography* **42** (4), 753–762. <https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.4.0753>
- Stich, H.B., 1989. Seasonal changes of diel vertical migration of crustacean plankton in Lake Constance. *Archiv für Hydrobiologie. Supplementband. Monographische Beiträge* **83** (3), 355–405.
- Stolbunova, V.N., 2006. Zooplankton oz. Pleshcheevo [Zooplankton of Lake Pleshcheyevo]. Nauka, Moscow, Russia. 150 p. (In Russian).
- Tartarotti, B., Cabrera, S., Psenner, R., Sommaruga, R., 1999. Survivorship of *Cyclops abyssorum taticus* (Cyclopoida, Copepoda) and *Boeckella gracilipes* (Calanoida, Copepoda) under ambient levels of solar UVB radiation in two high-mountain lakes. *Journal of Plankton Research* **21** (3), 549–560. <https://doi.org/10.1093/plankt/21.3.549>
- Vainshtein, B.A., 1976. Ob otsenke skhodstva mezhdru biotsenozami [About the similarity assessment of biocenoses]. In: Kamshilov, M.M. (ed.), *Biologiya, morfologiya i sistematika vodnykh organizmov*

- [*Biology, morphology, and systematics of aquatic organisms*]. Nauka, Leningrad, USSR, 156–164. (In Russian).
- Vanderploeg, H.A., Ludsın, S.A., Cavaletto, J.F., Höök, T.O., Pothoven, S.A. et al., 2009. Hypoxic zones as habitat for zooplankton in Lake Erie: Refuges from predation or exclusion zones? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **381** Supplement, S108–S120. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.07.015>
- Williamson, C.E., Olson, O.G., Lott, S.E., Walker, N.D., Engstrom, D.R., Hargreaves, B.R., 2001. Ultraviolet radiation and zooplankton community structure following deglaciation in Glacier Bay, Alaska. *Ecology* **82** (6), 1748–1760. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1748:URAZCS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1748:URAZCS]2.0.CO;2)
- Williamson, C.E., Fischer, J.M., Bollens, S.M., Overholt, E.P., Breckenridge, J.K., 2011. Toward a more comprehensive theory of zooplankton diel vertical migration: Integrating ultraviolet radiation and water transparency into the biotic paradigm. *Limnology and Oceanography* **56** (5), 1603–1623. <https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.5.1603>
- Zhdanova, S.M., 2018. *Diaphanosoma mongolianum* Ueno, 1938 (Cladocera: Sididae) in Lakes of Yaroslavl Oblast (Russia). *Inland Water Biology* **11** (2), 154–152. <https://doi.org/10.1134/S1995082918020207>
- Zhdanova, S.M., Lazareva, V.I., 2009. Vidovoi sostav i prostranstvennoe raspredelenie letnego (iul') zooplanktona ozera Glubokogo [Species composition and spatial distribution of the summer (July) zooplankton in Lake Glubokoe]. *Trudy Gidrobiologicheskoi stantsii na Glubokom ozere [Transactions of Hydrobiological station at Lake Glubokoe]* **10**, KMK, Moscow, Russia, 51–66. (In Russian).



Article

Diversity of food spectra of vendace in the water bodies of Eurasia

Alexandra P. Strelnikova¹ , Nadezhda A. Berezina^{2*} 

¹ I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok 109, Nekouz District, Yaroslavl Region, 152742 Russia

² Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, Universitetskaya emb. 1, Saint-Petersburg, 199034 Russia

*nadezhda.berezina@zin.ru

Received: 29.03.2021

Revised: 17.05.2021

Accepted: 27.05.2021

Published online: 17.08.2021

DOI: 10.23859/estr-210329

UDC 597.553.2:574.523(470)

Translated by D.M. Martynova

Abstract. The composition and relative importance of food organisms in the food bolus were analyzed for two species (forms) of vendace: European vendace *Coregonus albula* and sardine cisco *C. sardinella* from water bodies of Russia (Yaroslavl, Vologda, Kaliningrad, Arkhangelsk and Murmansk Oblasts; Altai, Novosibirsk, and Krasnoyarsk Krai; Republic of Karelia, Komi Republic, and Yamalo-Nenets Autonomous Okrug), Finland, Sweden, Norway, Lithuania, and Poland. Vendace is a typical planktivorous fish in most lakes of the boreal zone, but euryphagous consuming significant number of benthic invertebrates in the northern water bodies of Eurasia. Both forms of vendace are characterized by feeding plasticity, diversity of the food spectrum and its seasonal and spatial variability. The ecological and geographical features of the lakes precondition the composition and abundance of food organisms, thus influencing the food spectrum of vendace.

Keywords: *Coregonus*, fish nutrition, trophic links, plankton, benthos, feeding plasticity, euryphagy, productivity.

To cite this article. Strelnikova, A.P., Berezina, N.A., 2021. Diversity of food spectra of vendace in the water bodies of Eurasia. *Ecosystem Transformation* 4 (3), 42–56. <https://doi.org/10.23859/estr-210329>

Introduction

Vendace are whitefish of the genus *Coregonus*, which differ from other representatives of this genus by the large number of gill rakers and the superior mouth (the lower jaw is longer than the upper one). Such mouth structure is typical for fish that feed in the water column and in the surface water layer. Vendace is an important component of the boreal, subarctic and arctic aquatic ecosystems of the Palaearctic. European vendace *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758), sardine cisco *C. sardinella* Valenciennes, 1847, and two other species of whitefishes (peled *C. peled* (Gmelin, 1789) and Penzhin omul *C. subautumnalis* (Pallas, 1776)) are identified as evolutionarily

closest taxa; they form a single complex of species (*Coregonus sardinella* complex) (Politov, 2017).

The European vendace, *C. albula*, inhabits in Russia numerous lakes in the basins of the Baltic, Barents and White Seas and the Volga River (Borovikova and Makhrov, 2012; Reshetnikov, 1980). In the open reaches of the Rybinsk Reservoir (Volga River), vendace occurs everywhere in feeding aggregations with other species of pelagic fish and their juveniles, such as Black Sea sprat *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840), European smelt *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758), zope *Ballerus ballerus* (Linnaeus, 1758), bleak *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758), sibel *Pelecus cultratus* (Linnaeus,

1758) and Percidae (Kiyashko and Slyn'ko, 2003; Polovkova and Permitin, 1981; Ryby..., 2015). European vendace entered this reservoir in the 1940s, presumably from the Lake Beloe via the Sheksna River (Kiyashko and Slyn'ko, 2003). In the Vologda and Arkhangelsk Oblasts, vendace is widespread in the lakes belonging to the basins of Onega, Northern Dvina and Mezen rivers. In the Kenozero National Park, it forms geographically and reproductively isolated populations; the most numerous of them inhabit lakes Kenozero and Lekshmozero (Dvoryankin, 2009). In the Kaliningrad Oblast, a large oligotrophic Lake Vishtynetskoe is the only water body inhabited by the European vendace (Krivopuskova et al., 2014).

In the Gulf of Finland and in large lakes Onega and Ladoga, vendace *C. albula* is represented by two forms. The small-size form of this species (body length up to 25 cm) is widespread throughout the entire water area, and the large-size form (ripus, or kilets, *Coregonus albula* subsp. *ladogensis*) reaching up to 34 cm in length, is found mainly in the areas with significant depths. In the lakes of Karelia, *C. albula* was found in more than 270 lakes, it is one of the main species of commercial fish in most of them, including Lake Syamozero (Berezina et al., 2021; Pokrovsky, 1953; Sterligova et al., 2002; Sterligova and Il'mast, 2016). It is numerous in the subarctic lakes of the Murmansk Oblast, including Lake Imandra (Zubova and Kashulin, 2019).

The small-size form of *C. albula* is also common in water bodies of Great Britain, Germany, Lithuania, Estonia, and Poland; its populations are especially numerous in Finland, Sweden, and Norway (Bukelskis and Umbrasaitė, 2016; Czarkowski et al., 2007; Mamcarz and Bloniarz, 1995; Sarvala et al., 2020; Scharf et al., 2008; Schulz et al., 2003; Viljanen, 1983). In many European countries, *C. albula* populations are currently considered vulnerable and endangered due to the negative effects of warming, eutrophication, overfishing, and fish introductions (Sarvala et al., 2020; Winfield et al., 2017).

The basin of the Pechora River is the boundary between sardine cisco and European vendace ranges (Borovikova and Makhrov, 2012). According to main characters, vendace inhabiting the Usa River, a tributary of the Pechora River (described as *Coregonus sardinella marisalbi* Berg, 1916), occupies an intermediate position between the European and Siberian forms, but to some traits, it is much closer to the European vendace (Reshetnikov, 1980).

The sardine cisco *C. sardinella* is distributed from the White Sea to the east to the Bering Sea, it inhabits the Anadyr and Amguema rivers and the lakes of Chukotka (Nikulina et al., 2018). It is common in the subarctic lakes and rivers of the Bolshezemelskaya Tundra (a part of North Russian Plain). In the Malozemelskaya Tundra, *C. sardinella* is abundant in

the lakes of the upper reaches of large rivers, such as the Lakes Kharbeyskie, Lakes Vashutkiny, and some others (Borovikova and Makhrov, 2012; Kuchina and Solovkina, 1970; Sidorov and Reshetnikov, 2014). In Kamchatka, the sardine cisco lives in the Lake Tkuklu and in the basin of the Oblukovina River. It is also found in the Kara Bay, the mouths of the rivers of the Western Yamal, on the islands of the Arctic Ocean (Kolguev Island, Novosibirskie Islands), and in the transbaikal Lake Baunt (Reshetnikov, 1980).

C. sardinella lives as well in the Arctic lakes of the Pechora-Pyasinskaya lake-river system of the Putorana Plateau (Lakes Norilskie, including Lama and Melkoe) in harsh hydrological conditions with a very short and cool summer, which lasts about two months, starting in the end of June (Nikulina and Romanov, 2019). In the Lake Taimyr, vendace is characterized by low growth rate, since this lake is the northernmost habitat for this species and is characterized by the least amount of the annual heat (Popov, 2007). In the Krasnoyarsk Krai, in particular in the reservoirs of the Taimyr Peninsula, the Putorana Plateau and the Yenisei River, the greatest diversity of local herds of sardine cisco is observed (Kizhevator, 2007).

All forms of vendace are important commercial fish species in Russia and Europe (Popov, 2007; Sarvala et al., 2020). The sardine cisco is one of the most important commercial species of whitefishes beyond the Arctic Circle in the permafrost zone, in the basins of the Khatanga River (Balakhna and Khet forms), Yenisei River (Turukhansk and Kara forms), and Kolyma River (Bogdanov and Bogdanova, 2008; Kirillov and Fedorova, 2010; Nikulina et al., 2018; Sergienko, 2015). The vendace flesh is characterized by a high content of omega-3-polyunsaturated fatty acids, macro- and microelements, and vitamins (Gnedov, 2009). Large and fat vendace from the Lake Pleshcheyevo (town of Pereslavl-Zalessky), or "Pereslavl herring", was included in the menu of tsars during the reign of Alexei Mikhailovich (1629–1676, reigned from 1645 until the death); since 1675, according to his decree, the vendace in this lake was taken under protection. Nowadays, it is still included in the Red List of the Russian Federation. There is a high content of essential amino acids in the tissue proteins of sardine cisco (Lebedeva and Abramov, 2015). This is especially important for the indigenous people of the northern regions of Russia living in a harsh climate (including Yakutia), since a person's need for valuable protein may mostly be met by including vendace in the diet, especially as raw flesh (Abramov et al., 2018).

Vendace species are traditionally considered planktivorous, feeding mainly on zoo- and ichthyoplankton (Chernyaev, 2017). However, their feeding on zoobenthos, water-surface insects, and other food components is increasingly described in

the scientific literature (Berezina et al., 2018; Liso et al., 2011; Scharf et al., 2008; Zubova and Kashulin, 2019). In the lakes and rivers of the Pasvik Nature Reserve (northern Norway), fish (nine-spined stickleback) were a part of the food spectrum of the small European vendace *C. albula* (body length 11–19 cm), which was associated with the scarcity of zooplankton (Liso et al., 2011). The share of fish reached 20% of the food bolus by mass, the rest was formed by aerial insects, Cladocera, Copepoda, and by small number of benthic organisms (Liso et al., 2011; Reshetnikov et al., 2020). The food spectrum of large forms of *C. albula*, Ladoga vendace (ripus) and Onega vendace (kilets), fish fry, smelt, and fry of vendace (kannibalism) were also found along with zooplankton, mysids, and chironomids (Babiy and Sergeeva, 2003; Reshetnikov, 2004). Apparently, vendace may consume different food, and its food spectrum may change in different types of habitats. In this regard, we aim to analyze the qualitative composition of the food of European vendace (*Coregonus albula*) and sardine cisco (*C. sardinella*) inhabiting various regions of Eurasia.

Materials and methods

The material was the available published data on the composition and relative content of food organisms in the food bolus of small-sized forms of two vendace species (*Coregonus albula* and *C. sardinella*) from the water bodies of Russia (Yaroslavl, Vologda, Kaliningrad, Novosibirsk, Arkhangelsk and Murmansk Oblasts; Altai Krai and Krasnoyarsk Krai; the Republics of Karelia and Komi Republic Yamalo-Nenets Autonomous Okrug), Finland, Sweden, Norway, Lithuania and Poland. The frequency of occurrence and the share by abundance and weight (%) of various food components in the food bolus of fish (Popova and Reshetnikov, 2011).

Results and discussion

Central Russia

Lake Pleshcheyevo is one of the lakes in the Volga River basin rich in European vendace *C. albula* (Gerasimov et al., 2019). From May through October, planktonic Cladocera are the main food for vendace in this reservoir, benthic organisms are recorded in the food bolus only occasionally (Khal'ko et al., 2019). Large cladocerans such as *Leptodora kindtii* (Focke, 1844) and *Bythotrephes brevimanus* (Lilljeborg, 1901) and small crustaceans *Bosmina* spp. and *Daphnia longispina* (O.F. Müller, 1785) are the most important in the diet of vendace in this lake, when their frequency of occurrence may reach 100% (Table 1). Nauplii and copepodites of Copepoda were abundant in the food bolus in more than 70% of the studied fish. The larvae of dragonflies and chironomids were recorded singly (Khal'ko et al., 2019).

In summer, European vendace feeds mainly on cladocerans of the genera *Bosmina*, *Chydorus*, *Leptodora*, and *Bythotrephes* in the pelagic zone of the open reaches of the Rybinsk Reservoir, where average zooplankton biomass reaches 1.5–2.0 g/m³ (Kiyashko and Slyn'ko, 2003). As a rule, the frequency of occurrence of these crustaceans is 100% in the fish stomach, and their relative importance may reach 90%. For example, in the stomach of one vendace (body length 16.3 cm), there were 1400 specimens of *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1776), 753 specimens of *Bosmina coregoni* Baird, 1857, and 232 specimens of *Bythotrephes longimanus* (Leydig, 1860) (Kiyashko and Slyn'ko, 2003). By autumn, the stomach filling indices of vendace and other fish usually decreased (down to 0.514%) (Kiyashko and Slyn'ko, 2003). A decrease in the feeding intensity of vendace in the open reaches of the reservoir is associated with a seasonal decrease in the zooplankton abundance, when in some years, the zooplankton biomass was 20 times and even more lower by autumn than in summer (Lazareva and Sokolova, 2018). The mass development of cladocerans, which make up the main food of vendace, takes place in the surface water layer. Therefore, European vendace during the growing period keeps in the upper 5–10-m water layer. It descends to the bottom habitats only as the spawning period starts, in October–November, so a change in the food composition may also occur. Therefore, the food spectra of vendace caught in the sublittoral of the reservoir differs from that of fish from the pelagic group (Table 1). Amphipod crustaceans *Gmelinoidea fasciatus* (Stebbing, 1899), which dominated in the benthos during the sampling period (October), comprised 90% by weight of the diet of coastal fish (Berezina and Strel'nikova, 2010).

In Lake Pleshcheyevo, vendace does not consume much zoobenthos in the autumn period, as noted in the Rybinsk reservoir, since the zooplankton production in this lake is quite high throughout the season (Stolbunova, 2006). *Daphnia cucullata* (Sars, 1862), *Bosmina coregoni*, and *Eudiaptomus graciloides* (Lilleborg, 1888) dominate in zooplankton by biomass in September–October. At the same time, the biomass of zooplankton is quite high (up to 21 g/m³) both in the littoral zone among aquatic vegetation and in the deep-water part of the lake.

Northwest Russia

In the Lake Ladoga and Lake Onega, copepods and cladocerans are main food components of the small-sized *C. albula* (body length 10–14 cm); the quantitative ratio of different species in the fish food bolus varies depending on the season and the biomass distribution in the reservoir. In Lake Onega, the vendace larger than 14 cm also feeds on chironomid larvae and pupae throughout the season, in addition to cladocerans and copepods; in August, chironomids

Table 1. Species and groups of invertebrates forming the food basis of vendace in various water bodies of Eurasia.

Lake	Month	Fish length, mm	Dominant food items	Reference
Rybinskoe (Volga River)	VIII–X	85–180	<i>Bosmina coregoni</i> <i>Bythotrephes</i> spp. <i>Leptodora kindtii</i> <i>Chydorus sphaericus</i> <i>Gmelinoides fasciatus</i>	Kiyashko and Slyn'ko, 2003; Berezina and Strelnikova, 2010
Pleshcheyevo	VI–X	150–210	<i>Leptodora kindtii</i> <i>Bythotrephes brevimanus</i> <i>Bosmina coregoni</i> <i>B. longirostris</i> <i>Daphnia longispina</i> <i>Megacyclops viridis</i>	Khal'ko et al., 2019
Ladoga	V–IX	100–140	<i>Asplanchna priodonta</i> <i>Daphnia</i> spp. <i>Bosmina</i> spp. <i>Holopedium gibberum</i> <i>Eudiaptomus gracilis</i> <i>Sida crystallina</i> <i>Polyphemus pediculus</i>	Kuchko et al., 2017
Onega	VI–IX	100–186	<i>Bosmina longimanus</i> <i>Leptodora kindtii</i> <i>Limnocalanus macrurus</i> <i>Eurytemora lacustris</i>	Mal'tseva, 1983
Syamozero	VII–IX	123–195	<i>Leptodora kindtii</i> <i>Bythotrephes cederströmii</i> <i>Eudiaptomus gracilis</i> <i>Bosmina coregoni</i> <i>Daphnia longispina</i> <i>D. cristata</i>	Sterligova et al., 2002; Sterligova and Il'mast, 2016
Vishtynetskoe	VII–IX	100–180	<i>Leptodora kindtii</i> <i>Bythotrephes longimanus</i> <i>Daphnia cucullata</i> <i>Heterocope appendiculata</i> <i>Chydorus ovalis</i> , <i>Eudiaptomus graciloides</i>	Krivopuskova et al., 2014; Mychkova et al., 2017
Vozhe	V–IX	–	<i>Bosmina coregoni</i> <i>Heterocope appendiculata</i> pupae and larvae of aquatic insects	Zuyanova et al., 1994
Krivoe	VI–X	135–170	<i>Gammarus lacustris</i> <i>Monoporeia affinis</i> <i>Phryganea bipunctata</i> <i>Ephemera vulgata</i> <i>Sphaerium nitidum</i> <i>Bosmina longirostris</i> <i>Sida crystallina</i> <i>Megacyclops</i> spp.	Berezina et al., 2021; Berezina et al., 2018
Imandra	VII–IX	86–180	<i>Centroptilum</i> spp. <i>Cricotopus</i> spp. <i>Psectrocladius</i> spp. <i>Prodiamesa</i> spp. <i>Diamesa</i> spp. <i>Stictochironomus</i> spp. <i>Euglesa</i> spp. Limnephilidae	Zubova and Kashulin, 2019; Zubova et al., 2020

Lake	Month	Fish length, mm	Dominant food items	Reference
Medve	VII–IX	184–250	<i>Leptodora kindtii</i> <i>Bosmina</i> spp.	Wiêski, 2002
Leginske	V–VII, XI–II	170–265	<i>Bythotrephes</i> spp. <i>Daphnia cucullata</i> <i>Eudiaptomus</i> spp. <i>Cyclops</i> spp.	Szypuła, 1965
Khazhikovske	III–VI	161–181	<i>Cyclops strenus</i> <i>Daphnia</i> spp.	Mamcarz and Błoniarz, 1995
Suomunyarvi	IV–X	82–234	<i>Bosmina coregoni</i> <i>Daphnia</i> spp. <i>Cyclops scutifer</i> <i>Heterocope appendiculata</i>	Viljanen, 1983
Bolmen	VII–X	–	<i>Bosmina coregoni</i> <i>Holopedium gibberum</i>	Hamrin, 1983
Melaren	VI–X	112–280	<i>Bosmina longispina</i> <i>Limnocalanus macrurus</i> <i>Heterocope appendiculata</i>	Northcote and Hammar, 2006
Golodnaya Inlet	VII–VIII	150–190	<i>Bosmina</i> spp. <i>Daphnia</i> spp. <i>Chydorus</i> spp.	Fadeeva, 1999
Korovinskaya Inlet	VII–VIII	160–200	Cladocera imago and pupae of Chironomidae	Kornilova and Panova, 1964
Bolshoi Kharbei	VII–IX	150–190	Cladocera larvae of Chironomidae mollusks	Sidorov, 1974
Lama and Melkoe	VII–VIII	170–250	<i>Bosmina</i> spp. <i>Limnocalanus grimaldii</i> <i>L. macrurus</i> imago, larvae, and pupae of Chironomidae	Vershinin and Sycheva, 1964; Romanova, 1948
Ob Bay	II–III, VIII–IX, XII–I	90–270	<i>Bosmina</i> spp. <i>Daphnia</i> spp. <i>Senecella calanoides</i> <i>Bythotrephes</i> spp. <i>Limnocalanus macrurus</i> <i>Monoporeia affinis</i> <i>Cyclops</i> spp. <i>Heterocope</i> sp. <i>Onisimus</i> sp.	Leshchinskaya, 1962; Stepanova, 2017; Stepanova and Stepanov, 2006; Yukhneva, 1955;
Kolyma River	VIII–X	80–180	<i>Bosmina longirostris</i> <i>Limnocalanus macrurus</i> Planorbidae Pisidiidae Odonata	Fedorova et al., 2011

comprise more than 70% by mass of the food bolus (Mal'tseva, 1983). In these lakes, during the summer and until early September, vendace usually stays in the warmest upper 5–10-m water layer due to the largest accumulation of plankton here (Nikolaev, 1983).

According to Ya.A. Kuchko et al. (2017), in northern Lake Ladoga at the beginning of summer, rotifers *Asplanchna priodonta* (Gosse, 1850), *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879), and *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851) along with copepods of the genera *Mesocyclops* and *Thermocyclops* constitute the basis of the vendace ration (75% by mass of all consumed organisms); during this period, the share of crustacean zooplankton in the natural communities is low. As the waters warm up and throughout the summer, vendace consumes most significant cladocerans of pelagic zooplankton (*Daphnia cristata* (Sars, 1862), *D. longispina*, *Holopedium gibberum* (Zaddach, 1855), *Bosmina coregoni*, and *B. longirostris* (O.F. Müller, 1785)) and copepods (*Eudiaptomus gracilis* (Sars, 1863) and *Cyclops strenuus* (Fisher, 1851)), as well as representatives of the littoral fauna of the thickets: *Sida crystallina* (O.F. Müller, 1776), *Polyphemus pediculus* (O.F. Müller, 1785), *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Müller, 1785), *Macrocyclus albidus* (Jurine, 1820), and *Megacyclus viridis* (Jurine, 1820) (Kuchko et al., 2017).

In autumn, other zooplankton species dominate in the pelagic and littoral of Onega and Ladoga lakes, but the food composition of vendace remains similar to the summer period, when cladocerans make up 90% of its ration (Sterligova et al., 2002).

Large crustaceans *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes cederströmii* Schödler, 1877, *Bosmina* spp., *H. gibberum*, and *E. gracilis* are main forms of zooplankton consumed by vendace in Lake Syamozero, southern Karelia (Sterligova and Il'mast, 2016). During insect swarming, vendace switches to this prey; aerial insects may bring up to 99% by mass of the food bolus. In spring, copepod crustaceans are the main food for vendace in the boreal lakes of Karelia, with *E. gracilis* being the absolute dominant (81.8%). Cladocerans are basis of ration of vendace (body length of 12.3–19.5 cm) in summer and autumn, when *Bosmina coregoni*, *Daphnia longispina*, *D. cristata*, *B. cederströmii*, and *L. kindtii* are the main food objects. Rotifers are noted in small numbers. The share of copepods in the summer months is small (3.2%), but increases in autumn (31.7%).

In the lakes of the Arkhangelsk Oblast, vendace has nearly no food competition with other species (Dvoryankin, 2009). In the Lake Kenozero, cladocerans of the genus *Daphnia* are the main components (96.5%) of its diet in the autumn period (Dvoryankin, 2009). In the Lake Lekshmozero, cladocerans *Daphnia* (61.3%) and *Bosmina* (27%) are the main food for vendace, the share of copepods

reach 11.5% by abundance; larvae of chironomids, caddis flies, and aerial insects constitutes less than 1% (Dvoryankin, 2009).

In the Lake Vishtynetskoe, representatives of the genus *Daphnia* (47.5% according to the index of relative importance) and copepods (37.5%) dominate in the vendace diet (Krivopuskova et al., 2014). In summer, high selectivity for large representatives of zooplankton (*Leptodora kindtii* and *Bythotrephes longimanus*) has been revealed. These two cladoceran species are presented in the food bolus of vendace in large numbers even when their biomass in the lake is low. Benthic organisms (larvae of chironomids and oligochaetes) and rotifers are also found in the food bolus, but their proportion is less than 1%. The presence of chironomid pupae in the food bolus of vendace is noted in the period preceding the swarming of these insects. Changes in the diet of vendace are noted when the places of its localization change. For example, during abnormally warm periods in the Lake Vishtynetskoe, vendace descends down to cooled near-bottom water layers; during homothermy, the population is dispersed throughout the lake, approaching shallow water; benthic invertebrates dominate in the diet of vendace during this period (Krivopuskova et al., 2014).

In the Lake Vishtynetskoe, there is a seasonal change in the species composition of food items in the diet of vendace. In autumn, *Daphnia cucullata*, *B. longimanus*, *L. kindtii*, *Chydorus ovalis* (Kurz, 1875), as well as rotifers dominate in the food bolus of fish. At the same time, the copepods *E. graciloides*, *Heterocope appendiculata* (Sars, 1863), harpacticides, and plants are the additional food objects. In the winter post-spawning period, vendace feeds mainly on copepods (35%), zooplankton species dominating in winter (over 89% of total abundance), and plants (28.6%) (Mychkova et al., 2017). *E. graciloides* and *H. appendiculata* contribute 45.5% and 29.9% by mass, respectively.

Northern Russia

In the subarctic lakes of Russia, characterized by a low zooplankton productivity, benthic invertebrates are increasingly found in the vendace food spectrum (Berezina et al., 2021; Berezina et al., 2018). In Lake Vozhe (northern Vologda Oblast, upper reaches of the Onega River), the food spectrum of *C. albula* expands, showing specific seasonal peculiarities (Zuyanov et al., 1994). From May to autumn, zooplankton and insect imagoes are the main food objects; however, a frequent change of dominant planktonic species leads to the change in the food spectrum. Thus, in spring and early summer, *Bosmina coregoni* and *Heterocope appendiculata* were the main food objects, in August, these were *Cyclops*, *Diaptomus*, and *Daphnia* (Zuyanov et al., 1994). Pupae and larvae of aquatic insects (chironomids,

mayflies, caddis flies, and dragonflies) are noted in the food bolus quite often; sometimes aquatic mites, nematodes, oligochaetes, plant debris, and phytoplankton are also found.

In the Lake Imandra, vendace feeds mostly on benthic organisms. Benthic invertebrates are found in 67% of vendace specimens (up to 15 cm length), and zooplankton, only in 25% of studied vendace specimens (Zubova et al., 2020). The index of the relative importance of zoobenthos exceeds sixfold the index of zooplankton (Table 1). Large vendace (body length > 15 cm), the food bolus is presented by 94.7% by the representatives of macrozoobenthos: larvae and pupae of chironomids, caddis flies Limnephilidae, bivalve mollusks of the genus *Euglesa*, bugs, and nematodes (Zubova and Kashulin, 2019). The larvae of chironomids of the genera *Centroptilum*, *Cricotopus*, *Diamesa*, *Prodiamesa*, *Psectrocladius*, and *Stictochironomus*, as well as the larvae of Coleoptera of the genus *Dytiscus*, were the dominant groups of benthic organisms in the diet of vendace. Amphipods, larvae of stoneflies, and gastropods of the genus *Valvata* make up 17% by mass in the food bolus. Therefore, according to the type of food, the European vendace in Lake Imandra is characterized as an omnivorous predator preferring macrozoobenthos.

Vendace of small northern lakes in Karelia (Krivoe, Nizhnee Starushech'e) are characterized by high seasonal variability in nutrition and the contribution of various groups of benthos and plankton to their diet (Berezina et al., 2018; Berezina et al., 2021). Analysis of stable nitrogen and carbon isotopes in fish tissues and their potential food sources revealed four trophic levels in the food webs of Lake Krivoe and highly pronounced euryphagy. In summer, the fish was characterized by a mixed diet, using food resources of predominantly benthic origin in both coastal and deep habitats (Berezina et al., 2018). Among them, bottom amphipods *Gammarus lacustris* Sars, 1863 and *Monoporeia affinis* (Lindström, 1855) accounted for 67–75% of the assimilated food of fish, planktonic crustaceans, 2–5%. These data are somewhat contradict the results of the analysis of fish stomachs: for example, the contribution of zooplankton in food bolus may reach 22% in summer and early autumn (Berezina et al., 2018). In contrast to summer and autumn, in the ice winter-spring period, the share of planktonic crustaceans and insect larvae in the food bolus of vendace was rather high (37–54% and 24–42%, respectively), while amphipods (*G. lacustris*, *M. affinis*) accounted for less than 20%. In general, macroinvertebrates were the main food resource of vendace in small subarctic lakes throughout the year, but crustacean plankton was also important in its diet; its role especially increased in the autumn-winter period (Berezina et al., 2021; N.A. Berezina, unpublished data, 2020–2021).

Europe

Analysis of publications on the feeding of small-sized vendace *C. albula* in boreal lakes in a number of European countries evidences that zooplankton is the basis of its nutrition. At the same time, cladocerans and copepods are dominant zooplankton representatives in all lakes (Table 1).

In the small lakes of Lithuania, in the summer-autumn period, *C. albula* consumes a wide range of prey, 19 taxa (Bukelskis and Umbrasaite, 2016), being a typical planktivore. In all lakes, cladocerans, copepods, and chironomid larvae prevail in their diet. The vendace also consumed the mollusks *Bithynia* and *Dreissena* (Lake Chichiris) and mysids (Lake Daugai).

In Lake Wigry (northeastern Poland), a close relationship between the food spectrum of vendace and seasonal dynamics of abundance and species diversity of zooplankton has been observed (Czarkowski et al., 2007). In spring and autumn, vendace feeds on large copepods *Cyclops vicinus* Ulyanin, 1875 and *Eudiaptomus graciloides*, in summer, these are cladocerans (*Daphnia cucullata*, *D. cristata*, and *D. hyalina* Leydig, 1860); larvae and pupae of amphibiotic insects (*Chaoborus* sp. and *Microtendipes* sp.) are recorded in small numbers.

In the lakes of Finland, Germany, and Sweden, European vendace (*C. albula*) is known primarily as planktivorous, i.e. it feeds mainly on seasonally abundant zooplankton such as cladocerans and copepods, with a small addition of insect larvae (Mamcarz and Błoniarz, 1995; Schulz et al., 2003; Viljanen, 1983). If such large food items as *Bythotrephes longimanus*, *Leptodora kindtii*, and mysids are available, they become dominant in the diet (Scharf et al., 2008; Schulz et al., 2003; Viljanen, 1983). Benthic organisms (larvae of chironomids and amphipods) are noted as single and sporadic food components (< 2%) in the vendace diet (Northcote and Hammar 2006; Scharf et al., 2008).

Some studies have revealed patterns in the food preferences of vendace; for example, mysids were consumed in different seasons of the year, while nauplii of copepods were always avoided (Scharf et al., 2008). Mysids were found in large numbers in the stomachs of vendace, when their abundance in the pelagic zone was high alongside a low availability of mesozooplankton.

According to selectivity indices, vendace usually prefers large species of cladocerans and copepods in Finnish lakes (Viljanen, 1983); therefore, changes in its food spectrum reflect seasonal changes in the zooplankton community and depend on the abundance of available food organisms.

Bolshemelskaya Tundra and Malozemelskaya Tundra

Vendaces are numerous in the lakes of the Malozemelskaya Tundra. In the Lake Golodnaya

Guba, vendace (body length up to 19 cm) feeds on cladocerans of the genera *Bosmina*, *Chydorus*, and *Daphnia* in July–August (Kornilova, 1967; Fadeeva, 1999). Chironomid larvae and pupae, as well as their imagoes, are also occasionally found in the food bolus of these fish. A characteristic feature of this lake, as well as of other water bodies of northern latitudes, is low feeding capacity for planktivorous fish, since the abundance of the genera *Bosmina*, *Chydorus*, *Daphnia*, *Conochilus*, as well as *Keratella cochlearis* and *Kellicottia longispina*, is low, from 0.3 to 0.6 g/m³ (Imant et al., 2018).

In the Usa River, in autumn, *C. sardinella* (15–21 cm) feeds mainly on imagoes of aerial insects, three quarters (72.8%) of the food bolus were presented by them (Borovskaya and Novoselov, 2020). High values of the proportion of adult insects in the food bolus coincided with the moments of their emergence from the water after metamorphosis. Diptera Simuliidae (24–51% by weight), Mycetophilidae, Muscidae, and Chironomidae prevailed among these insects in the stomachs of vendace. Aquatic insect larvae living on the sediment surface (larvae of chironomids, coastal flies, caddis flies, stoneflies, and mayflies) were less important in the diet of vendace, accounting for 24% by weight.

In August–September, the Pechora vendace migrates to rivers to spawning grounds, it usually keeps in the surface water layer, so it feeds on the surface, collecting insect imagoes: midges and mosquitoes (Solovkina, 1962). In the delta and estuary of the Pechora River, vendace feeds on planktonic and benthic invertebrates (Fadeeva, 1999). In the floodplain and riverbed water bodies of the Pechora River, at the end of July, *C. sardinella* consumes crustaceans in significant quantities (Zvereva et al., 1953). European vendace, feeding directly in the riverbed and its tributaries, feeds mostly on insect imagoes (both terrestrial and aquatic forms), as well as on benthic invertebrates (Solovkina, 1962). Larvae of chironomids, caddis flies, mayflies, and stoneflies were found in the food spectrum. Zooplankton was rare in the stomachs of the vendace feeding at the riverbed.

In the Pechora River delta, vendace has the opportunity to feed on plankton only during warm years. During these periods, cladocerans, chironomid pupae, and insect imagoes form the basis of its summer diet (Kornilova and Panova, 1964). In cold years, in the river delta and in the Korovinskaya Inlet of the Pechora Bay, the development of zooplankton is insufficient to fully support vendace needs (Kornilova, 1970).

In the Lake Bolshoi Kharbei (basin of the Pechora River, eastern part of the Bolshezemelskaya Tundra), as in other tundra lakes, extremely warm years alternate with extremely cold ones (Loskutova, 2002). The food spectrum of vendace in the Kharbei

Lakes in warm years (August–September) is usually represented by zooplankton (> 50%), while in cold years, vendace feeds mainly on benthic invertebrates, such as chironomid larvae and mollusks (Sidorov, 1974). The food spectrum of fish living in different lakes varies greatly. For example, in the Lake Bolshoi Kharbei, in a warm year, cladocerans (67% by weight) dominated in the diet of vendace, while these were copepods in the Vashutka Lakes (Kuchina and Solovkina, 1970; Sidorov and Reshetnikov, 2014).

Western and Eastern Siberia

The shallow (down to 20 m deep) Gulf of Ob (the estuary of the Ob River) is covered by ice for most of the year (240 days). River waters, carrying micronutrients and heat from the south, mix here with the cold salty waters of the Kara Sea, which promotes specific hydrological and hydrochemical conditions favorable for the mass development of plankton and benthos and for the reproduction of vendace.

Almost all fish living in the Gulf of Ob feed on benthos; only vendace and smelt consume zooplankton. According to V.S. Yukhneva (1955), in summer, in the Gulf of Ob, vendace feeds mainly on planktonic crustaceans of the genera *Daphnia*, *Bosmina*, *Cyclops*, etc. (Table 1). Vendace from the middle part of the bay prefers crustaceans of the genus *Heterocope* and the family Diaptomidae, and in the northern part, the food is mainly presented by *Senecella calanoides* Juday, 1923, *Bosmina* sp., and *Daphnia* sp. (Leshchinskaya, 1962).

In the Gulf of Ob, the food spectrum of vendace in autumn and winter differs significantly from that in summer. In September and October, vendace (body length 16–27 cm) consumes amphipods *Monoporeia affinis*, which may make up 100% of the stomach contents (up to 600 ind. per fish) (Stepanova and Stepanov, 2006). In December–January, copepod *Limnocalanus macrurus* G.O. Sars, 1863 and mysids were found in its diet in addition to *M. affinis*. At the same time, about half of the studied fish were actively feeding. In February–March, calanoids, among which *L. macrurus* dominated (up to 100% by biomass) were still the main food items for vendace (Stepanova, 2017). The frequency of occurrence of amphipods (most often *Onisimus* spp.) was 25%, mysids, 12%. Therefore, during the ice period, vendace in the Gulf of Ob is characterized by a mixed diet with a predominance of large crustaceans.

In the lakes of the Norilsk-Pyasinskaya lake-river system, characterized by a harsh climate, vendace is characterized by high feeding plasticity (Nikulina and Romanov, 2019; Popov, 2007) and a mixed type of diet, including zooplankton, zoobenthos, and aquatic vegetation (Romanova, 1948; Sycheva and Luk'yanchikov, 1964). According to N.V. Vershinina and A.V. Sycheva (1964), young vendace living in the coastal areas of the Putorana Plateau (lakes Lama

and Melkoe) feed on rotifers, crustacean plankton, chironomid larvae and pupae, and insect imagoes. The food spectrum of adult fish (body length up to 25 cm) feeding in the pelagic zone is narrower; it mainly includes cladocerans of the genus *Bosmina*, large calanoids *Limnocalanus grimaldii* (Guerne, 1886) and *L. macrurus*, and, to a lesser extent, larvae and pupae of chironomids. The rotifers and copepods usually dominate in zooplankton of these lakes (total average biomass of 0.5 g/m³), while more than 40 species of chironomids and amphipods inhabit zoobenthic communities (Zadelenov et al., 2017).

The food spectrum of vendace in the high-latitude Lake Taimyr varies from year to year depending on the plankton and benthos development during the very short summer. For example, vendace in the Lake Taimyr fed exclusively on copepods in the pelagic zone, only occasionally eating chironomid larvae (Greze, 1957), but according to other authors Taimyr vendace consumed mainly benthos (amphipods and mysids), as well as aerial insects (Malinina et al., 1988). In the spring, during the flood, shallow bays and inlets are formed around the Lake Taimyr for 3–4 weeks, which serve as additional feeding grounds for vendace. In summer, the zooplankton biomass in the lake is low (0.16–0.23 g/m³), while zoobenthos is well developed, especially in bays, where its biomass reaches 5.6 g/m² (Kiyashko, 1995). Moreover, 57% of the fish were with empty stomachs. In well-warmed bays of the Lake Taimyr, the vendace food spectrum consists of amphipods, chironomid larvae, ostracods, and mollusks (Kiyashko, 1995).

In the northern Krasnoyarsk Krai, in the Khatanga River and Khatanga Bay, the diet of vendace was mostly presented by the larvae of chironomids and caddis flies, amphipods, mysids, and aquatic plants (Lukyanchikov, 1967; Romanov, 1997; Romanov and Karmanova, 2005). Zooplankton was poorly represented in the diet of vendace in Khatanga River, since it was extremely scarce in the river. Turukhansk vendace from the middle and lower reaches of the Yenisei River, as well as from other water bodies of Siberia, is characterized by a mixed type of feeding. However, in some years, vendace predominantly feeds on zooplankton, and in other years, on benthic invertebrates (Popov, 2007; Ustyugov, 1972, 1976).

The larvae of dragonflies and other insects (more than 50% of the frequency of occurrence), mollusks and amphipods were the main food components of underyearlings in the Kolyma River (Fedorova et al., 2011). In the two-year-old vendace, the proportion of mollusks from the families Planorbidae and Pisidiidae increased. In fish of older age groups, insect larvae dominated in the diet. In the lower reaches of the Kolyma River, where the zooplankton was characterized by high share of rotifers, cladocerans *Bosmina longirostris* and copepods *Limnocalanus macrurus* (total abundance from 17 to 121 thousand

ind./m³), vendace nevertheless preferred to feed on benthic invertebrates (Fedorova et al., 2011).

Conclusions

Analysis of the feeding of European vendace and sardine cisco in various water bodies of Eurasia (both temperate and high latitudes) evidences that its food spectrum is quite wide: from small forms of phytoplankton and zooplankton to large benthic crustaceans, insect larvae, mollusks, and even fish. Despite the fact that vendace is more adapted to feeding on small crustaceans in the water column by the structure of its jaw apparatus, it can also easily feed on benthic invertebrates.

Water bodies located in the boreal zone of Europe and Russia (Lake Pleshcheyevo, lakes of the southern Karelia, Lake Ladoga, Lake Onega, Lake Vishtynetskoe, Lake Lekshmozero, Lake Kenozero, etc.) are characterized by a fairly high development of the zooplankton community during the growing period of vendace; thus, the dietary needs are fully met by crustacean zooplankton. At the same time, feeding mainly on cladocerans and copepods, vendace always prefers larger objects, such as representatives of the genera *Leptodora*, *Bythotrephes*, and *Limnocalanus*. In most water bodies, where seasonal variability of the qualitative and quantitative indicators of zooplankton is observed, caused by both the peculiarities of hydrological conditions and the specificity of the biological cycles of zooplankton species, vendace may alter the feeding strategy in accordance with the emerging trophic conditions. If large benthic objects are available, it can successfully feed on them, preferring primarily crustaceans and insects, but if this prey becomes unavailable, vendace may also consume mollusks, fish, and phytobenthos. Including all kinds of the most abundant benthic organisms, planktonic animals, and aerial insects, vendace has adapted to life in various reservoirs of different latitudes and even in the very harsh conditions of Siberia and the Arctic, where it is still one of the most valuable fishing objects. Vendace has high feeding plasticity along with poor development of the food base; therefore, its food spectrum is very diverse and variable both in regard to the season and latitude, being highly dependent on biodiversity and productivity of the reservoir.

Funding

The study was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (State Assignment no. AAAA-A19-119020690091-0) and the Russian Foundation for Basic Research (grant no. 19-04-01000a).

ORCID

А.П. Стрельникова [id 0000-0002-7199-6496](https://orcid.org/0000-0002-7199-6496)

Н.А. Березина [id 0000-0003-3057-5596](https://orcid.org/0000-0003-3057-5596)

References

- Abramov, A.F., Salova, A.F., Salova, T.A., Stepanov, K.M., Efimova, A.A. et al., 2018. Pishchevaya i biologicheskaya tsennost' presnovodnykh ryb rek Yakutii [Nutritional and biological value of freshwater fish of the rivers of Yakutia]. SibAK, Novosibirsk, Russia, 154 p. (In Russian).
- Babiy, A.A., Sergeeva, T.I., 2003. Krupnaya ryapushka kilets – *Coregonus albula* Onezhskogo ozera [Large vendace kilets – *Coregonus albula* of Lake Onega]. *Voprosy ikhtiologii [Journal of Ichthyology]* 41 (3), 345–351. (In Russian).
- Berezina, N.A., Litvinchuk, L.F., Maksimov, A.A., 2021. The food spectrum of fishes in connection with the composition of zooplankton and zoobenthos in a subarctic lake. *Inland Water Biology* 4, 406–416.
- Berezina, N.A., Strelnikova, A.P., Maximov, A.A., 2018. The benthos as the basis of vendace *Coregonus albula* and perch *Perca fluviatilis* diet in an oligotrophic sub-Arctic lake. *Polar Biology* 41, 1789–1799.
- Berezina, N.A., Strelnikova, A.P., 2010. The role of the introduced amphipod *Gmelinoides fasciatus* and native amphipods as fish food in two large-scale north-western Russian inland water bodies: Lake Ladoga and Rybinsk Reservoir. *Journal of Applied Ichthyology* 26 (s2), 89–95. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01493.x>
- Bogdanov, N.A., Bogdanova, G.I., 2008. Promysel ryapushki v bassejne reki Khatangi [Fishing for vendace in the Khatanga River basin]. *Materialy Vserossiyskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiyem "Problemy i perspektivy ratsional'nogo ispol'zovaniya vodnykh bioresursov Sibiri v KHKHI veke" [Materials of the All-Russian conference with international participation "Problems and prospects of the rational use of aquatic biological resources of Siberia in the XXI century"]*. Krasnoyarsk, Russia, 243–246. (In Russian).
- Borovikova, E.A., Makhrov, A.A., 2012. Izucheniye populyatsiy perekhodnoy zony mezhdru yevropeyskoy i sibirskoy ryapushkami (*Coregonus*): rol' srede obitaniya v vidoobrazovanii [Study of populations of the transition zone between European and Siberian vendace (*Coregonus*): the role of habitat in speciation]. *Printsipy ekologii [Environmental Principles]* 4, 5–20. (In Russian).
- Borovskoy, A.V., Novoselov, A.P., 2020. Pishchevye otnosheniya sigovykh vidov ryb v nizhnem techenii reki Usa v osenni period [Trophic relations of coregonid fish species in the lower reaches of the Usa River in autumn]. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN [Proceedings of the Karelian Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences]* 5, 44–58. (In Russian). <https://doi.org/10.17076/eco1196>
- Bukelskis, E., Umbrasaitė, V., 2016. Pishchevaya spetsializatsiya ryapushki (*Coregonus albula*) v ozerakh Litvy [Food specialization of vendace (*Coregonus albula*) in Lithuanian lakes]. In: Mikheeva, T.M. (ed.), *Ozernye ekosistemy: biologicheskiye protsessy, antropogennaya transformatsiya, kachestvo vody [Lake ecosystems: biological processes, anthropogenic transformation, water quality]*. Belarus State University, Minsk, Belarus, 285–286. (In Russian).
- Chernyaev, Zh.A., 2017. *Vosproizvodstvo sigovykh ryb. Ekologo-fiziologicheskiye osobennosti razmnozheniya i razvitiya [Whitefish reproduction. Ecological and physiological characteristics of reproduction and development]* KMK, Moscow, Russia, 329 p. (In Russian).
- Czarkowski, T.K., Martyniak, A., Kapusta, A., Wójcik, A., Bowszys, M., Wziątek, B., Szamańska, U., Kozłowski, J., 2007. Feeding ecology of vendace, *Coregonus albula* (L.), in Lake Wigry (Northeastern Poland). *Archives of Polish Fisheries* 15 (2), 117–128.
- Dvoryankin, G.A., 2009. Populyatsionnye kharakteristiki ryapushki Kenozerskogo natsional'nogo parka [Population characteristics of vendace in the Kenozero National Park]. *Materialy XVIII Mezhdunarodnoy konferentsii "Biologicheskiye resursy Belogo morya i vnutrennikh vodoyemov yevropeyskogo severa" [Materials of the XVIII International Conference "Biological Resources of the White Sea and Inland Water Bodies of the European North"]*. Karelian Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia, 179–183. (In Russian).
- Fadeeva, G.V., 1999. Pitaniye nel'my v zimniy period v nizov'yakh reki Pechory [Feeding of nelma in winter in the lower reaches of the Pechora river]. *Tezisy dokladov mezhdunarodnoy konferentsii "Biologicheskiye osnovy izucheniya, osvoyeniya i okhrany zhivotnogo i rastitel'nogo mira, pochvennogo pokrova Vostochnoy Fennoskandii" [Abstracts of the international conference "Biological foundations of the study, development and protection of flora and fauna, the soil cover of Eastern Fennoscandia"]*. Petrozavodsk, Russia, 167–168. (In Russian).

- Fedorova, E.A., Filippova, D.S., Ivanov, E.V., Sobakina, I.G., Ushnitskaya, L.A., Solomonov, N.M., Sokolova, V.A., 2011. Izucheniye pitaniya dominiruyushchikh vidov ryb v nizhnem techenii r. Kolymy [Study of the feeding of dominant fish species in the lower reaches of the Kolyma River]. *Bioekologiya [Bioecology]* 4, 265–268. (In Russian).
- Gerasimov, Yu.V., Malin, M.I., Borisenko, E.S., Zhdanova, S.M., Tsvetkov, A.I., Smirnov, A.K., 2019. Pishchevoye povedeniye i pitaniye ryapushki (*Coregonus albula*) v ozere Pleshcheyevo v period temperaturnoy stratifikatsii [Feeding behavior and nutrition of vendace (*Coregonus albula*) in Lake Pleshcheyevo during the period of temperature stratification]. *Materialy II Mezhdunarodnoy konferentsii "Ozera Evrazii: problemy i puti ikh resheniya". Chast' 2 [Materials of the II International Conference "Lakes of Eurasia: Problems and Ways to Solve". Part 2]*. Kazan, Russia, 234–239. (In Russian).
- Gnedov, A.A., 2009. Kachestvennye pokazateli produktsii iz ryapushki sibirskoy (*Coregonus sardinella* Valenciennes) – perspektivy polnogo ispol'zovaniya [Quality indicators of production from Siberian vendace (*Coregonus sardinella* Valenciennes): prospects for full use]. *Vestnik KrasGAU [Bulletin of Krasnoyarsk State Agrarian University]* 5, 177–180. (In Russian).
- Greze, V.N., 1957. Osnovnye cherty gidrobiologii ozera Taymyr [The main features of the hydrobiology of Lake Taimyr]. *Trudy Vsesoyuznogo gidrobiologicheskogo obshchestva [Proceedings of the All-Union Hydrobiological Society]* 8, 183–218. (In Russian).
- Hamrin, S.F., 1983. The food preference of vendace (*Coregonus albula* L.) in South Swedish forest lakes including the predation effect on zooplankton population. *Hydrobiologia* 101, 121–128. <https://doi.org/10.1007/BF00008664>
- Imant, E.N., Zavisha, A.G., Studenova, M.A., Novoselov, A.P., Levitsky, A.L., 2018. Sravnitel'naya kharakteristika kormovoy bazy ryb raznotipnykh ozor Severnogo rybokhozyaystvennogo basseyna [Comparative characteristics of the food supply for fish of different types of lakes in the Northern fishery basin]. *Materialy III Mezhdunarodnoy konferentsii "Aktual'nye problemy planktonologii" [Materials of the III International conference "Actual issues of planktonology"]*. Atlantic Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Kaliningrad, Russia, 86–90. (In Russian).
- Kizhevator, Ya.A., 2007. K biologii i rasstrostraneniyu ryapushki sibirskoy (*Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848) v nekotorykh rekakh YNAO [On the biology and distribution of sardine cisco (*Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848) in some rivers of the Yamalo-Nenets Autonomous Okrug]. *Nauchny vestnik YaNAO [Scientific Bulletin of the YNAO]* 2, 54–60. (In Russian).
- Kirillov, A.F., Fedorova, E.A., 2010. K izucheniyu vosproizvodstva sibirskoy ryapushki *Coregonus sardinella* (Salmoniformes, Coregonidae) reki Kolymy [On the study of the reproduction of the sardine cisco *Coregonus sardinella* (Salmoniformes, Coregonidae) of the Kolyma River]. *Voprosy rybolovstva [Fisheries Issues]* 11 (2), 232–240. (In Russian).
- Kiyashko, V.I., 1995. Kormovye resursy itroficheskoye svyazi osnovnykh promyslovnykh ryb ozera Taymyr [Forage resources and trophic relationships of the main commercial fish of Lake Taimyr]. *Tezisy dokladov Mezhdunarodnoy konferentsii "Biologicheskoye resursy Belogo morya i vnutrennikh vodoyemov yevropeyskogo Severa" [Abstracts of the International Conference "Biological Resources of the White Sea and Inland Waters of the European North"]*. Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Russia, 35–36. (In Russian).
- Kiyashko, V.I., Slyn'ko, Yu.V., 2003. Struktura pelagicheskikh skopleniy ryb i sovremennaya trofologicheskaya situatsiya v otkrytykh plesakh Rybinskogo vodokhranilishcha posle vseleniya chernomorsko-kaspiyskoy tyul'ki [The structure of pelagic fish accumulations and the current trophological situation in the open reaches of the Rybinsk reservoir after the introduction of the Black Sea-Caspian tülka]. *Materialy rossiysko-amerikanskogo simpoziuma "Invazii chuzherodnykh vidov v Golarktike" [Materials of the Russian-American Symposium "Invasions of Alien Species in the Holarctic"]*. IBIW RAS, Borok, Russia, 259–271. (In Russian).
- Khal'ko, N.A., Tereshchenko, L.I., Malina, Yu.I., Bazarov, M.I., 2019. Seasonal and interannual changes in the feeding spectrum of vendace (*Coregonus albula* L.) in Lake Pleshcheyevo. *Inland Water Biology* 12 (S1), 98–102. <https://doi.org/10.1134/S0320965219030100>
- Kornilova, V.P., 1967. Ikhtiofauna ozera Golodnaya guba del'ty Pechory [Ichthyofauna of Lake Golodnaya Bay of the Pechora River delta]. *Materialy rybokhozyaystvennykh issledovaniy*

- Severnogo basseyna [Fisheries research materials of the Northern Basin] 9, 32–41. (In Russian).
- Kornilova, V.P., 1970. Ikhtiofauna nizov'ev Pechory i Pechorskogo zaliva Barentseva moray [Ichthyofauna of the lower reaches of the Pechora and the Pechora Bay of the Barents Sea]. *Materialy rybokhozyaystvennykh issledovaniy Severnogo basseyna [Fisheries research materials of the Northern Basin]* 13, 5–44. (In Russian).
- Kornilova, V.P., Panova, N.A., 1964. Nekotorye dannye po pitaniyu sigovykh Golodnoy i Korovinskoy gub del'ty Pechory [Some data on the feeding of whitefishes in Golodnaya and Korovinskaya bays of the Pechora River delta]. *Materialy rybokhozyaystvennykh issledovaniy Severnogo basseyna [Fisheries research materials of the Northern Basin]* 2, 38–45. (In Russian).
- Krivopuskova, E.F., Masyutkina, E.A., Sokolov, A.V., Shibaeva, M.N., 2014. Kharakteristika sostava pishchi ryapushki (*Coregonus albula*) ozera Vishtynetskogo (Kaliningradszkaya oblast') v sovremennykh usloviyakh [Characteristics of the food composition of vendace (*Coregonus albula*) of Lake Vishtynetsky (Kaliningrad Oblast) in modern conditions]. *Izvestia KSTU [News of Kaliningrad State Technical University]* 3, 9–16. (In Russian).
- Kuchina, E.S., Solovkina, L.N., 1970. Ryapushka ozer Bol'shezemel'skoy tundry [Vendace of the lakes of the Bolshezemel'skaya Tundra]. *Biologicheskkiye osnovy ispol'zovaniya prirody Severa [Biological bases of using the nature of the North]*. Komi Book Publishing House, Syktyvkar, USSR, 276–281. (In Russian).
- Kuchko, Ya.A., Il'mast, N.V., Kuchko, T.Yu., Milyanchuk, N.P., 2017. Zooplankton kak kormovaya baza yevropeyskoy ryapushki shkhernogo rayona severnoy chasti Ladozhskogo ozera [Zooplankton as a food base for European vendace in the skerry region of the northern part of Lake Ladoga]. *Uchenye zapiski PetrGU. Obshchaya biologiya [Scientific notes of Petrozavodsk State University. General Biology]* 2 (163), 39–45. (In Russian).
- Lazareva, V.I., Sokolova, E.A., 2018. Zooplankton pelagiali vodokhranilishcha [Zooplankton of the pelagic zone of the reservoir]. In: Lazareva, V.I. (ed.), *Struktura i funktsionirovaniye ekosistemy Rybinskogo vodokhranilishcha v nachale XXI veka [The structure and functioning of the ecosystem of the Rybinsk reservoir at the beginning of the XXI century]*. IBIW RAS, Moscow, Russia, 213–238. (In Russian).
- Lebedeva, U.M., Abramov, A.F., 2015. Osnovy ratsional'nogo pitaniya naseleniya Yakutii [Fundamentals of rational nutrition of the population of Yakutia]. M.K. Amosov North-Eastern Federal University, Yakutsk, Russia, 246 p. (In Russian).
- Leshchinskaya, A.S., 1962. Zooplankton i bentos Obskoy guby kak kormovaya baza dlya ryb (Trudy Salekhardskogo stacionara AN SSSR. Ural'skiy filial. Vyp. 2) [Zooplankton and benthos of the Ob Bay as a food base for fish (Proceedings of the Salekhard Station of the USSR Academy of Sciences. Ural Branch. Is. 2)]. Ural'skiy Rabochiy, Sverdlovsk, USSR, 80 p. (In Russian).
- Liso, S., Gjelland, K.Ø., Reshetnikov, Y.S., Amundsen, P.A., 2011. A planktivorous specialist turns rapacious: piscivory in invading vendace *Coregonus albula*. *Journal of Fish Biology* 78, 332–337. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02831.x>
- Loskutova, O.A., 2002. Bentos ozerno-rechnykh sistem vostochnoyevropeyskoy tundry [Benthos of lake-river systems of the East European tundra]. In: Taskaev, A.I. (ed.), *Vozobnovimye resursy vodoyemov Bol'shezemel'skoy tundry (Trudy Komi NC UrO RAN. Vyp. 169) [Renewable resources of water bodies of the Bolshezemel'skaya tundra (Proceedings of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Is. 169)]*. Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia, 44–57. (In Russian).
- Lukyanchikov, F.V., 1967. Ryby sistemy reki Khatanga [Fish of the Khatanga River System]. In: Vershinin, N.V. (ed.) *Ryby i kormovye resursy basseynov rek i vodokhranilishch Vostochnoy Sibiri [Fish and food resources of river basins and reservoirs in Eastern Siberia]*. Siberian Research Institute of Fisheries, Krasnoyarsk Branch, Krasnoyarsk Regional Scientific and Technical Society of the Food Industry, Krasnoyarsk, USSR, 11–93. (In Russian).
- Malinin, L.K., Poddubny, A.G., Permitin, I.E., 1988. Struktura populyatsiy, pitaniye i prostranstvennoye raspredeleniye ryb v ozere Taymyr [Population structure, nutrition and spatial distribution of fish in Lake Taimyr]. All-Russian Institute for Scientific and Technical Information. No. 1147-188. Moscow, USSR, 55 p. (In Russian).
- Mal'tseva, V.V., 1983. Pitaniye ryapushki i koryushki severo-vostochnoy chasti Onezhskogo ozera [Feeding of vendace and smelt in the northeastern part of Lake Onega]. *Ryby Onezhskogo ozera i*

- ikh khozyaystvennoye ispol'zovaniye* [Fish of Lake Onega and their economic use]. *Trudy GosNIORKH [Proceedings of State Scientific Institute of Lake and River Fisheries]* **205**. Promrybvod, Leningrad, USSR, 79–91. (In Russian).
- Mamcarz, A., Bloniarz, W., 1995. Diet of *Coregonus albula* L. in eutrophic Lake Charzykowskie (Pomerania, Poland). *Archiv für Hydrobiologie* **46**, 79–88.
- Mychkova, A.V., Krivopuskova, E.V., Shibaeva, M.N., 2017. Zooplankton pribrezhnoy chasti ozera Vishtynevskogo v zimniy period i ego rol' v pitanii evropeyskoy ryapushki (*Coregonus albula* L.) [Zooplankton of the coastal part of Lake Vishtynevsky in winter and its role in the feeding of European vendace (*Coregonus albula* L.)]. *Vestnik molodezhnoy nauki [Bulletin of Youth Science]* **3** (10), 24. (In Russian).
- Nikolaev, I.I., 1983. Ekologicheskaya geterogenost' zooplanktona Onezhskogo ozera i yeye znachenie v dinamike chislennosti osnovnykh planktofagov etogo vodoyema – ryapushki i koryushki [Ecological heterogeneity of zooplankton in Lake Onega and its significance in the dynamics of the abundance of the main planktophages of this reservoir – vendace and smelt]. *Ryby Onezhskogo ozera i ikh khozyaystvennoye ispol'zovaniye. Trudy GosNIORKH [Fish of Lake Onega and their economic use. Proceedings of State Scientific Institute of Lake and River Fisheries]* **205**. Promrybvod, Leningrad, 67–79. (In Russian).
- Nikulina, Yu.S., Borovikova, E.A., Budin, Yu.V., 2018. Morfologicheskaya differentsiatsiya rechnykh i ozernykh populyatsiy ryapushek (r. *Coregonus*) basseynov morey Karskogo i Laptevnykh [Morphological differentiation of river and lacustrine populations of vendace (genus *Coregonus*) of the Kara and Laptev seas]. *Uchenye zapiski RGGMU [Scientific notes of the Russian State Hydrometeorological University]* **51**, 162–175. (In Russian).
- Nikulina, Yu.S., Romanov, V.I., 2019. Biologicheskaya kharakteristika ryapushek nekotorykh ozer plato Putorana [Biological characteristics of vendace in some lakes of the Putorana Plateau]. *Materialy V Mezhdunarodnoy konferentsii "Sovremennoye sostoyaniye vodnykh bioresursov" [Materials of the V International Conference "Current state of aquatic biological resources"]*. Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia, 106–110. (In Russian).
- Northcote, T.G., Hammar, J., 2006. Feeding ecology of *Coregonus albula* and *Osmerus eperlanus* in the limnetic waters of lake Malaren, Sweden. *Boreal Environmental Research* **11** (3), 229–246.
- Pokrovsky, V.V., 1953. Ryapushka ozer Karelo-Finskoy SSR [Vendace of the lakes of the Karelo-Finnish SSR]. Gosudarstvennoye izdatel'stvo Karelo-Finskoy SSR, Petrozavodsk, USSR, 107 p. (In Russian).
- Politov, D.V., 2017. Coregonids of Russia: Evolutionary genetic approach in assessment of the current state of biodiversity *Fundamental and Applied Limnology* **189** (3), 181–192. <https://doi.org/10.1127/fal/2017/0814>
- Polovkova, S.N., Permitin, I.E., 1981. Ob ispol'zovanii kormovogo zooplanktona nagul'nymi opleniayami ryb-planktofagov [On the use of forage zooplankton by feeding flooding of planktophagous fish]. In: Poddubny, A.G. (ed.), *Vnutripopulyatsionnaya izmenchivost' pitaniya i rosta ryb [Intrapopulation variability in fish nutrition and growth]*. Academy of Sciences of the USSR, Yaroslavl, USSR, 3–35. (In Russian).
- Popova O.A., Reshetnikov Yu.S., 2011. O kompleksnykh indeksakh pri izuchenii pitaniya ryb [On complex indices in the study of fish nutrition]. *Voprosy ikhtiologii [Journal of Ichthyology]* **51** (5), 712–717. (In Russian).
- Popov, P.A. 2007. *Ryby Sibiri: rasprostraneniye, ekologiya, vylov [Fish of Siberia: distribution, ecology, catch]*. Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia, 526 p. (In Russian).
- Reshetnikov, Yu.S., 1980. Ekologiya i sistematika sigovykh ryb [Ecology and taxonomy of coregonids]. Nauka, Moscow, USSR, 300 p. (In Russian).
- Reshetnikov, Y.S., 2004. Coregonid fishes in Arctic waters. *Annales Zoologici Fennici* **41**, 3–11.
- Reshetnikov, Yu.S., Sterligova, O.P., Anikieva, L.V., Koroleva, I.M., 2020. Proyavleniye neobychnykh svoystv u ryb v novoy situatsii na primere ryapushki *Coregonus albula* i koryushki *Osmerus eperlanus* [Manifestation of unusual properties in fish in a new situation on the example of vendace *Coregonus albula* and smelt *Osmerus eperlanus*]. *Voprosy ikhtiologii [Journal of Ichthyology]* **60** (3), 352–363. (In Russian).
- Romanov, V.I., 1997. K biologii ryapushek basseyna reki Khatanga [On the biology of vendace in the Khatanga river basin]. *Materialy*

- nauchnoy konferentsii, posvyashchennoy 50-letiyu deyatel'nosti Novosibirskogo otdeleniya SibrybNIIproyekt "Biologicheskaya produktivnost' vodoyomov Zapadnoy Sibiri i ikh ratsional'noye ispol'zovaniye" [Materials of the scientific conference dedicated to the 50th anniversary of the activity of the Novosibirsk branch of SibrybNIIproject "Biological productivity of reservoirs in Western Siberia and their rational use"]*. Novosibirsk, Russia, 145–147. (In Russian).
- Romanov, V.I., Karmanova, O.G., 2005. Ekologiya sibirskoiryapushkiKhintaiskogo vodokhranilishcha v period stabilizatsii urovnevnogo rezhima [Ecology of the sardine cisco of the Khantai Reservoir during the stabilization of the level regime]. *Materialy Vserossiyskoy konferentsii "Sovremennye problemy gidrobiologii Sibiri" [Materials of the All-Russian conference "Modern problems of hydrobiology of Siberia"]*. Tomsk, November 14–16 2001. Tomsk, Russia, 212–222. (In Russian).
- Romanova, G.P., 1948. Pitaniye ryb v nizhnem Yeniseye [Feeding of fishes in the lower reaches of the Yenisei River]. *Trudy Sibirskogo Otdeleniya Vsesoyuznogo nauchno-issledovatel'skogo instituta ozernogo i rechnogo khozyaystva. Ekonomika [Proceedings of the Siberian Branch of the All-Union Scientific Research Institute of Lake and River. Economy]* 7 (2), 151–200. (In Russian).
- Ryby Rybinskogo vodokhranilishcha: populyatsionnaya dinamika i ekologiya [Fish of the Rybinsk Reservoir: Population Dynamics and Ecology], 2015. Gerasimov, Yu.V. (ed.). Filigran, Yaroslavl, Russia, 418 p. (In Russian).
- Sarvala, J., Helminen, H., Ventelä, A.-M., 2020. Overfishing of a small planktivorous freshwater fish, vendace (*Coregonus albula*), in the boreal lake Pyhäjärvi (SW Finland), and the recovery of the population. *Fisheries Research* 230, 105638. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105664>
- Scharf, J., Krappe, M., Koschel, R., Waterstraat, A., 2008. Feeding of European cisco (*Coregonus albula* and *C. lucinensis*) on the glacial relict crustacean *Mysis relicta* in Lake Breiter Luzin (Germany). *Limnologica* 38 (2), 147–158. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2007.12.001>
- Schulz, M., Kasprzak, P., Anwand, K., Mehner, T., 2003. Diet composition and food preference of vendace (*Coregonus albula* (L.)) in response to seasonal zooplankton succession in Lake Stechlin. *Archiv für Hydrobiologie* 58, 215–226.
- Sergienko, L.L., 2015. Sibirskaya ryapushka kak ob'yekt rybovodstva [Siberian vendace as an object of fish farming]. *Vestnik rybokhozyaystvennoy nauki [Bulletin of Fisheries Science]* 2 (1), 69–77. (In Russian).
- Sidorov, G.P., 1974. Rybnye resursy Bolshezemelskoi tundry [Fish resources of the Bolshezemelskaya tundra]. Nauka, Leningrad, USSR, 164 p. (In Russian).
- Sidorov, G.P., Reshetnikov, Yu.S., 2014. Lososeobraznye ryby vodoyemov yevropeyskogo Severo-Vostoka [Salmonid fishes of water bodies of the European North-East]. KMK, Moscow, Russia, 346 p. (In Russian).
- Solovkina, L.N., 1962. Ryby srednego i nizhnego techeniya r. Usy [Fish of the middle and lower reaches of the Usa River]. In: Zvereva, O.S. (ed.), *Ryby basseyna r. Usy i ikh kormovye resursy [Fish of the Usa River basin and their food resources]*. USSR Academy of Sciences, Moscow – Leningrad, USSR, 88–135. (In Russian).
- Stepanova, V.B., 2017. Pitaniye ryb v Obskoy gube Karskogo morya v podledny period [Fish feeding in the Ob Bay of the Kara Sea during the ice period]. *Vestnik rybokhozyaystvennoy nauki [Bulletin of Fisheries Science]* 4 (4 (16)), 94–100. (In Russian).
- Stepanova, V.B., Stepanov, S.I., 2006. Znachenije reliktovykh rakoobraznykh v pitanii sigovykh ryb v podledny period [The value of relict crustaceans in the diet of coregonids in the ice period]. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya [Bulletin of Ecology, Forestry and Landscape Science]* 6, 142–145. (In Russian).
- Sterligova, O.P., Il'mast, N.V., 2016. Dinamika populyatsii yevropeyskoy ryapushki *Coregonus albula* Syamozera (Respublika Karelia) [Population dynamics of the European vendace *Coregonus albula* in Syamozero (Republic of Karelia)]. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal [Siberian Ecological Journal]* 2, 177–183. (In Russian).
- Sterligova, O.P., Pavlov, V.N., Il'mast, N.V., Pavlovsky, S.A., Komulainen, S.F., Kuchko, Ya.A. 2002. Ekosistema Syamozera (biologicheskiy rezhim, ispol'zovaniye) [Ecosystem of Syamozero (biological regime, use)]. Karelian Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia, 119 p. (In Russian).
- Stolbunova, V.N., 2006. Zooplankton ozera Pleshcheyevo [Zooplankton of Lake Pleshcheyevo]. Nauka, Moscow, Russia, 152 p. (In Russian).

- Sycheva, L.I., Lukyanchikov, F.V., 1964. Nekotorye dannye po pitaniyu lososevidnykh ryb basseyna Khatangi [Some data on the nutrition of salmonids in the Khatanga basin]. *Sbornik kratkikh soobshcheniy i dokladov o nauchnoy rabote po biologii i pochvovedeniyu* [Collection of short communications and reports on scientific work in biology and soil science]. Irkutsk State University, Irkutsk, USSR, 99–105. (In Russian).
- Szypuła, J., 1965. Odżywianie się sielawy – *Coregonus albula* (L.) w Jeziorze Legińskim [Feeding of vendace – *Coregonus albula* (L.) in Legińskie Lake]. *Zeszyty naukowe Wyższej Szkoły Rolniczej w Olsztynie* 437 (20), 213–224. (In Polish).
- Ustyugov, A.F., 1972. Ekologo-morfologicheskaya kharakteristika sibirskoy ryapushki *Coregonus albula sardinella* (Val.) basseyna reki Yenisey [Ecological and morphological characteristics of the Siberian vendace *Coregonus albula sardinella* (Val.) of the Yenisei River basin]. *Voprosy Ikhtiologii* [Journal of Ichthyology] 12 (5), 211–218. (In Russian).
- Ustyugov, A.F. 1976. K biologii i promyslu ryapushki r. Yenisey [To biology and trade of vendace of the Yenisei River]. In: Ioganzen, B.G. (ed.), *Problemy ekologii* [Problems of Ecology] 4, Tomsk State University, Tomsk, USSR, 149–156. (In Russian).
- Vershinin, N.V., Sycheva, A.V., 1964. Pishchevye vzaimootnosheniya ryb Noril'skoy ozerno-rechnoy sistemy [Trophic relationships of fish in the Norilsk lake-river system]. In: Krasikov, S.P. (ed.), *Rybnoe khozyaystvo Vostochnoy Sibiri. Trudy Sibirskogo otdeleniya GosNIORKH* [Fisheries of Eastern Siberia. Proceedings of the Siberian Branch of State Scientific Institute of Lake and River Fisheries] 8, Krasnoyarsk, USSR, 185–199. (In Russian).
- Viljanen, M., 1983. Food and food selection of cisco (*Coregonus albula* L.) in a dysoligotrophic lake. *Hydrobiologia* 101, 129–138. <https://doi.org/10.1007/BF00008665>
- Wiêski, K., 2002. Feeding of vendace in Lake Miedwie (NW Poland). *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities. Series Fisheries* 5, 1.
- Winfield, I.J., Fletcher, J.M., James, J.B., 2017. The 'reappearance' of vendace (*Coregonus albula*) in the face of multiple stressors in Bassenthwaite Lake, U.K. *Fundamental and Applied Limnology* 189 (3), 227–233. <https://doi.org/10.1127/fal/2016/0799>
- Yukhneva, V.S., 1955. Godovoy tsikl pitaniya tazovskoy ryapushki (*Coregonus sardinella* Val.) [Annual feeding cycle of the Tazovskaya vendace (*Coregonus sardinella* Val.)]. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological Journal] 34 (1), 158–161. (In Russian).
- Zadelenov, V.A., Dubovskaya, O.P., Bazhina, L.V., Glushchenko, L.A., Isaeva, I.G. et al., 2017. Novye svedeniya o biote ozer zapadnoy chasti plato Putorana [New data on the biota of lakes in the western part of the Putorana Plateau]. *Zhurnal Sibirskogo Federal'nogo Universiteta. Biologiya* [Journal of the Siberian Federal University. Biology] 10 (1), 87–105. (In Russian).
- Zvereva, O.S., Kuchina, E.S., Ostroumov, N.A., 1953. Ryby i rybny promysel srednego i nizhnego techeniya Pechory [Fish and fishery in the middle and lower reaches of the Pechora River]. Academy of Sciences of the USSR, Moscow–Leningrad, USSR, 230 p. (In Russian).
- Zubova, E.M., Kashulin, N.A., 2019. Pitaniye siga *Coregonus lavaretus* (L.), evropeyskoy ryapushki *C. albula* i evropeyskoy koryushki *Osmerus eperlanus* v oz. Imandra [Feeding of whitefish *Coregonus lavaretus* (L.), European vendace *C. albula*, and European smelt *Osmerus eperlanus* in Lake Imandra]. *Trudy XVI Fersmanovskoy nauchnoy sessii GI KNTs RAN* [Proceedings of the XVI Fersmanov's Scientific Session of the Geological Institute of Kola Scientific Centre of RAS]. Apatity, Russia, 203–207. (In Russian).
- Zubova, E.M., Kashulin, N.A., Terentyev, P.M., 2020. Sovremennye biologicheskiye kharakteristiki siga *Coregonus lavaretus*, evropeyskoy ryapushki *C. albula* i evropeyskoy koryushki *Osmerus eperlanus* ozera Imandra [Modern biological characteristics of the whitefish *Coregonus lavaretus*, European vendace *C. albula*, and European smelt *Osmerus eperlanus* of Lake Imandra]. *Vestnik Permskogo universiteta. Seriya Biologiya* [Perm University Bulletin. Biology Series] 3, 210–226. (In Russian). <https://doi.org/10.17072/1994-9952-2020-3-210-226>
- Zuyanova, O.V., Bolotova, N.L., Zuyanov, E.A., 1994. Pitaniye ryapushki iz ozer Beloe i Vozhe [Feeding of vendace from lakes Beloe and Vozhe]. *Materialy V Vserossiyskogo soveshchaniya "Biologiya i biotekhnika razvedeniya sigovykh ryb"* [Materials of the V All-Russian meeting "Biology and biotechnology of whitefish breeding"]. St. Petersburg, Russia, 67–68. (In Russian).



Article

Butterflies (Lepidoptera: Hesperioidea and Papilionoidea) of the Moldo-Too Range (Inner Tien-Shan): faunistic analysis and vertical distribution

Stanislav K. Korb 

Russian Entomological Society, Nizhny Novgorod Branch, PO Box 97, Nizhny Novgorod, 603009 Russia

stanislavkorb@list.ru

Received: 15.02.2021

Revised: 16.04.2021

Accepted: 20.05.2021

Published online: 13.08.2021

DOI: 10.23859/estr-210215

UDC 595.789

Translated by S.V. Nikolaeva

Abstract. Data on the fauna and vertical distribution of butterflies of the Moldo-Too Mountain Range (Inner Tien Shan) are presented. The material for research was collected during 12 summer seasons at 9 points of the ridge. The fauna of this mountainous region includes 118 species of Rhopalocera: 9 species of Hesperidae, 7 species of Papilionidae, 15 species of Pieridae, 21 species of Nymphalidae, 23 species of Satyridae, 1 species of Riodinidae and 42 species of Lycaenidae. The vertical distribution of this fauna on the Moldo-Too Range is as follows: 79 species in low mountains, 100 species in middle mountains, 60 species in high mountains and 31 species in ultrahigh mountains. The distribution of this fauna on the key habitats is as follows: 91 species in steppes, 105 species in dry meadows, 57 species in wet meadows, 14 species in screes, 23 species in rocks and rocky places and 18 species in the bushes. It is shown that the faunas of the low and middle mountains, high and ultrahigh mountains are similar, and that the faunas of two of the six key biotopes (steppes and dry meadows) are similar; possible causes of this similarity are discussed.

Keywords: butterflies, fauna, Central Asia, Kyrgyzstan.

To cite this article. Korb, S.K., 2021. Butterflies (Lepidoptera: Hesperioidea and Papilionoidea) of the Moldo-Too Range (Inner Tien-Shan): faunistic analysis and vertical distribution. *Ecosystem Transformation* 4 (3), 57–67. <https://doi.org/10.23859/estr-210215>

Introduction

Butterflies of the mountainous regions of Central Asia have been the subject of active study for over 150 years. However, this study mainly focuses on issues of taxonomy and nomenclature; summaries of the data on the fauna and ecology of diurnal butterflies in the region are quite rare. The best-studied region in this respect is the North Tien Shan; other mountainous areas have been studied much less. For the North Tien Shan, the vertical distribution of butterflies was studied for all ridges (Korb, 1994,

2012, 2015; Zhdanko, 1979, 1983); the composition of the faunas of this area has also been studied in detail (Korb, 2000).

In the Inner Tien Shan, the vertical distribution has not been studied for any ridge, and the composition of faunas is only known for two out of eight ridges: Suusamyrtoo (Korb, 2010) and Jumgaltoo (Korb, 2018). Meanwhile, the issues of studying the vertical distribution and composition of the faunas of individual ridges are extremely important for understanding the processes of faunogenesis in the mountainous

territories of Central Asia (Kryzhanovsky, 1965), especially because some of the mountain ranges of the region have a vertical belt distribution (Semenov, 1858), and some are mosaic (Zimin, 1964). In particular, in the North Tien Shan, four out of five ridges are characterized by a zonal vertical distribution of butterflies (Korb, 2012) and one ridge shows a mosaic distribution (Korb, 2015). In addition, it is possible to assume the presence of a mixed (belt-mosaic) vertical distribution of butterflies in the mountains of Central Asia, but so far this type of vertical distribution has not been shown for any ridge.

At present, there is not enough material to draw conclusions about how often vertical distribution of butterflies of the mosaic type occurs in Central Asia and whether there are patterns in its distribution. This work is a continuation of studies on the vertical distribution of Rhopalocera in the mountain ranges of Central Asia, and should serve as the next stage in the accumulation of the data necessary to understand its patterns. The Moldo-Too Range was chosen as a model for studying the vertical distribution of butterflies for the following reasons. Firstly, it is located almost entirely in the middle of the Inner Tien Shan and can be considered the standard of its Rhopalocera fauna. Secondly, almost all of its territory is easily accessible (a convenient highways run along the entire ridge). Thirdly, the piedmont plain has been cultivated for many centuries, and in the future our studies can form the basis for comparison with less or more disturbed faunas of other Inner Tien Shan ranges, as well as neighbouring mountainous regions.

Material and methods

The Moldo-Too range stretches in a latitudinal direction between the valleys of the K ok meren and Naryn rivers; the length of the range is about 150 km. The highest peak reaches 4185 m above sea level. The range is composed mainly of limestone with extensive inclusions of clay and sandstone. The lower and middle parts of the slopes are occupied by steppe and in some places semi-desert vegetation (cereal and forb steppes, *Kobresia* communities, wormwood-*Kobresia* and wormwood-cereal semideserts); higher up, there are thickets of shrubs and trees (juniper, spruce).

The material was collected during the summer season (from June to August) in 1997, 1999, 2001, 2005, 2007, 2009, 2014–2019 in the following localities (Fig. 1): (1) Kok-Zherty Canyon (N 41°33'39" E 73°56'17"); (2) vicinity of the village of Dostuk (N 41°22'46" E 75°38'18"); (3) vicinity of the village of Kulanak (N 41°21'21" E 75°30'13"); (4) vicinity of the village of Ak-Tal (N 41°24'26" E 75°3'43"); (5) vicinity of the village of Ak-Kyya (N 41°27'15" E 74°59'51"); (6) Koro-Goo mountain pass (N 41°31'34" E 74°42'37"); (7) vicinity of Song-Kel Lake 12 km of the Kara-Kech coal mine (= Korum-Kechy in old papers)

(N 41°45'7" E 74°55'7"); (8) vicinity of Mount Kazarman (N 41°24'18" E 74°2'6").

To collect material, 3–5 straight routes were made to each point, radially diverging from the expedition camp, 3–7 km long, with climb. The material on linear routes was collected using an entomological net for not easily identified species; easily identifiable taxa were recorded based on instant observation. A total of 4000 specimens were collected and more than 25000 observations were made. In addition, collection materials were used from the Zoological Museum of Moscow State University (Moscow), the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences (St. Petersburg), the Institute of Biology of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (Syktyvkar), the Finnish Natural History Museum (Helsinki) and Berlin Museum of Natural History (Museum f ur Naturkunde Leibniz-Institut f ur Evolutions- und Biodiversit atsforschung) (Berlin).

The collected material was processed using Microsoft Excel 2019 and IBM SPSS Statistics (version 26). The similarity of the faunas was assessed using the Jaccard similarity index; the K nearest neighbour algorithm (KNN) was used to construct the dendrogram (Pesenko, 1982). The systematics and nomenclature of the butterflies follows the modern catalogue (Korb and Bolshakov, 2016).

The belts of the vertical profile of the ridge are identified in accordance with the traditional division (Gorodkov, 1984), which we have modified and supplemented (Korb, 2012, 2019): low mountains, medium mountains, high mountains, and ultrahigh mountains. The types of biotopes are identified in accordance with their key role in the conservation of biological diversity and are determined according to the method described by A.V. Gribkov et al. (2017): steppe and steppe stations (Fig. 2A), dry meadows (Fig. 2B), wet meadows (Fig. 2C), talus (Fig. 2D, E), rocks (Fig. 2F) and bushes (Fig. 2G).

Results

On the Moldo-Too Range, 118 species of butterflies were recorded (Table 1). They are distributed along vertical belts as follows: 79 in the low mountains, 100 in the middle mountains, 60 in the highlands and 31 in the ultrahigh mountains. Division by key biotopes: 91 species were recorded in steppe and steppe zones, 105 – in dry meadows, 57 – in wet meadows, 14 – in talus, 23 – in rocks and 18 – in thickets of shrubs.

The analysis of the similarity of the faunas of the vertical belts (Table 2) shows that the faunas located below are more similar than those located above. The similarity index of the faunas of the low and middle mountains is 0.750, while for the faunas of the high and ultrahigh mountains the same index is 0.500. The latter value is a threshold for identifying faunas as

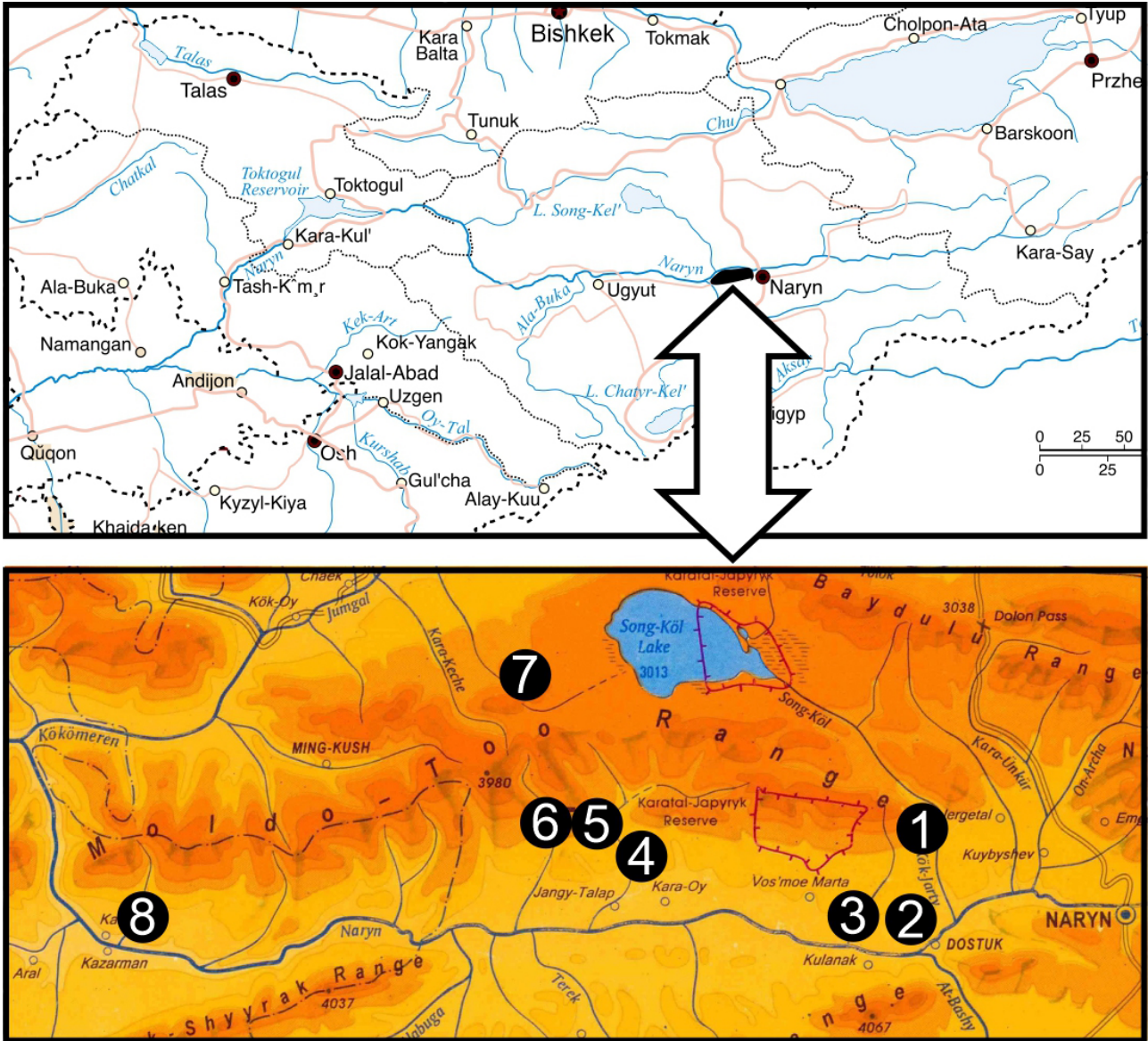


Fig. 1. Map of the study area. See the text for locality details.

similar. The faunas of the high and middle mountains are different. Thus, along the border of these two belts, a conditional line can be drawn between the faunas of allochthonous and autochthonous origin.

The relationship between the faunas of key biotopes looks much more interesting (Table 3). Here, the similarity is observed only between steppe and steppe stations and dry meadows, due to the obvious commonality of habitat conditions, such a regularity in the distribution of species over key biotopes is expected. The faunas of diurnal butterflies in other key biotopes of the Moldo-Too Range are different.

The taxonomic composition of the butterflies of the ridge includes 9 species of Hesperidae, 7 species of Papilionidae, 15 species of Pieridae, 21 species of Nymphalidae, 23 species of Satyridae, 1 species of Riodinidae and 42 species of Lycaenidae.

Lycaenidae and representatives of the nymphaloid complex (Nymphalidae and Satyridae; some authors consider them as subfamilies of the same family) are represented approximately equally and in general account for more than two thirds (72%) of the entire fauna. The remaining 28% of the fauna belongs to 4 families, of which the largest share of species belongs to Pieridae, and the smallest to Riodinidae.

The largest number of Hesperidae species was recorded in the low-mountain (7) and middle-mountain (8) belts. In the highlands, the number of skipper species sharply decreases (4 species were noted), in the ultrahigh mountains it is even fewer (2 species). For the Papilionidae, the opposite picture was noted: only 1 species was recorded in the low mountains, in the middle mountains the number of species increases markedly (4 species), and the



Fig. 2. Key biotopes: **A** – steppe and steppe stations, vicinity of the village of Kulanak, 1800 m; **B** – Dry meadows, vicinity of the Koro-Goo mountain pass, 2500 m; **C** – wet meadows, vicinity of lake Song-Kel near the Kara-Keche coal deposit, 3200 m; **D, E** – talus, vicinity of the Moldo-Ashuu mountain pass, 2000 m (in two angles); **F** – Rock cliffs, Kogo-Goo mountain pass, 2400–2600 m; **G** – thickets of bushes, the foothills of the Song-Kel-Ashuu mountain pass, 15 km on the way to the Kara-Keche coal deposit, 2200 m. Photographs by the author (**A, C–G**), E. Komarov (**B**).

Table 1. Vertical distribution and biotopic distribution of Rhopalocera of the Moldo-Too Range. I – low mountains (up to 1500 m), II – medium mountains (1500–2500 m), III – high mountains (2500–3500 m), IV – ultrahigh mountains (above 3500 m). 1 – steppes and steppe stations; 2 – dry meadows; 3 – wet meadows (alpine, subalpine); 4 – talus; 5 – cliffs; 6 – thickets of bushes (rose, *Spiraea*).

No.	Species	Vertical belts				Biotopes					
		I	II	III	IV	1	2	3	4	5	6
1	<i>Carcharodus alceae</i> (Esper, 1780)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
2	<i>Syrichtus antonia</i> (Speyer, 1879)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
3	<i>S. staudingeri</i> (Speyer, 1879)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
4	<i>S. proteus</i> (Staudinger, 1882)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
5	<i>Spialia orbifer</i> (Hübner, 1823)	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-
6	<i>Pyrgus malvae</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	-	+	+	+	-	-	-
7	<i>P. alpinus</i> (Erschoff, 1874)	-	-	+	+	+	+	+	-	-	-
8	<i>Thymelicus lineola</i> (Ochsenheimer, 1808)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
9	<i>Hesperia comma</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-
10	<i>Papilio machaon</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
11	<i>Parnassius apollonius</i> (Eversmann, 1847)	-	+	+	-	+	+	+	-	-	-
12	<i>P. tianschanicus</i> Oberthür, 1879	-	+	+	-	-	+	+	-	+	-
13	<i>P. actius</i> (Eversmann, 1843)	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-
14	<i>Koramius delphius</i> (Eversmann, 1843)	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-
15	<i>K. infernalis</i> (Elwes, 1886)	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-
16	<i>K. davydovi</i> (Churkin, 2006)	-	+	+	-	-	+	-	-	+	-
17	<i>Colias cocandica</i> Erschoff, 1874	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-
18	<i>C. erate</i> (Esper, 1801)	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-
19	<i>C. romanovi</i> Grum-Grshimailo, 1885	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-
20	<i>C. staudingeri</i> Alphéraky, 1881	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-
21	<i>C. thisoa</i> Ménétrières, 1832	-	+	+	-	-	+	+	-	-	-
22	<i>Aporia crataegi</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	-	+	+	+	-	-	+
23	<i>Metaporia leucodice</i> (Eversmann, 1843)	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+
24	<i>Pieris brassicae</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-
25	<i>P. canidia</i> (Sparrman, 1768)	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-
26	<i>P. banghaasi</i> Sheljuzhko, 1910	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-
27	<i>P. napi</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-
28	<i>P. rapae</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-
29	<i>Pontia daplidice</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-
30	<i>P. chloridice</i> (Hübner, 1808–1813)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
31	<i>P. callidice</i> (Hübner, 1800)	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-
32	<i>Argynnis pandora</i> (Denis et Schiffermüller, 1775)	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-
33	<i>A. niobe</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	+	-	+	+	+	-	-	-
34	<i>A. adippe</i> (Linnaeus, 1767)	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-
35	<i>A. aglaja</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	-	+	+	+	-	-	-
36	<i>Issoria lathonia</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-

No.	Species	Vertical belts				Biotopes					
		I	II	III	IV	1	2	3	4	5	6
37	<i>Brenthis hecate</i> (Denis et Schiffermüller, 1775)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
38	<i>Boloria erubescens</i> (Staudinger, 1901)	-	+	+	+	-	+	+	-	-	-
39	<i>B. generator</i> (Staudinger, 1886)	-	-	+	+	-	+	+	-	-	-
40	<i>Polygonia egea</i> (Cramer, 1775)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
41	<i>Nymphalis xanthomelas</i> (Denis et Schiffermüller, 1775)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	+
42	<i>Aglais urticae</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+
43	<i>Inachis io</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+
44	<i>Vanessa cardui</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+
45	<i>Melitaea didyma</i> (Esper, 1778)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
46	<i>M. ala</i> Staudinger, 1881	-	+	+	-	+	+	-	-	-	-
47	<i>M. fergana</i> Staudinger, 1881	-	+	+	+	+	+	+	+	-	-
48	<i>M. trivia</i> (Denis et Schiffermüller, 1775)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
49	<i>M. minerva</i> Staudinger, 1881	+	+	+	-	+	+	+	-	-	-
50	<i>M. pallas</i> Staudinger, 1886	-	+	+	-	-	+	+	-	-	-
51	<i>M. sibina</i> Alphéraky, 1881	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
52	<i>M. arduinna</i> (Esper, 1793)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
53	<i>Marginarge eversmanni</i> (Eversmann, 1847)	+	+	-	-	-	+	-	-	-	+
54	<i>Melanargia parce</i> Staudinger, 1882	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
55	<i>Chortobius pamphilus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-
56	<i>C. sunbecca</i> (Eversmann, 1843)	-	+	+	-	+	+	-	-	-	+
57	<i>Paralasa kolesnichenkoi</i> Churkin et Zhdanko, 2001	-	+	+	-	+	+	-	+	+	-
58	<i>Erebia mopsos</i> Staudinger, 1886	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-
59	<i>E. mongolica</i> Erschoff, 1888	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-
60	<i>E. radians</i> Staudinger, 1886	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-
61	<i>E. progne</i> Groum-Grshimailo, 1890	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-
62	<i>Hipparchia autonoe</i> (Esper, 1783)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
63	<i>Chazara briseis</i> (Linnaeus, 1764)	+	+	-	-	+	+	-	-	+	-
64	<i>C. enervata</i> (Staudinger, 1881)	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-
65	<i>C. kaufmanni</i> (Erschoff, 1874)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
66	<i>C. heydenreichi</i> (Lederer, 1853)	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-
67	<i>Pseudochazara turkeстана</i> (Grum-Grshimailo, 1893)	+	+	+	-	+	+	-	+	+	-
68	<i>Satyrus ferula</i> (Fabricius, 1793)	+	+	-	-	+	+	-	-	+	-
69	<i>Hyponephele interposita</i> (Erschoff, 1874)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
70	<i>H. dysdora</i> (Lederer, 1870)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
71	<i>H. laeta</i> (Staudinger, 1886)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
72	<i>H. glasunovi</i> (Grum-Grshimailo, 1893)	+	+	-	-	+	+	-	-	+	-

No.	Species	Vertical belts				Biotopes					
		I	II	III	IV	1	2	3	4	5	6
73	<i>H. naricina</i> (Staudinger, 1870)	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-
74	<i>H. haberhaueri</i> (Staudinger, 1886)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
75	<i>H. naubidensis</i> (Erschoff, 1874)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
76	<i>Polycaena tamerlana</i> Staudinger, 1886	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-
77	<i>Fixsenia acaudata</i> (Staudinger, 1901)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	+
78	<i>Neolycaena carbonaria</i> (Groum-Grshimaïlo, 1890)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	+
79	<i>N. sinensis</i> (Alphéraky, 1882)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
80	<i>Callophrys rubi</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	-	-	+	-	-	-	+
81	<i>Lycaena phlaeas</i> (Linnaeus, 1761)	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+
82	<i>L. thersamon</i> (Esper, 1784)	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-
83	<i>L. solskyi</i> (Erschoff, 1874)	-	+	+	-	+	+	+	-	-	-
84	<i>L. dispar</i> (Haworth, 1802)	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-
85	<i>L. splendens</i> (Staudinger, 1881)	-	+	+	-	+	+	+	-	-	-
86	<i>L. margelanica</i> (Staudinger, 1881)	-	-	+	+	+	+	-	-	+	+
87	<i>Athamanthia dilutior</i> (Staudinger, 1881)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
88	<i>Cupido buddhista</i> (Alphéraky, 1881)	-	+	+	+	-	+	+	-	-	-
89	<i>C. prosecusa</i> (Erschoff, 1874)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
90	<i>Celastrina argiolus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+
91	<i>Glaucopsyche alexis</i> (Poda, 1761)	+	+	-	-	-	+	+	-	-	-
92	<i>G. aeruginosa</i> (Staudinger, 1881)	-	+	+	-	+	+	-	-	-	-
93	<i>Phengaris cyanecula</i> (Eversmann, 1848)	+	+	+	-	+	+	+	-	-	-
94	<i>Plebejus idas</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
95	<i>P. argivus</i> (Staudinger, 1886)	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-
96	<i>P. rogneda</i> (Groum-Grshimaïlo, 1890)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
97	<i>P. maracandicus</i> (Erschoff, 1874)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
98	<i>Rueckbeilia fergana</i> (Staudinger, 1881)	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+
99	<i>Alpherakya sarta</i> (Alphéraky, 1881)	+	+	-	-	+	+	-	-	+	-
100	<i>Glabroculus elvira</i> (Eversmann, 1854)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
101	<i>Aricia agestis</i> (Denis et Schiffermüller, 1775)	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-
102	<i>A. artaxerxes</i> (Fabricius, 1793)	+	+	+	-	+	+	+	-	-	+
103	<i>Afarsia sieversii</i> (Christoph, 1873)	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-
104	<i>Agriades pheretiades</i> (Eversmann, 1843)	-	-	+	+	-	+	+	+	-	-
105	<i>Eumedonia eumedon</i> (Esper, 1780)	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+
106	<i>E. persephatta</i> (Alphéraky, 1881)	-	+	+	-	+	+	+	-	-	-
107	<i>Cyaniris semiargus</i> (Rottemburg, 1775)	+	+	-	-	-	+	+	-	-	-
108	<i>Polyommatus amandus</i> (Schneider, 1792)	+	+	+	-	+	+	+	-	-	-
109	<i>P. ripartii</i> (Freyer, 1830)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
110	<i>P. damon</i> (Denis et Schiffermüller, 1775)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-

No.	Species	Vertical belts				Biotopes					
		I	II	III	IV	1	2	3	4	5	6
111	<i>P. iphigenides</i> (Staudinger, 1886)	-	+	+	+	-	+	+	-	-	-
112	<i>P. samusi</i> Korb, 2017	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-
113	<i>P. melanius</i> (Staudinger, 1886)	-	+	+	-	+	+	-	-	-	-
114	<i>P. phyllides</i> (Staudinger, 1886)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
115	<i>P. thersites</i> (Cantener, 1835)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
116	<i>P. venus</i> (Staudinger, 1886)	-	-	+	+	-	-	+	-	+	-
117	<i>P. icadius</i> (Groum–Grshimailo, 1890)	+	+	+	-	+	+	+	-	-	-
118	<i>P. icarus</i> (Rottemburg, 1775)	+	+	+	-	+	+	+	-	-	-
Bcero		79	100	60	31	91	105	57	14	23	18

Table 2. Jaccard similarity index of faunas of Rhopalocera of the vertical belts of the Moldo-Too Range. Designations of vertical belts as in Table 1.

Vertical belt	I	II	III	IV
I	1.000			
II	0.752	1.000		
III	0.212	0.386	1.000	
IV	0.101	0.140	0.500	1.000

Table 3. Jaccard similarity index of faunas of Rhopalocera from key biotopes of the Moldo-Too Range. Key biotopes are designated as in Table 1.

Key biotopes	1	2	3	4	5	6
1	1.000	-	-	-	-	-
2	0.848	1.000	-	-	-	-
3	0.336	0.438	1.000	-	-	-
4	0.051	0.054	0.145	1.000	-	-
5	0.130	0.134	0.194	0.370	1.000	-
6	0.149	0.162	0.154	0.067	0.108	1.000

family reaches the greatest diversity in the high mountains (6 species). In the ultrahigh mountains, the number of Papilionidae species again drops to 4.

The number of Pieridae species in low and middle mountains is approximately equal (10 and 12 species, respectively); it gradually decreases with an increase in absolute altitude (7 species in the highlands and 3 in the ultrahigh mountains). Nymphalids, like the previous family, have the maximum species diversity in the middle mountains (20 species); the low-mountain and high-mountain fauna of the Nymphalidae of

the Moldo-Too Range are approximately equal (14 and 13 species, respectively). The smallest number of species of the family was noted in the ultrahigh mountains (8 species). Satyrids in the low and middle mountains have approximately equal number of species (17 and 18 species, respectively), in the high mountains the number of species decreases markedly (10), in the ultrahigh mountains it drops even more (6 species).

Riodinidae, represented by only one species on the Moldo-Too Range, are absent in the low

and middle mountains. Lycaenidae have the highest species diversity in the middle mountains (38 species); in the lowlands, 30 species of this family have been recorded. The number of species of blues in the highlands is half that in the middle mountains (19 species); in ultrahigh mountains, their number again drops by more than half (up to 7 species).

Discussion

Distribution of Rhopalocera along the vertical belts of the Moldo-Too Range fits into the patterns discovered earlier (Korb, 2014, 2019): the highest species diversity is observed in the middle-mountain belt, the lowest in the ultra-high mountain zone; at the same time, the number of species first increases in the direction from bottom to top, and then conversely, decreases after the mid-mountain zone. This concerns both the general Rhopalocera fauna, and the faunas of individual families.

The relationship between faunas of diurnal butterflies in key biotopes of the Moldo-Too Range: similarity between key biotopes is observed only for steppe and steppe stations and dry meadows. This type of distribution indicates an absence of connections between the faunas of butterflies of low mountains-middle mountains and high mountains-ultrahigh mountains. Kryzhanovsky (1965) proposed a theory about different sources of origin for the faunas of the mountains of Central Asia: the low-mountainous-middle-mountain group of faunas is of allochthonous origin, and the high-mountainous-superhigh-mountain group is of autochthonous origin. The lack of connections between these groups in our data supports this theory.

It is noteworthy that the index of similarity of the Rhopalocera faunas of the highlands and ultrahighlands of the Moldo-Too Range is at the border between similarity and dissimilarity (0.500). In the mountain ranges of the North Tien Shan, the similarity between the alpine and ultra-alpine faunas of diurnal butterflies is higher; the minimum value of the similarity index was found for the Kyrgyz Range (0.540), maximum – for Trans-Ili Alatau (0.810) (Korb, 2012). In the mountains of the Southwestern Pamir, the index of similarity of the faunas of butterflies of highlands and ultrahigh mountains ranges from 0.561 to 0.612 (Korb, 2016). Most likely, the higher similarity of the Rhopalocera faunas of the highlands and ultrahighlands of the North Tien Shan is explained by the stronger influence of allochthonous processes on the genesis of the fauna of this territory since it is located at the beginning of the South Siberia-Central Asia migration corridor. This can also explain the average values of the similarity index of the faunas of diurnal butterflies of the highlands and ultrahighlands of the Southwestern Pamir: they are located approximately in the middle of the migration corridor between the

mountain uplifts of Central Asia and the Himalayas. It is obvious that the distant position of the ridges of the Inner Tien Shan (Moldo-Too Range) from these migration corridors makes the role of autochthonous processes in their faunogenesis higher.

The significance of the Moldo-Too Range, as a part of the Naryn arid refugium, consisted not only of autochthonous morphogenesis of conserved ancestral forms (leading, for example, to the formation of the endemic species of this mountain range, *Koramius davydovi*), but also in the conservation of desert and semi-desert species on its territory. In particular, among diurnal butterflies, these include *Hyponephele naricina*, *Cupido prosecusa*, and *Glabroculus elvira*.

The modern picture of the vertical distribution of butterflies on the Moldo-Too Range (the highest species richness of blues, nymphalids and satyrids in the middle and low mountains; a gradual decrease in the species richness of families in more high vertical belts) is presumably associated with an increase in the humidity of habitats with an increase in absolute altitude.

Acknowledgements

The author is sincerely grateful to the colleagues who participated in expeditions: A.A. Shaposhnikov (Podolsk), A.G. Belik (Saratov), A.N. Samus (Volgograd), E.V. Komarov (Volgograd), O.P. Komarov (Volgograd). The author is also grateful to [G.A. Anufriev](#) (Nizhny Novgorod) and Yu. Shchetkin (Taganrog) for developing the study of the vertical distribution of phytophagous insects in mountainous Central Asia, and for the invaluable knowledge that they shared. I would like to express my deep gratitude to the curators of the Lepidoptera, who provided access to collections: A.V. Sviridov (Zoological Museum of Moscow State University), S.Yu. Sinev and A.L. Lvovsky (Zoological Institute RAS), A.G. Tatarinov and O.I. Kulakova (Institute of Biology, Komi Science Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences), J. Kullberg and L. Kaila (Finnish Natural History Museum), W. Mey (Museum für Naturkunde).

ORCID

C.K. Korb  [0000-0002-1120-424X](https://orcid.org/0000-0002-1120-424X)

References

- Gorodkov, K.B., 1984. Tipy arealov nasekomykh tyndry i lesnykh zon evropeyskoy chasti SSSR [Types of insect habitats in the tundra and forest zones of the European part of the USSR]. In: Gorodkov, K.B. (ed.), *Arealy nasekomykh yevropeyskoy chasti SSSR. Karty 179–221* [Geographic ranges of insects of the European part of the USSR. Maps 179–221]. Nauka, Leningrad, USSR, 3–20. (In Russian).

- Gribkov, A.V., Pozhidaeva, L.V., Kuzmenkin, D.V., Shchur, A.V., 2017. Polevoy opredelitel' klyuchevykh biotopov i ob'yektov, podlezhashchikh sokhranenyu pri osvoyenii lesosek na territorii Respubliki Altay [Field guide to key biotopes and objects to be preserved during the development of cutting areas in the Altai Republic]. World Wide Fund for Nature (WWF), Krasnoyarsk, Russia, 54 p. (In Russian).
- Korb, S.K., 1994. Vertikal'noe raspredelenie bulavousykh cheshuekrylykh (Lepidoptera, Rhopalocera) na Kirfizskom khrebe [Vertical distribution of butterflies (Lepidoptera, Rhopalocera) on the Kyrgyz ridge]. *Zoologicheskii zhurnal [Zoological Journal]* 73 (7, 8), 123–129. (In Russian).
- Korb, S.K., 2000. Ocherk fauny bulavousykh cheshuekrylykh (Lepidoptera, Rhopalocera) Severnogo Tyan-Shanya [Essay on the fauna of butterflies (Lepidoptera, Rhopalocera) of the North Tien Shan]. *Zoologicheskii zhurnal [Zoological Journal]* 79 (7), 824–832. (In Russian).
- Korb, S.K., 2010. Bulavousye cheshuekrylye (Lepidoptera, Rhopalocera) Suusamyrskoj doliny (Kyrgyzstan): obzor fauny s opisaniem dvukh novykh vidov [Butterflies (Lepidoptera, Rhopalocera) of the Suusamyr valley (Kyrgyzstan): an overview of the fauna with a description of two new species]. *Altayskiy zoologicheskii zhurnal [Altay Zoological Journal]* 2009 (3), 31–42. (In Russian).
- Korb, S.K., 2012. Zoogeographicheskiy analiz poyasnoy struktury fauny bulavousykh cheshuekrylykh Severnogo Tyan-Shanya (Lepidoptera: Rhopalocera) i voprosy genezisa fauny Tsentralnoy Azii [Zoogeographic analysis of the belt structure of the fauna of butterflies of the North Tien Shan (Lepidoptera: Rhopalocera) and questions of the origin of the fauna of Central Asia]. *Kavkazskiy entomologicheskii byulleten' [Caucasian Entomological Bulletin]* 8 (2), 283–296. (In Russian).
- Korb, S.K., 2015. Vertikal'noe raspredelenie bulavousykh cheshuekrylykh na khrebe Terskey Ala-Too (Severniy Tyan-Shan) (Lepidoptera, Papilionoformes) [Vertical distribution of butterflies on the Terskey Ala-Too Ridge (North Tien Shan) (Lepidoptera, Papilionoformes)]. *Trudy Mordovskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika imeni P.G. Smidovicha [Proceedings of Mordovian State Natural Reserve named after P.G. Smidovich]* 14, 255–266. (In Russian).
- Korb, S.K., 2016. Sravnitel'nyi analiz vertikal'nogo raspredeleniya bulavousykh cheshuekrylykh (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) v gorakh Yugo-Zapadnogo Pamira (Tadzhikistan) [Comparative analysis of the vertical distribution of butterflies (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) in the mountains of the Southwestern Pamir (Tajikistan)]. *Kavkazskiy entomologicheskii byulleten' [Caucasian Entomological Bulletin]* 12 (2), 289–296. (In Russian).
- Korb, S.K., 2018. Butterfly fauna of Dzhungal-Too mountain ridge in Kyrgyzstan (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea). *Acta Biologica Sibirica* 4 (2), 53–60.
- Korb, S.K., 2019. Zakonomernosti vertikal'nogo raspredeleniya bulavousykh cheshuekrylykh (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) Sredney Azii [Patterns of the vertical distribution of butterflies (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) in Central Asia]. *Kavkazskiy entomologicheskii byulleten' [Caucasian Entomological Bulletin]* 15 (1), 187–202. (In Russian).
- Korb, S.K., Bolshakov, L.V., 2016. A systematic catalogue of butterflies of the former Soviet Union (Armenia, Azerbaijan, Belarus, Estonia, Georgia, Kyrgyzstan, Kazakhstan, Latvia, Lithuania, Moldova, Russia, Tajikistan, Turkmenistan, Ukraine, Uzbekistan) with special account to their type specimens (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea). *Zootaxa* 4160, 1–324.
- Kryzhanovsky, O.L., 1965. *Sostav i proiskhozhdeniye nazemnoy fauny Sredney Azii [Composition and origin of the terrestrial fauna of Central Asia]*. Nauka, Moscow – Leningrad, USSR, 419 p. (In Russian).
- Pesenko, Yu.A., 1982. Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh [Principles and methods of quantitative analysis in faunistic research]. Nauka, Moscow, USSR, 288 p. (In Russian).
- Semenov, P.P., 1858. Pervaya poezdka na Tyan-Shan ili Nebesnyi khrebet do verkhovya sistemy r. Yaksarta ili Syr-Dar'yi v 1857 godu [The first trip to the Tien Shan or the Nebesnyi Ridge to the upper reaches of the Jaxartes or Syr Darya River in 1857]. *Vestnik Imperatorskogo Russkogo Geograficheskogo Obshchestva [Bulletin of the Imperial Russian Geographical Society]* 23, 1–25.

Zhdanko, A.B., 1979. Vertikal'noe raspredelenie dneykh babochek (Lepidoptera, Rhopalocera) Zailiyskogo Alatau [Vertical distribution of diurnal butterflies (Lepidoptera, Rhopalocera) of the Trans-Ili Alatau]. *Novosti entomologii Kazakhstana* [News of entomology of Kazakhstan]. Alma-Ata, Kazakhstan, 79–84. (In Russian).

Zhdanko, A.B., 1983. Vertikal'noe raspredelenie dnevykh babochek (Lepidoptera, Rhopalocera) v gorakh Severnogo Tyan-Shanya i Yushnogo

Altaya [Vertical distribution of diurnal butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea) in the mountains of the North Tien Shan and South Altai]. *Entomologicheskoye obozreniye* [Entomological Review] 62 (4), 716–727. (In Russian).

Zimina, R.P., 1964. Zakonomernosti vertikal'nogo rasprostraneniya mlekopitayushchikh [Patterns of vertical distribution of mammals]. Nauka, Moscow, USSR, 158 p. (In Russian).

Corrigendum

Influence of environmental factors on the interannual variability of macrozoobenthos of the floodplain lakes

Alexander A. Prokin, Dmitry G. Seleznev, Alexander I. Tsvetkov

Ecosystem Transformation 2021, **4** (2), 3–15

An error was found in a formula.

In “Materials and Methods”, p. 5, the former formula:

$$C_s = \frac{2 \cdot (C_n + C_f)}{2 \cdot k + n \cdot (n - 1)}$$

Shall read now:

$$C_s = \frac{2 \cdot k \cdot (C_f + 1)}{2 \cdot k + n \cdot (n - 1)}$$

Instructions for authors

1. General requirements for the content of articles.

1.1 The journal accepts articles that represent the results of original scientific research, notes, reports, as well as bibliographic reviews and reviews of the latest domestic and foreign research on the problems of natural and anthropogenic changes in ecosystems, fundamental and applied aspects of ecology and assessment of the ecological state of freshwater, marine and terrestrial ecosystems.

1.2. The journal prints only original scientific works, which have never been published anywhere and do not contain incorrect or excessive borrowings.

1.3. The materials sent must correspond to the subject matter of the journal presented in the following areas:

Ecology
Biological resources

1.4. The materials sent must be of scientific novel and fundamental.

1.5. Manuscripts that do not correspond to the scope of the journal or are prepared without regard to the requirements of the journal in terms of their design would not be considered for publication.

2. General requirements for the preparation of articles.

2.1. The submission of materials for publication in the journal is carried out in electronic form at ecosyst.trans@gmail.com. The following materials need to be submitted to the editorial office of the journal:

a) A file with the text of the article in .doc, .docx, .rtf formats.

b) Illustrative material with a resolution of at least 300 dpi for photos and 600 dpi for vector drawings. TIFF (LZW compression) or high quality JPEG formats are recommended for photographs and JPEG or PNG formats – for graphics. Format of the illustrations should correspond to the journal's printed area. The horizontal measurement should be 90 mm (for printing on one strip) or 190 mm (for printing the full width of the sheet). Vertical measurement – no more than 280 mm. Illustrations can be given either individually or in a spreadsheet. Names of files with illustrations should include figure numbers (fig1.tif; fig1 Map.tif). Illustrations are published in color in the electronic version of the magazine and in black and white – in print. The number of illustrations per article is not specifically regulated, however, the Editorial Board reserves the right to reject material that has a disproportionately large amount of illustrations. If extensive illustrative material is necessary, it can be published as an online supplement to the article.

c) Tables must be provided in .doc, .docx, .xls, .xlsx formats. File names must include table numbers (table1.doc). The size of the tables should correspond to the printed area of the journal. Tables of a larger format can be published as an online supplement.

d) Additional materials for the article (high-resolution photographs, additional illustrative material, video files, large tables, databases, etc.) can be published on the journal's website as supplements. Supplements to all articles are published in open access.

e) A scanned copy of the completed license agreement.

Files infected with viruses are not processed and not accepted for publication.

In case the receipt of the manuscript was not confirmed by the Editorial Board within three days, it is necessary to repeat sending the manuscript to the address: aeschna@yandex.ru.

2.2. In exceptional cases it is possible to submit materials in paper form: upon personal submission to the editorial staff or by mail.

2.3. The volume of manuscripts should not exceed 80 000 characters with spaces. The recommended volume of the article to be published is 40 000 characters with spaces.

2.4. Page parameters: 210 x 297 mm (A4 format), portrait orientation. The page margins are all 20 mm. Font is normal, Times New Roman. Font size: 12 points in the main text, 10 points in footnotes. Line spacing: one-and-a-half. Text without automatic hyphenation. Article Title: Bold in the center of the page.

2.5. The manuscript is provided as a single file. The manuscript is conditionally divided into three blocks: the first – includes information about the author, abstract, key words, article text, list of used literature; the second – is entirely in English, includes information about the author, an annotation (optional), keywords (optional), a list of references (References); the third – signatures to illustrations and tables, notes for the translator and other technical information. Each block starts with a new page.

2.6. Using taxonomic names, authors should follow the requirements of the International Nomenclature Codes. The names of taxa of generic and species level are given in italics (*Tanychora petiolata* Townes, 1973; *B. bufo* L., 1758). Names of the rank of the family and above are given in regular.

2.7. In the text of the article, abbreviations (except for standard ones), if necessary, are explained at the first mention. The international system of SI units is used.

2.8. The decimal point is the point (3.1415). The delimiter of the groups of digits (used at the author's request) is an indissoluble space (Ctrl + Shift + Space: 101 325). When specifying ranges of values, the numbers are separated by a dash (not to be confused with a hyphen and minus!) without spaces (13–21).

2.9. Do not use spaces or tabs to select a new line (use the paragraph and slider settings on the top ruler in MS Word to do this). Also, do not use a space to create a sparse font (use the Font-Advanced-Interval setting). To insert a new page, use the Insert-Break Page command.

3. Structure and formatting of the text.

3.1. UDC.

3.2. Article title.

3.3. Information about the authors of the article: The author's full name, academic degree (if any), academic title (if any), position, place of work/study (in full, indicating the address of the organization), ORCID. One of the authors is assigned as the corresponding author and his/her valid email address is given.

3.4. Abstract of 400–800 printed characters should be informative highlighting the article's objectives, results, and conclusions. Useful recommendations for writing strong abstracts can be found in the relevant articles, for example:

<https://www.aje.com/arc/make-great-first-impression-6-tips-writing-strong-abstract/>

<https://www.wiley.com/network/researchers/preparing-your-article/how-to-write-a-scientific-abstract>

3.5. Keywords (8–10 words). Keywords should not repeat the words indicated in the title of the work.

3.6. The text of the article. We recommend IMRaD (Introduction, Methods, Results and Discussion) structure of the article:

- a) Introduction;
- b) Material and methods;
- c) The main part (results);
- d) Conclusions (discussion of the results).

3.7. Acknowledgments section.

3.8. Funding information.

3.9. References.

4. Rules for the design of in-text references.

4.1. In-text references are made in accordance to the **Harvard reference style 2**.

4.2. In-text references are taken in parentheses. They indicate:

- a) for articles with one author – (surname of the author, year);

- b) with two authors – (authors' surnames with "and", year);
- c) with three or more authors – (surname of the first author et al., year).

Examples: (Ivanov, 2017); (Ivanov and Petrov, 2017); (Ivanov et al., 2017); ...according to Ivanov (2017)...

4.3. When quoting more than one article in one block:

- a) the references are separated by a semicolon (Ivanov, 2017; Petrov, 2017);
- b) when specifying several works of one author, his surname does not repeat, and the years of publication are listed comma-separated. If there is one author in the list of works issued in one year, they are supplied with alphabetic indices: a, b, c, etc. ;
- c) the ordering of references within the block corresponds to that in the list of literature: first – by the author's name (Russian-speakers in front), then – by the year of publication.

Examples: (Ivanov, 1991, 1992a, b, 2017; Ivanov and Petrov, 1992; Ivanov et al., 2017a, b; Petrov 1991, 1992; Johnson et al., 2017).

5. Rules for formatting the reference list.

5.1. The reference list is made in accordance to **Harvard reference style 2**.

5.2. References should fully correspond to in-text references.

5.3. The list is grouped alphabetically, at the beginning there are sources in languages with Cyrillic script (Russian, Ukrainian, Belarusian, etc.), then in foreign languages (links to works in non-Latin script languages are given in English transliteration). First, the list is sorted by the surnames of the first authors, then by the surnames of the co-authors, then by the year of publication. When quoting two or more works published by one author's team in one year, they are supplied with letter indices (2017a, 2017b, etc.).

5.4. If there is a work published in Russian and foreign languages in the list, a link to the Russian-language publication is provided in the Russian-language block.

5.5. If there is a discrepancy between the electronic and printed version of the cited publication (pages ranges and year of publication may differ), priority should be given to the printed version.

5.6. When specifying references to electronic resources (URL), the date of access to the electronic resource (accessed: 25.11.2017) is indicated.

5.7. The Editorial Board encourages authors to use specialized extensions for text editors (such as Zotero) for easier formatting of reference lists. To avoid incorrect display of links on other devices, before submitting the manuscript to the printer, you must delete the metadata that the program inserts into the text (the Remove field codes command).

5.8. Rules for compilation of bibliographic descriptions.

5.8.1. General rules.

- a) The list of references contains a list of authors with their surnames and initials. For works with no more than seven authors, a complete list is provided; if there are more authors of the cited work, only the first five names are given, followed by "et al.". The list of authors is separated by commas. The initials are separated by a comma (Ivanov, I.I., Petrov, P.P., Sidorov, S.S.);
- b) The year of publication is indicated after the list of authors, separated from the list of authors by a comma;
- c) The names of the journals are given in full, without abbreviations;
- d) If available, DOI is indicated at the end of the link. The DOI is formatted as a URL (with the prefix <https://doi.org/> added before the DOI code).

5.8.2. The order of bibliographic description of articles from periodicals:

Name of author (authors), Year of publication. Article title. *Journal title (fully, italicized)* **Volume** (number), Page range. DOI.

Gagarin, V.G., Gusakov, V.A., 2013. Two species of dorylaimids (Nematoda, Dorylaimida) from the waterbodies of Vietnam. *Biology of Inland Waters* **3**, 9–16. <https://doi.org/10.7868/S0320965213030054>.

Nardoto, G.B., Silva, S., Kendall, C., Ehleringer, J.R., Chesson, L.A. et al., 2006. Geographical patterns of human diet derived from stable-isotope analysis of fingernails. *American Journal of Physical Anthropology* **131** (1), 137–146. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20409>

5.8.3. Book references:

Name of author (authors), Year of publication. Book title. Publishing house, Place of publication, Total number of pages.

Hodek, I., Emden, van, H.F., Honěk, A, 2012. Ecology and Behavior of the Ladybird Beetles (Coccinellidae). John Wiley & Sons, Chichester, UK, 600 p.

5.8.4. Book chapter reference:

Name of author (authors), Year of publication. Title of the chapter. In: Editor (ed.), *Title of the book (italic)*. Publishing house, Place of publication, Range of pages.

Canard, M., 2001. Natural food and feeding habits of lacewings. In: McEven, P., New, T. R., Whittington, A.E. (eds.), *Lacewings in the crop environment*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 116–123.

5.8.5. Conference abstracts references:

Name of author (authors), Year of publication. Article title. *Abstracts of the conference... (in full, italics)*. Location, Range of pages. DOI.

Muravyova, A.P., 2011. Development of ecological consciousness. *Theses of the reports of the XVIII scientific-practical conference of the Humanitarian-Ecological Institute "Ecology. Human. Society."*. Kiev, Ukraine, 4–5.

5.8.6. PhD thesis and PhD abstract thesis references:

Author's name, Year of publication. Name. *Thesis (thesis abstract) for a scientific degree... (in full, italics)*. Place of publication, Total number of pages. URL.

Nikolin, O.A., 2008. Tritium in the aquatic ecosystems of the Ural region. *Biological sciences PhD thesis abstract*. Ekaterinburg, Russia, 21 p.

5.9. References to legislative acts, state standards, reports of organizations without attribution, instructions for devices and software, as well as to anonymous resources on the Internet (GenBank, Roshydromet, Google Maps, etc.) should not be included in the list of references. References to them should be given directly in the text of the work or in footnotes.

6. Structure and rules for the design of the English-language block.

6.1. The title of the article in English.

6.2. Information about the authors of the article (similar to information in the Russian-language block). Full name of the author, transliteration (for automatic transliteration it is recommended to use the site <http://translit.net/>, it is necessary to set the LC standard in the central menu of the site, section "Options..."). Avoid different versions of the transliteration of the authors' names in different journals!

6.3. Abstract and keywords – translation of relevant sections from the Russian-language block. To avoid errors, authors are advised to compile these sections themselves. Otherwise, it is done by the professional translator of the publication.

6.4. References (bibliography).

7. Formatting the References list.

7.1. The reference list is made completely identical to the reference list in Russian.

7.2. The list is grouped alphabetically. The names of the authors of Russian-language works are given in English transliteration and are arranged on an equal basis with foreign ones.

7.3. If there is a work in the list published in Russian and English, an English-language publication is included in the English-language block.

7.4. The order of registration of references is similar to that in the Russian-language list of references.

7.5. When citing Russian-language works that do not have translated English versions, the title of the work is given in English transliteration and is duplicated by the translation of the title into English in square brackets (Biosfera i Noosfera [Biosphere and Noosphere]). Similarly, the Russian-language names of magazines (Ekologiya cheloveka [Human Ecology]) are made. The names of publishers are given in English transliteration without translation (Nauka). At the end of the link, before the DOI pointer, information about the original language (In Russian) is added in parentheses.

Chebotina, M.Y., Nikolin, O.A., 2004. Tritii v vozduшной srede i osadkakh raiona Beloiarskoi AES na Urale [Tritium in air and precipitation in the environment of Beloyarsk NPP, Urals]. *Ural'skii geofizicheskii Vestnik [Urals Geophysical Bulletin]* 1 (6), 107–111. (In Russian).

Bashirova, R.M., Maksimov, G.G., Akhmetova, L.A., 2009. Osnovy ekotoksikologii [Basics of Ecotoxicology]. Bashkir State University, Ufa, Russia, 120 p. (In Russian).

8. Additional information.

8.1. A list of figure captions and table titles are given at the end of the manuscript. Examples of design:

Fig. 1. Skeleton of *Microtus arvalis* vole: **A** – the skull; **B** – thoracic section; **C** – limbs.

Table 1. Daily activity of the *Microtus arvalis* vole.

8.2. Notes for the translator. We recommend the author to provide a Russian-English glossary of complex or little-known names and terms.

Instructions for authors, Edition v.2.4, 08.02.2021

The corrections were applied to paragraphs 1.3, 2.1, 3.3, 3.4, 3.7–3.9, 5.9

ISSN 2619-094X Print

ISSN 2619-0931 Online



Трансформация ЭКОСИСТЕМ

www.ecosysttrans.com

Сентябрь 2021

Том 4

№ 3 (13)



**Череповецкий
16+ Государственный Университет**



Ecosystem Transformation Трансформация экосистем

ISSN 2619-094X Print
ISSN 2619-0931 Online
www.ecosysttrans.com

Научно-теоретический журнал. Выходит один раз в три месяца. Основан в 2017 году.

Сентябрь 2021. Том 4, № 3 (13)

УЧРЕДИТЕЛЬ И ИЗДАТЕЛЬ: ФГБОУ ВО «Череповецкий государственный университет»

ГЛАВНЫЙ РЕДАКТОР:

А.В. Крылов, доктор биологических наук, профессор, Институт биологии внутренних вод РАН (Борок, Россия)

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР:

Д.С. Копылов, кандидат биологических наук, Палеонтологический институт РАН (Москва, Россия)

ЗАМЕСТИТЕЛИ ГЛАВНОГО РЕДАКТОРА:

Е.С. Иванова, кандидат биологических наук, Череповецкий государственный университет (Череповец, Россия)

В.Т. Комов, доктор биологических наук, профессор, Институт биологии внутренних вод РАН (Борок, Россия)

РЕДКОЛЛЕГИЯ:

В.О. Козьминых, доктор химических наук, профессор, Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет (Пермь, Россия)

Б. Мэндсайхан, кандидат биологических наук, Институт Географии и Геоэкологии АНМ (Улан-Батор, Монголия)

Н.Н. Немова, доктор биологических наук, профессор, член-корр. РАН, Карельский научный центр РАН (Петрозаводск, Россия)

А.А. Прокин, кандидат биологических наук, доцент, Институт биологии внутренних вод РАН (Борок, Россия)

А.А. Протасов, доктор биологических наук, профессор, Институт гидробиологии НАН Украины (Киев, Украина)

И.И. Руднева, доктор биологических наук, профессор, Институт биологии южных морей РАН (Севастополь, Крым)

Г.В. Шурганова, доктор биологических наук, доцент, Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет (Нижний Новгород, Россия)

НАУЧНОЕ РЕДАКТИРОВАНИЕ: О.В. Рыжкова

ПЕРЕВОД: С.В. Николаева, Д.М. Мартынова

КОМПЬЮТЕРНОЕ МАКЕТИРОВАНИЕ: О.В. Рыжкова

ОТВЕТСТВЕННЫЙ СЕКРЕТАРЬ: Н.А. Тихомирова

Входит в Перечень рецензируемых научных журналов и изданий ВАК, специальности:

03.02.08 – Экология

03.02.14 – Биологические ресурсы

Индексируется в базах данных: РИНЦ, Google Scholar, Киберленинка, ЭБС Лань, DOI Crossref

Основная тематика журнала – представление результатов изучения локальных, региональных и глобальных изменений экосистем разного типа в результате влияния естественных и антропогенных факторов. Обсуждаются вопросы, связанные с фундаментальными и прикладными аспектами экологии и оценки экологического состояния пресноводных, морских и наземных экосистем на организменном, популяционном и биоценотическом уровнях.

Варианты названия журнала: Трансформация экосистем, Ecosystem Transformation, Ecosyst. Trans., Transformatsiya ekosistem

Адрес издателя: ФГБОУ ВО «Череповецкий государственный университет», 162600, г. Череповец, Луначарского пр., д. 5

Адрес редакции: ФГБОУ ВО «Череповецкий государственный университет», 162602, г. Череповец, Советский пр., д. 8

Адрес типографии: 150049, г. Ярославль, ул. Свободы, д. 91

e-mail: ecosyst.trans@gmail.com

Телефон: +7(8202)51-72-40 +7(925)851-82-85

Периодическое издание «Трансформация экосистем» / «Ecosystem Transformation» зарегистрировано Федеральной службой по надзору в сфере связи, информационных технологий и массовых коммуникаций (Роскомнадзор). Свидетельство о регистрации: ПИ № ФС 77-72506 от 20 марта 2018 г. Подписной индекс журнала «Трансформация экосистем» в бюллетене «Объединенный каталог. Пресса России. Газеты и журналы» – 94265.

Фото на обложке: PhoenixNeon. Aquatic flower Butomus umbellatus close-up.

Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0 (CC BY 4.0) License

© ФГБОУ ВО «Череповецкий государственный университет», 2021





Научная статья

Обогащение биогенными веществами и его влияние на сообщество фитопланктона р. Раздан на территории г. Ереван, Республика Армения

Л.Г. Степанян*^{id}, Э.Х. Гукасян^{id}

Институт гидроэкологии и ихтиологии Научного центра зоологии и гидроэкологии Национальной академии наук Республики Армения, 0014, Республика Армения, г. Ереван, ул. П. Севака, д. 7

*listeus@mail.ru

Поступила в редакцию: 29.03.2021
Доработана: 17.05.2021
Принята к печати: 27.05.2021
Опубликована онлайн: 17.08.2021

DOI: 10.23859/estr-210329
УДК 574.52

Перевод Д.М. Мартыновой

Аннотация. Было проведено исследование сообщества фитопланктона и изучено обогащение биогенными веществами р. Раздан (территория г. Ереван, Республика Армения). Отбор проб воды выполнялся весной и летом 2019 г. Наиболее высокий уровень содержания ионов фосфата, аммония и нитрита в воде отмечался на станциях, расположенных ниже по течению реки от Ереванского района. Станции, расположенные выше по течению, характеризовались более высокой численностью диатомовых водорослей (*Melosira varians* и *Rhoicosphenia curvata*), тогда как на участках, расположенных ниже по течению, преобладали *Oscillatoria limnetica*, *O. chlorina* и *Anabaena sphaerica*, что демонстрирует различное эвтрофное состояние участков реки.

Ключевые слова: река Раздан, сообщество фитопланктона, обогащение биогенными веществами.

Для цитирования. Степанян, Л.Г., Гукасян, Э.Х., 2021. Обогащение биогенными веществами и его влияние на сообщество фитопланктона р. Раздан на территории г. Ереван, Республика Армения. *Трансформация экосистем* 4 (3), 77–86. <https://doi.org/10.23859/estr-210329>

Введение

Реки, на берегах которых расположены мегаполисы, подвергаются различного рода рискам, обусловленным вследствие человеческой деятельностью. В частности, сброс промышленных и бытовых сточных вод нередко служит причиной органической нагрузки на водные экосистемы (Adeyemo et al., 2008). Такая нагрузка представляет огромные риски для всех водных организмов и, в частности, для сообществ фитопланктона. Распространение различных видов водорослей зависит от взаимодействия абиотических и биотических экологических факторов. Ухудшение условий окружающей среды из-за увеличения поступления органических веществ приводит к очевидным изменениям

в сообществе фитопланктона – замещению диатомовых водорослей представителями синезеленых. По этой причине широко распространено использование фитопланктона в качестве индикатора экологического состояния водоемов суши (Reynolds et al., 2002; Swaminathan, 2003).

Река Раздан – один из основных притоков р. Аракс на территории Республики Армения. Она вытекает из оз. Севан; на ее берегах располагаются такие города, как Севан, Раздан, Чаренцаван, Абовян и Ереван. Длина реки составляет 141 км. Однако негативное влияние г. Еревана на экологическое состояние данного водного объекта превышает совокупное отрицательное воздействие всех населенных пунктов, расположенных выше по те-

Табл. 1. Краткая характеристика точек отбора проб.

Номер станции	Широта	Долгота	Краткое описание
1	N 40.280873°	E 44.589203°	С. Гетамедж, выше по течению от г. Ереван
2	N 40.171°	E 44.499669°	г. Ереван, центр города
3	N 40.159089°	E 44.1389°	Выше по течению Ереванского водохранилища, ниже места слияния притоков Джрвеж и Гетар
4	N 40.148791°	E 44.589203°	г. Ереван, район Верин Чарбах, ниже Ереванского водохранилища

Табл. 2. Гидрофизические параметры и pH воды в р. Раздан на территории Ереванского района. Т – температура воды, V – скорость течения.

Параметр	Станция							
	1		2		3		4	
	Весна	Лето	Весна	Лето	Весна	Лето	Весна	Лето
T, °C	13	16	14	21	15	20	15	25
V, м/с	0.3	0.6	0.7	0.5	0.2	0.4	1	0.6
pH	7.5	7.2	8.2	8.5	8.1	7.9	8.0	8.2

чению. Воды р. Раздан используются для орошения, энергетики, промышленности и других нужд (Chilingaryan et al., 2002, Stepanyan, 2009).

Целями исследования являются оценка обогащения биогенными веществами и прослеживание соответствующих изменений в сообществе фитопланктона р. Раздан на территории города Ереван.

Материалы и методы

Исследования проводили в весенний (май) и летний (июль) сезоны 2019 г. Пробы воды для гидрохимических и гидробиологических анализов отбирали на четырех станциях (Табл. 1).

Сообщество фитопланктона исследовали стандартными методами (Абакумов, 1983). На каждой станции отбирали пробы воды объемом 1 л, пробу немедленно фиксировали 40% раствором формальдегида (конечная концентрация 0.4%) и хранили в темном месте до полного осаждения сестона. Лабораторные анализы выполняли по В.А. Абакумову (1983).

Количественный и качественный анализ фитопланктона проводили под микроскопом в камере Нажотта объемом 0.01 мл. Биомассу фитопланктона рассчитывали стереометрическим методом, вычисляя объем клеток.

Виды планктонных водорослей идентифицировали с помощью таксономических определителей и руководств по пресноводным экосистемам

(Прошкина-Лавренко и Макарова, 1968; Царенко, 1990; Hambaryan and Shahazizyan, 2014; Streble and Krauter, 2001).

Температуру воды и скорость течения измеряли на месте отбора проб. Гидрохимические параметры, такие как РК (растворенный кислород) и pH, определялись параллельно с гидрофизическими параметрами с помощью водонепроницаемого pH-метра *Milwaukee (PH 56 PRO)* и датчика растворенного кислорода *Milwaukee (MW 600)*. Концентрации питательных веществ измеряли в лаборатории по методикам ISO с помощью спектрофотометра. Концентрацию аммонийного азота определяли в соответствии с ISO 5664:2006, нитритного азота – ISO 6777:1984, нитратного азота – ISO 6777:1984, фосфатного фосфора – ISO 6878.

Результаты и обсуждение

Абиотические параметры

Гидрофизические параметры представлены в Табл. 2. Температура воды составляла от 13 до 25 °C, скорость течения – от 0.2 до 1.0 м/с.

Согласно А.М. Никанорову (2001), оптимальный диапазон pH для устойчивого развития водной флоры и фауны колеблется от 6.5 до 8.5. Таким образом, оптимальные условия pH зарегистрированы на всех станциях исследуемой части р. Раздан (Табл. 2).

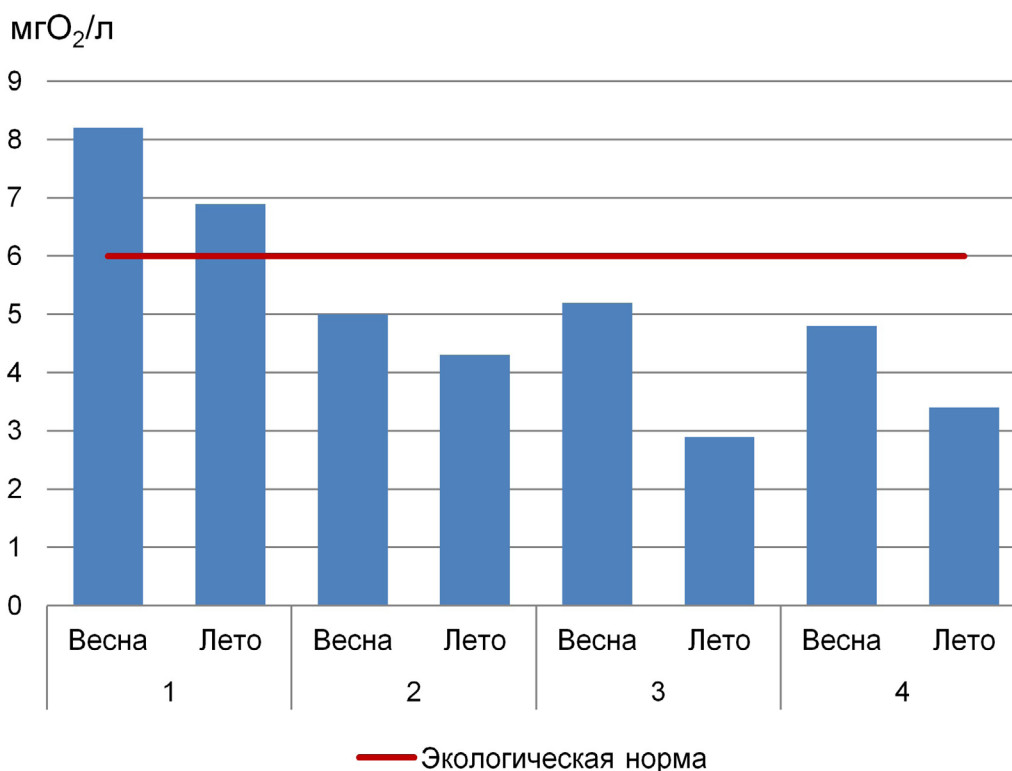


Рис. 1. Концентрация растворенного кислорода в местах отбора проб. Значения экологических норм здесь и далее указаны в соответствии с Государственными стандартами Армении.

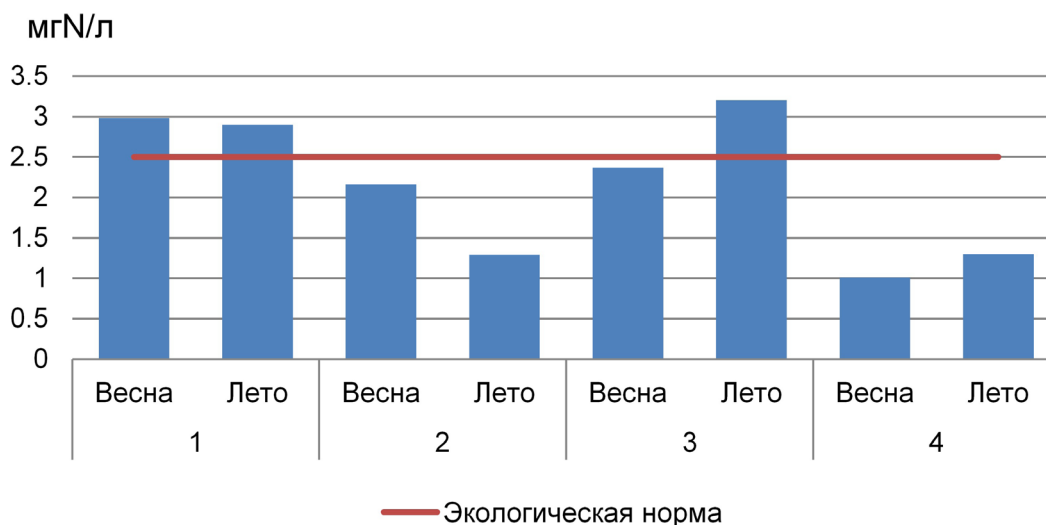


Рис. 2. Концентрация нитратов в местах отбора проб.

В целом концентрация РК летом была ниже, чем весной. Более того, РК был значительно больше выше по течению от г. Ереван, чем на других станциях. Самая низкая концентрация РК (2.9 мгО₂/л) отмечена на ст. 3 летом, частично из-за сброса городских сточных вод, приносимых на этот участок рекой Гетар, притоком р. Раздан (Рис. 1).

Как и в 2003–2006 гг. (Stepanyan, 2009), в 2019 г. в р. Раздан было зарегистрировано значительное обогащение биогенными веществами.

На ст. 1 и 3 наблюдалось высокое содержание нитрат-ионов, которое, однако, не превышало установленных экологических норм¹ (Рис. 2).

Концентрация ионов нитрита и аммония в речных водах обычно колебалась от сотых до десятых долей миллиграмма на литр (Рис. 3, 4). В нашем

¹ Government Decision No. 75-N "On defining the standards for water quality of each water basin management area depending on local characteristics". Web page. URL: https://www.e-gov.am/u_files/file/decrees/kar/2011/02/11_0075.pdf (accessed: 27.01.2021)

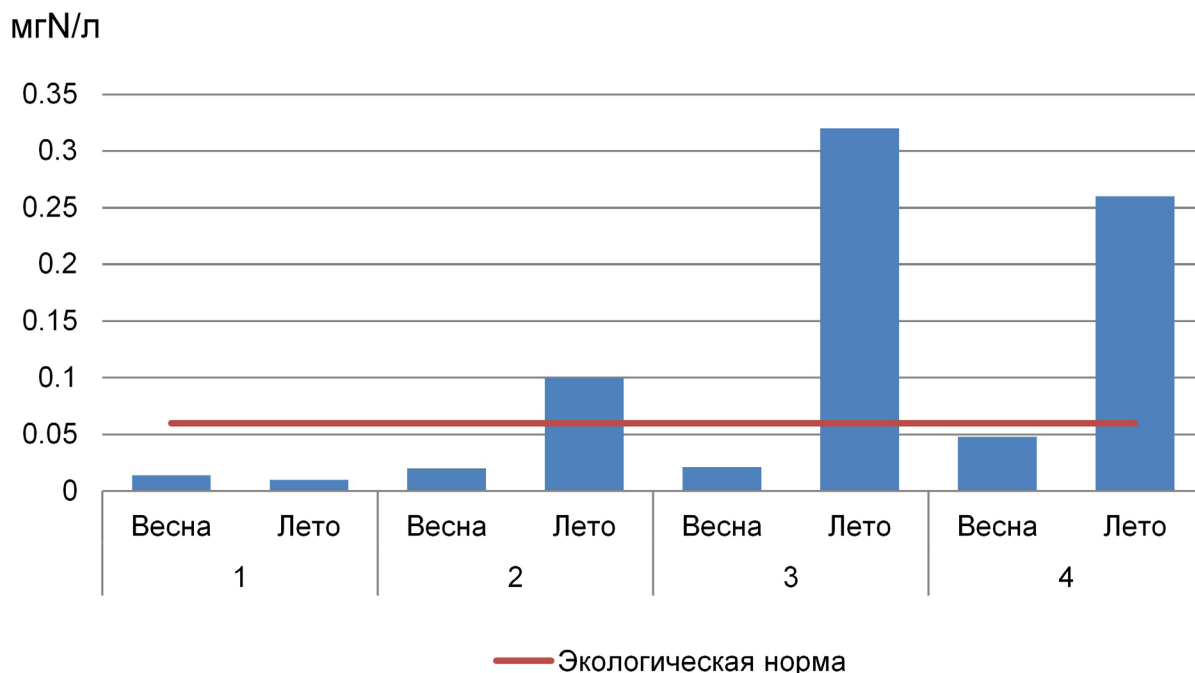


Рис. 3. Концентрация нитритов в местах отбора проб.

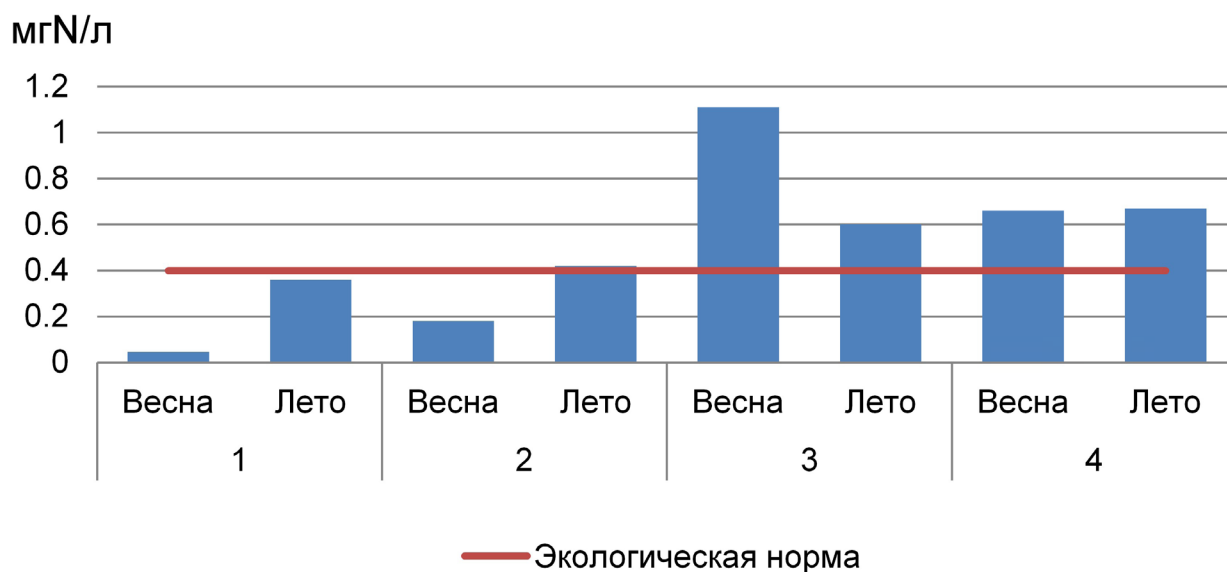


Рис. 4. Концентрация аммония в местах отбора проб.

исследовании содержание нитритного азота варьировало от 0.01 до 0.32 мгN/л. Летом содержание нитрита значительно увеличивалось на станциях, расположенных в черте города Ереван (станции 2, 3, 4).

Концентрация аммония на станциях 3 и 4 в оба сезона также превышала экологическую норму (Рис. 4). Высокое содержание нитритов и аммония соответствует эвтрофному статусу вод (Никаноров, 2001).

Концентрации фосфатов летом были исключительно высокими почти на всех участках отбо-

ра проб, кроме ст. 4 (Рис. 5). Подобные явления, наблюдаемые ниже Ереванского водохранилища, могут быть объяснены цветением водорослей в нем. Поскольку водоросли потребляют фосфаты, цветение может минимизировать их содержание в вытекающей из водохранилища воде.

Сообщество фитопланктона

Исследования фитопланктона, проведенные в 2004–2006 гг. в р. Раздан на территории Еревана и окрестностей, выявили 108 видов, принадлежа-

Табл. 3. Список видов фитопланктона в местах отбора проб. «+» – вид присутствует; «-» – вид отсутствует. Хорологические типы (Гео): к – космополит; б – бореальный, а-а – арктическо-альпийский. Галофильная характеристика (Гал): мг – мезогалоб; и – олигогалобно-индифферентный вид; гл – олигогало-галофильный; гб – олигогало-галофобный. Типы местообитаний (МО): Б – бентосный вид; П – планктонный вид; П-Б – планктонно-бентосный вид. Сапробная характеристика (С): о – олигосапроб; о-β – олиго-бета-мезосапроб; β – бета-мезосапроб; β-о – бета-олигомезосапроб; β-α – бета-альфа-мезосапроб; α-β – альфа-бета-мезосапроб; х – ксеносапроб; х-о – ксено-олигосапроб; х-β – ксено-бета-мезосапроб; о-х – олиго-ксеносапроб, о-α – олиго-альфа-мезосапроб; п – полисапроб; «-» – нет данных (Баринова и др., 2006).

	1 (весна/ лето)	2 (весна/ лето)	3 (весна/ лето)	4 (весна/ лето)	Гео	Гал	МО	С
Cyanophyta								
<i>Anabaena sphaerica</i> Bornet & Flahault	-/-	-/-	-/-	-/+	к	и	П	о-β
<i>Aphanothece clathrata</i> West & G.S. West	+/+	+/-	+/+	+/+	к	и	П	β
<i>Microcystis aeruginosa</i> Kutzing	+/+	-/+	+/+	+/+	к	гл	П	о-α
<i>M. wessenbergii</i> Komárek in Joosen	+/+	+/+	+/+	+/+	к	-	П	о-α
<i>Oscillatoria chlorina</i> Kützing ex Gomont	-/-	-/-	-/+	+/+	к	-	П-Б	р
<i>Oscillatoria limnetica</i> Lemmermann	-/-	-/-	-/+	-/+	к	-	П-Б	о-β
Bacillariophyta								
<i>Achnanthes taeniata</i> Grunow	-/+	-/-	+/+	+/-	-	гл	Б	-
<i>Amphora ovalis</i> (Kützing) Kützing	-/+	-/-	+/-	-/+	к	и	Б	α-β
<i>Ceratoneis arcus</i> (Ehrenberg) Kützing	-/-	-/-	+/-	-/-	а-а	и	Б	о-х
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	+/+	-/+	-/+	+/+	к	и	П-Б	о-β
<i>C. pediculus</i> Ehrenberg	-/+	-/-	-/-	-/+	к	и	Б	о-α
<i>Cyclotella comta</i> Kützing	+/-	-/-	-/-	-/-	к	и	П	β-о
<i>C. stelligera</i> (Cleve & Grunow) Van Heurck	+/-	-/-	-/-	-/-	к	и	П-Б	х
<i>Cymatopleura solea</i> (Brébisson) W. Smith	-/-	-/-	-/+	-/-	к	и	П-Б	о
<i>Cymbella prostrata</i> (Berkeley) Cleve	-/-	-/-	-/-	-/+	к	и	Б	о-β
<i>C. ventricosa</i> C. Agardh	+/+	-/-	-/-	-/+	к	и	Б	о-α
<i>Diatoma hiemale</i> var. <i>hiemale</i> (Roth) Heib	+/+	+/-	+/+	+/+	к	гб	П-Б	β-о
<i>D. vulgaris</i> Bory	+/-	-/-	-/-	-/-	к	и	П-Б	β
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières	+/+	-/+	+/+	+/+	к	и	Б	о
<i>F. construens</i> (Ehrenberg) Grunow	+/+	-/-	-/-	-/+	к	и	П-Б	о

	1 (весна/ лето)	2 (весна/ лето)	3 (весна/ лето)	4 (весна/ лето)	Гео	Гал	МО	С
<i>F. crotonensis</i> Kitton	+/-	+/-	+/+	+/+	к	гл	П	α-β
<i>Gomphonema constrictum</i> Ehrenberg in Kützing	-/+	-/-	-/+	-/-	к	и	Б	о
<i>Gomphonema olivaceum</i> (Hornemann) Brébisson	+/-	-/-	+/-	-/-	к	и	Б	β-α
<i>Melosira varians</i> C. Agardh	+/+	+/+	+/-	+/+	к	гл	П-Б	α-β
<i>Navicula cryptocephala</i> Kutz.	+/-	-/-	+/+	+/+	к	и	Б	х-о
<i>N. menisculus</i> Schumann	-/-	+/-	-/-	-/-	к	и	Б	х-β
<i>N. pupula</i> Kützing	+/-	-/-	-/-	-/-	к	гл	Б	х-о
<i>N. pygmaea</i> Kützing	-/-	-/-	-/+	-/-	к	мг	-	β-о
<i>N. radiosa</i> Kützing	-/-	-/-	+/-	-/-	к	и	Б	о
<i>N. rhyncocephala</i> Kutz	-/-	-/-	+/-	-/-	к	гл	Б	β
<i>Nitzschia amphibia</i> Grunow	-/-	-/+	-/-	-/-	к	и	П-Б	о
<i>N. dissipata</i> (Kützing) Rabenhorst	-/-	-/-	+/-	-/-	к	и	Б	х
<i>N. linearis</i> W. Smith	-/-	-/-	-/-	+/-	к	и	Б	х
<i>Pinnularia viridis</i> Ehrb.	+/+	+/+	+/+	-/+	к	и	П-Б	о-х
<i>P. leptosoma</i> (Grunow) Cleve	+/+	-/-	+/-	-/-	б	и	Б	о
<i>Rhoicophenia curvata</i> (Kützing) Grunow	+/-	+/+	-/+	-/+	к	и	П-Б	х-о
<i>Stephanodiscus astraea</i> (Kützing) Grunow	+/-	+/+	-/+	+/+	к	и	П	β
<i>S. hantzschii</i> Grunow in Cleve & Grunow	-/-	-/-	+/-	-/-	к	и	П	α-β
<i>Surirella biseriata</i> Brébisson in Brébisson & Godey	+/-	-/-	-/-	-/-	к	и	-	о-β
<i>S. ovata</i> Kützing	+/-	-/-	-/+	-/-	к	и	Б	о-α
<i>Surirella</i> sp.	-/-	+/-	-/-	-/-	-	-	-	-
<i>S. tenera</i> var. <i>tenera</i> Greg.	-/-	-/-	-/+	-/-	к	и	П-Б	о
Chlorophyta								
<i>Ankistrodesmus falcutus</i> (Corda) Ralfs	-/-	-/-	-/-	+/-	к	гб	П-Б	β
<i>Binuclearia lauterbornii</i> (Schmidle) Proschkina- Lavrenko	-/-	-/+	-/-	-/-	-	-	-	-
<i>Characium nasutum</i> Rabenhorst	+/-	-/-	-/-	-/-	-	-	-	-

	1 (весна/ лето)	2 (весна/ лето)	3 (весна/ лето)	4 (весна/ лето)	Гео	Гал	МО	С
<i>Chroococcus</i> sp.	-/-	+/-	-/-	-/-	-	-	-	-
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> H.C. Wood	-/-	-/-	-/-	-/+	к	и	П	β
<i>Pandorina morum</i> (Mull) Bory	-/-	-/+	-/-	-/-	к	и	П	β
<i>Scenedesmus armatus</i> var. <i>armatus</i> (Chod) G.M. Smith	-/-	-/-	-/-	-/+	к	-	П-Б	о-α
<i>Scenedesmus opolensis</i> var. <i>opolensis</i> P. Richt.	-/-	-/-	-/-	-/+	к	-	П-Б	β
<i>Selenastrum gracile</i> Reinsch	-/-	-/+	-/-	-/-	к	-	П-Б	о-α
<i>Trebouxia humicola</i> G.S. West & F.E. Fritsch	-/-	-/-	-/-	+/-	-	-	-	-
Euglenophyta								
<i>Trachelamonas volvocina</i> (Ehrenberg) Ehrenberg	+/-	-/-	-/-	+/+	к	и	Б	β
Dinophyta								
<i>Peridinium willei</i> Huitfeldt-Kaas	-/-	-/-	-/-	-/+	-	гл	П	о-β
Xanthophyta								
<i>Tribonema monochloron</i> Pascher & Geitler in Pascher	-/-	-/-	-/-	-/+	-	-	-	-

щих к шести группам фитопланктона (Stepanyan, 2009). В ходе данного исследования было зарегистрировано 55 видов, относящихся к шести группам (Табл. 3). Как правило, преобладали диатомовые водоросли, но Суанопхита характеризовались большей численностью, чем обычно. Хотя в 2019 г. были обнаружены некоторые виды Dinophyta и Euglenophyta (новые группы водорослей для р. Раздан), общее видовое разнообразие фитопланктона уменьшилось по сравнению с предыдущими исследованиями (Badalyan et al., 2005; Stepanyan et al., 2005; Stepanyan, 2009).

Сообщества микроводорослей р. Раздан представлены бентосными, планктонными и планктонно-бентосными водорослями (в основном бентосными формами) (Табл. 3). Индикаторами органического загрязнения являются 45 видов фитопланктона (в основном β-мезосапробными видами). Выделены четыре экологические группы по отношению к солености, среди которых преобладают представители олигогалобно-индифферентной группы. Большинство обнаруженных видов – космополиты.

Весной диатомовые водоросли преобладали на ст. 1. Они составляли 96% сообщества фитопланктона. *Melosira varians* доминировала как по численности (45%), так и по биомассе (53%).

Снижение количественных показателей фитопланктона наблюдали ниже по течению от ст. 1, при этом происходила смена доминирующих групп водорослей. Цианобактерии преобладали на станциях 3 и 4: наиболее многочисленными видами были *Microcystis aeruginosa* и *Aphanothece clathrata*, соответственно. Кроме того, весной на исследуемых участках были обнаружены представители Chlorophyta и Euglenophyta.

Как количественные, так и качественные показатели микроводорослей летом увеличивались по сравнению с весной (Рис. 6, 7). Однако диатомовые водоросли по-прежнему доминировали на ст. 1 и 2 и были представлены в основном *Melosira varians* и *Rhoicosphenia curvata*, соответственно.

Существенный рост численности Суанопхита, связанный с увеличением концентрации биогенов, отмечен на станциях 3 и 4. Наблюдалось цветение видов *Oscillatoria* (*O. limnetica* и *O. chlorina*): они составляли 77% от общей численности и 59% от общей биомассы водорослей на ст. 3, на ст. 4 – 75% и 59%, соответственно.

Виды рода *Oscillatoria* достигают значительного обилия в естественно эвтрофных и загрязненных водотоках и озерах (Бабаназарова и др., 2013; Prowse, 1969). Обычно они являются бентосными организ-

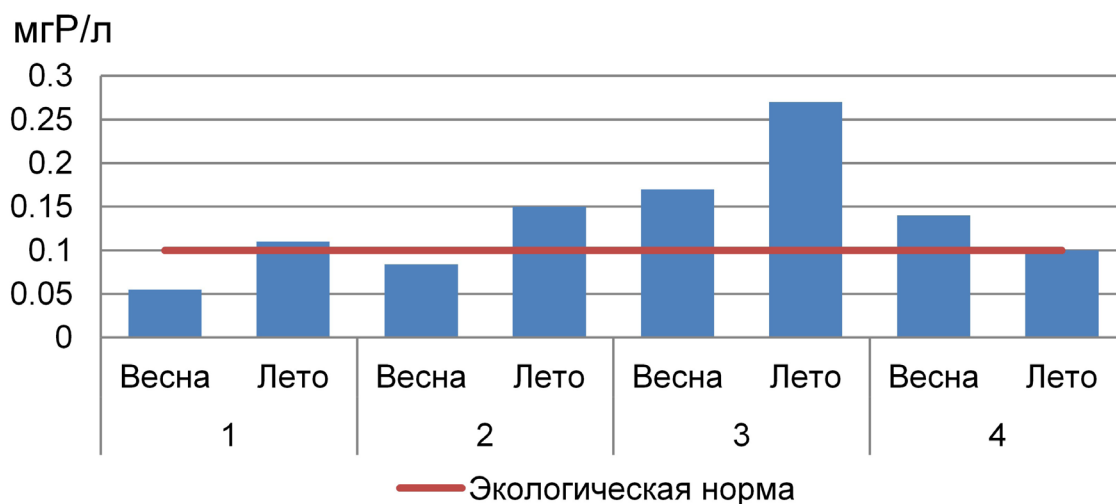


Рис. 5. Концентрация фосфатов в местах отбора проб.

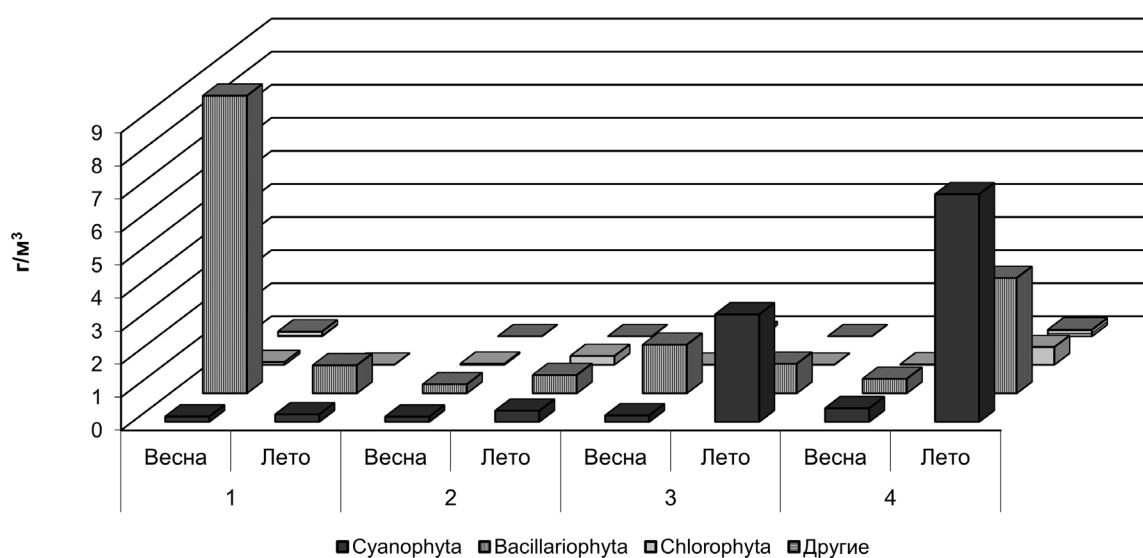


Рис. 6. Сезонная динамика численности фитопланктона в местах отбора проб.

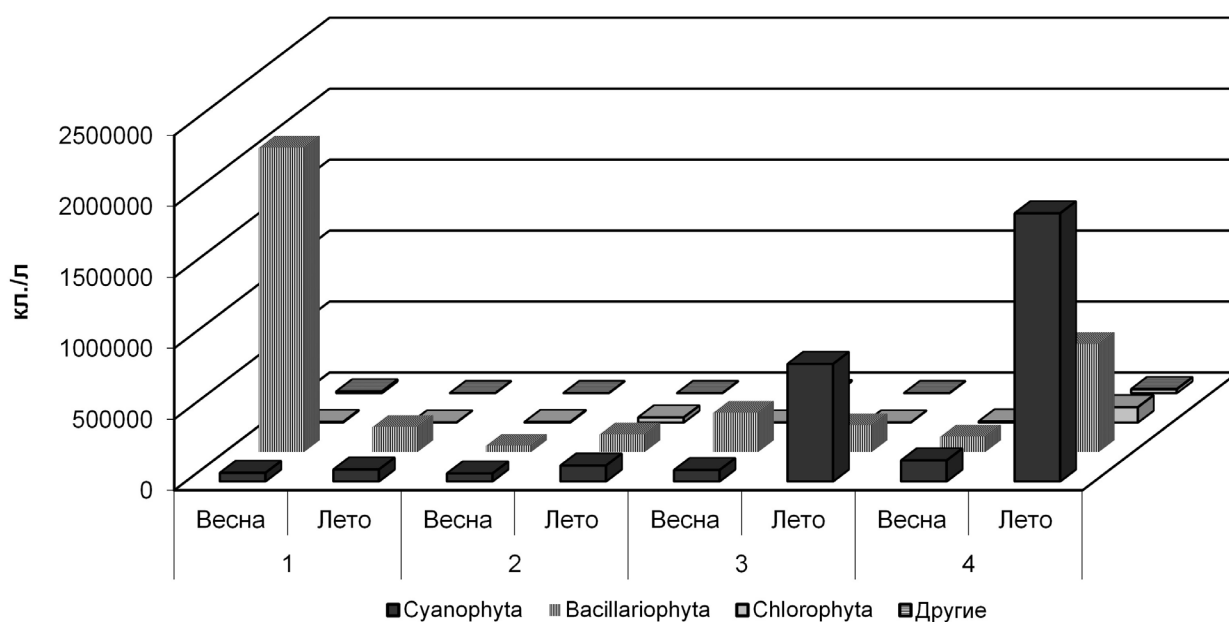


Рис. 7. Сезонная динамика биомассы фитопланктона в местах отбора проб.

мами, но могут активно развиваться и в планктонных сообществах. Оба отмеченных в р. Раздан вида этого рода являются индикаторами органического загрязнения (Табл. 2) (Баринаова, 2006).

Способность Cyanophyta продуцировать токсины привлекает большое внимание, особенно когда эти виды доминируют в эвтрофных водах и вызывают озабоченность по поводу качества воды (Codd, 2000). Виды *Oscillatoria* являются наиболее частой причиной токсичного цветения в пресной воде. Они производят гепатотоксин микроцистин (Chia et al., 2018). Сообщается, что микроцистин вызывает гибель диких и сельскохозяйственных животных (Carmichael, 1988); он также признан потенциальной угрозой для здоровья человека в странах, где водные ресурсы загрязнены цианобактериями (Banerjee, 2020; Gkelis and Zaoutsos, 2014; Yu, 1989). Таким образом, цветение видов *Oscillatoria* может нанести серьезный ущерб экономике сельского хозяйства и рекреационным возможностям района, поскольку эти отрасли экономики являются основными потребителями воды.


Высокое обилие азотфиксирующей *Anabaena sphaerica* (148000 кл/л) отмечено на ст. 4. Наши наблюдения, проведенные на Ереванском водохранилище летом 2019 г., свидетельствуют о доминировании *Oscillatoria chlorina* и *Anabaena sphaerica*. Это доказывает влияние водохранилища на р. Раздан (Annual Report..., 2019).

Заключение

Необходимо отметить, что высокое содержание фосфатов и азота приводит к увеличению скорости роста водорослей и в конечном итоге снижает концентрацию растворенного кислорода в воде. Обогащение биогенами на станциях 3 и 4 значительно выше, чем на участках, расположенных выше по течению. Цветение *Oscillatoria* зарегистрировано на станциях 3 и 4 летом. Влияние Ереванского водохранилища на фитопланктонное сообщество этих станций очевидно. По этой причине необходимо более эффективное управление водными ресурсами и строгий контроль за биогенами, поступающими в р. Раздан из г. Ереван.

ORCID

Л.Г. Степанян  [0000-0002-0960-7234](https://orcid.org/0000-0002-0960-7234)

Э.Х. Гукасян  [0000-0001-8866-9785](https://orcid.org/0000-0001-8866-9785)

Список литературы

- Абакумов, В.А., 1983. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Гидрометеиздат, Ленинград, СССР. 240 с.
- Баринаова, С.С., Медведева, Л.А., Анисимова, О.В., 2006. Биоразнообразие водорослей – индикаторов окружающей среды. Pilies Studio, Тель-Авив, Израиль, 497 с.
- Никаноров, А.М., 2001. Гидрохимия. Гидрометеиздат, Санкт-Петербург, Россия, 447 с.
- Прошкина-Лавренко, А.И., Макарова, И.В., 1968. Водоросли планктона Каспийского моря. Наука, Ленинград, СССР, 295 с.
- Царенко, П.М., 1990. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Наукова Думка, Киев, СССР, 106 с.
- Adeyemo, O.K., Adedokun, O.A., Yusuf, R.K., Adeleye, E.A., 2008. Seasonal changes in physico-chemical parameters and nutrient load of river sediments in Ibadan city, Nigeria. *Global NEST Journal* 10 (3), 326–336.
- Annual Reports of the Institute of Hydroecology and Ichthyology of Scientific Center of Zoology and Hydroecology NAS RA 2019. Report on major research outcomes for 2019, issued by decision of the Presidium of NAS RA, N1 (1768) on 18 March of 2020. 66–69. (In Armenian).
- Babanazarova, O., Sidelev, S., Schischeleva, S., 2013. The structure of winter phytoplankton in Lake Nero, Russia, a hypertrophic lake dominated by *Planktothrix*-like Cyanophyta. *Aquatic Biosystems* 9 (18). <https://doi.org/10.1186/2046-9063-9-18>
- Badalyan, K., Stepanyan, L., Hambaryan, L., 2005. Study of some species of Cyanophyta in the phytoplankton of the River Hrazdan. *Abstract's book of 3rd Young Medics' International Conference*. Armenian medical association, Yerevan, 37.
- Banerjee, A., 2020. Liver toxicity of chemical warfare agents. In: Gupta, R. (ed.), *Handbook of Toxicology of Chemical Warfare Agents*. Academic Press, Cambridge, USA, 659–671. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819090-6.00040-4>
- Carmichael, W.W., 1988. Toxins of freshwater algae. In: Tu, A.T. (ed.), *Handbook of Natural Toxins, Marine Toxins and Venoms*. Marcel Dekker, New York, USA, 121–157.
- Chia, M.A., Jankowiak, J.G., Kramerb, B.J., Golekib, J.A., Huang, I-Sh., Zimbac, P.V., Bittencourt-Oliveiraa, M. do Ca., Gobler, C.J., 2018. Succession and toxicity of *Microcystis* and *Anabaena (Dolichospermum)* blooms are controlled by nutrient-dependent allelopathic interactions. *Harmful Algae* 74, 67–77.

- Chilingaryan, L.A., Mnasakanyan, B.P., Axababyan, K.A., Tokmajyan, H. V., 2002. Hydrography of rivers and lakes of Armenia. Agropress, Yerevan, Armenia, 49 p. (In Armenian).
- Codd, G.A., 2000. Cyanophytoplankton toxins, the perception of water quality, and the prioritisation of eutrophication control. *Ecological Engineering* 16, 51–60.
- Gkelis, S., Zaoutsos, N., 2014. Cyanotoxin occurrence and potentially toxin producing Cyanophyta in freshwaters of Greece: a multidisciplinary approach. *Toxicon* 78, 1–9.
- Hambaryan, L., Shahazizyan, I., 2014. Brief decisive, educational manual for genera of freshwater algae. YSU Press, Yerevan, Armenia, 61 p. (In Armenian).
- Prowse, G.A., 1969. The role of cultured pond fish in the control of eutrophication in lakes and dams. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Verhandlungen* 17 (2), 714–718.
- Reynolds, C.S., Huszar, V., Kruk, C., Naselli-Flores, L., Melo, S., 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24, 417–428.
- Stepanyan, L.G., 2009. Hydrobiological and hydrochemical study of Hrazdan hydro ecosystem in the territory of Yerevan district. *Biological sciences PhD thesis*. Yerevan, Armenia, 142 p. (In Armenian).
- Stepanyan, L.G., Hambaryan, L.R., Hovhannisyan, R.H., 2005. Study of phytoplankton community dynamics of the Hrazdan River in Yerevan area. *Biological Journal of Armenia* 57 (3-4), 257–264.
- Streble, H., Krauter, D., 2001. Das Leben im Wassertropfen. Kosmos, Stuttgart, Germany, 415 p. (In German).
- Swaminathan, M.S., 2003. Biodiversity: an effective safety net against environmental pollution. *Environmental Pollution* 126, 287–291.
- Yu, S.Z., Tang, Z.Y., Wu, M.C., Xia, S.S., 1989. Drinking water and primary liver cancer. In: Tang, Z.Y., Wu, M.C., Xia, S.S. (eds.), *Primary Liver Cancer*. China Academic Publisher, Beijing, China, 30–37.

Article

Nutrient enrichment and its effect on the phytoplankton community of Hrazdan River in the Yerevan District, Republic of Armenia

Lilit G. Stepanyan*^{id}, Evelina Kh. Ghukasyan^{id}

Institute of Hydroecology and Ichthyology of the Scientific Center of Zoology and Hydroecology, National Academy of Sciences of the Republic of Armenia, P. Sevak str. 7, 0014, Yerevan, Armenia

*listeus@mail.ru


Abstract. The phytoplankton community and nutrient enrichment of Hrazdan River have been studied in the Yerevan District, Republic of Armenia. Water was sampled in spring and summer of 2019. The content of phosphate, ammonium, and nitrite ions were significantly higher downstream of the Yerevan District compared to the stations located upstream. The latter were characterized by higher abundance of diatoms (*Melosira varians* and *Rhoicosphenia curvata*), while *Oscillatoria limnetica*, *O. chlorina*, and *Anabaena sphaerica* dominated downstream, reflecting different eutrophic state of the river parts.

Key words: Hrazdan River, phytoplankton community, nutrient enrichment.



Научная статья

Количественные показатели и трофическая структура зоопланктона разнотипных участков мелководной зоны Мешинского залива Куйбышевского водохранилища

М.А. Гвоздарева 

Татарский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии («ТатарстанНИРО»), 420111, Россия, Респ. Татарстан, г. Казань, ул. Тази Гиззата, д. 4.

rita_6878@mail.ru

Поступила в редакцию: 17.03.2021

Доработана: 21.04.2021

Принята к печати: 30.04.2021

Опубликована онлайн: 13.08.2021

DOI: 10.23859/estr-210317

УДК 574.583 (282.274.416.1)

Аннотация. Описаны особенности трофической структуры и количественных характеристик зоопланктона четырех участков мелководий Мешинского залива Куйбышевского водохранилища в летний и осенний сезоны. Участки различались защищенностью от ветрового и волнового воздействия, а также степенью зарастания макрофитами. Максимальное видовое богатство зоопланктона, питающихся в толще воды, отмечено на открытом и лишенном растительности участке, а добывающих пищу с поверхности субстрата – на закрытом мелководье, заросшем преимущественно одним видом погруженного растения. Наибольшие количественные показатели зоопланктона на всех участках отмечены летом. Независимо от сезона максимальными численностью и биомассой отличались сообщества на защищенном мелководье среди зарослей *Potamogeton lucens* L., что связано с густотой растительного покрова, благодаря которому беспозвоночные менее доступны рыбам.

Ключевые слова: коловратки, ветвистоусые и веслоногие ракообразные, макрофиты, открытая, закрытая и зарастающая литораль, численность, биомасса, способ добывания пищи.

Для цитирования. Гвоздарева, М.А., 2021. Количественные показатели и трофическая структура зоопланктона разнотипных участков мелководной зоны Мешинского залива Куйбышевского водохранилища. *Трансформация экосистем* 4 (3), 87–99. <https://doi.org/10.23859/estr-210317>

Введение

Прибрежная (литоральная) зона – важнейший биотоп водоемов, оказывающий существенное воздействие на формирование их гидрохимического и биологического режимов. Она характеризуется выраженной изменчивостью качественных и количественных характеристик сообществ гидробионтов, поскольку здесь наиболее ярко проявляется влияние уровня режима, происходит взаимодействие воздушных масс, суши, воды и

дна между собой, сказывается влияние волнового и ветрового перемешивания, отмечаются заросли макрофитов. Прибрежье отличается от глубоководных частей водоема более ранним прогревом весной, высокими абсолютными температурами воды летом, ранним охлаждением осенью, промерзанием грунтов в зимнее время (Буторин, 1984), а также большей обеспеченностью биогенными веществами, поступающими с водосборной площади (Корнева, 1983; Лаврентьева, 1977). В

литоральной зоне возникают особые условия для формирования и дальнейшего развития высшей водной растительности, выступающей здесь основным компонентом биоценозов и выполняющей ряд важных функций (главный продуцент первичного органического вещества, убежище и объект питания для разных групп животных, субстрат для нереста фитофильных рыб, естественный биофильтр между водосбросом и водоемом и др.) (Халиуллина и Яковлев, 2015). В связи с тем, что мелководья в ряде крупных водохранилищ занимают обширные площади, играют значительную роль в формировании их биологического режима и в первую очередь реагируют на изменяющиеся факторы среды, их изучение остается актуальным.

Площадь зарастающих мелководных участков Куйбышевского водохранилища составляет 8.5 тыс. га (Соловьева, 2008). Наиболее крупные массивы зарослей сосредоточены в Свияжском, Мешинском и Черемшанском заливах (Голубева и др., 1990а, б). Ключевой для воспроизводства и нагула молоди рыб Мешинский залив расположен в северной части Волжско-Камского плеса водохранилища в месте слияния двух крупных рек – Волги и Камы (N 55°21'14" E 49°23'59"). Он представляет собой затопленное водное расширение р. Меши и ее пойменных приустьевых участков, характеризуется слабо изрезанной береговой линией и испытывает интенсивное волновое воздействие. В заливе имеется большое количество мелководий и островов, служащих не только излюбленным местом нереста фитофильных видов рыб, но и местом нагула их молоди (Гвоздарева, 2018). В прибрежной части этого участка водохранилища нерестится в среднем около 40% всего рыбного населения водоема. По результатам исследований, проведенных в 2012–2017 гг., видовой состав личинок рыб представлен массовыми видами фитофилов, многие из которых являются и основными объектами промысла (Северов и др., 2018).

Известно, что зоопланктон – один из важнейших элементов кормовой базы молоди рыб (Гутельмахер, 1986; Киселев, 1969; Крылов, 2006; Попов и Мухортова, 2016). Многочисленные исследования фито- и зоопланктона указывают на то, что их обилие и разнообразие выше в защищенных от ветрового волнения биотопах прибрежья, что наиболее заметно проявляется в зарослях макрофитов (Зарубина и Ермолаева, 2014; Зимбалева, 1981; Мордухай-Болтовской, 1974, 1976). Среди растений создаются особые световые, температурные, гидрохимические, гидродинамические и трофические условия (Семенченко и др., 2013), а растительность, в свою очередь, служит дополнительным источником органики (Мордухай-Болтовской, 1976).

Наблюдения за развитием зоопланктона в Куйбышевском водохранилище ведутся с момента его

заполнения. Много работ посвящено комплексному исследованию формирования и динамики зоопланктонных сообществ в условиях зарегулированного стока р. Волги (Лазарева и др., 2018; Куйбышевское водохранилище, 1983; Романова, 2010; Чернышева и Соколова, 1960, 1964 и др.). В нескольких публикациях рассмотрены трофическая структура и пространственное распределение зоопланктона на мелководных участках Волжско-Камского плеса в районе Саралинского участка Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника (Борисович, 2005; Борисович и Яковлев, 2011). Для акватории Мешинского залива выполнялись работы, в рамках которых рассматривался видовой состав и показатели количественного развития зоопланктона (Гвоздарева, 2014). Однако исследования трофической структуры зоопланктона на мелководных участках, различающихся степенью зарастаемости макрофитами и защищенностью от ветрового и волнового воздействия, ранее не проводились; в связи с этим данная тема представляется актуальной.

Цель работы – описать трофическую структуру и количественные характеристики зоопланктона в разные сезоны вегетационного периода на разнотипных участках литоральной зоны Мешинского залива Волжско-Камского плеса Куйбышевского водохранилища.

Материалы и методы

Материал собирали на 6 станциях в 2017 г. в июле (в период максимального развития высшей водной растительности) и в октябре (в начале активных процессов отмирания и разложения растений). Изучаемые участки разделили на 4 категории по уровню защищенности от ветрового и волнового воздействия, а также по степени зарастания макрофитами: I – открытые участки, лишенные растительности (станции 2 и 5); II – защищенный участок, заросший преимущественно одним видом воздушно-водных растений (ст. 1); III – защищенный участок, заросший преимущественно одним видом погруженных растений с плавающими на поверхности воды листьями (ст. 4); IV – защищенные участки, заросшие воздушно-водными и погруженными высшими растениями (станции 3 и 6) (Табл. 1).

Интегральные пробы зоопланктона собирали от границы растительности с открытой водой вглубь зарослей через каждые 0.5–0.8 м, суммарно процеживая через планктонную сеть (размер ячеи 96 мкм) 50 л воды. Фиксацию и камеральную обработку проб проводили общепринятыми методами (Методические рекомендации..., 1982). Зоопланктон оценивали по видовому богатству, индексу видового разнообразия Шеннона, численности, биомассе, соотношению таксономических и трофических групп планктонных беспозвоночных. Индекс видового разнообразия Шеннона рас-

Табл. 1. Характеристика исследуемых участков литоральной зоны Мешинского залива Куйбышевского водохранилища.

Тип	Станция	Виды макрофитов
I	2	Лишен зарослей
	5	Лишен зарослей
II	1	Тростник южный – <i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud
III	4	Рдест блестящий – <i>Potamogeton lucens</i> L., ограниченный песчаной косой, поросшей рогозом узколистным – <i>Typha angustifolia</i> L.
	3	Тростник южный, рогоз узколистный, сусак зонтичный – <i>Butomus umbellatus</i> L., пузырчатка обыкновенная – <i>Utricularia vulgaris</i> L., рдест блестящий, рдест гребенчатый – <i>Potamogeton pectinatus</i> L., рдест нитчатый – <i>Potamogeton gramineus</i> L., рдест пронзеннолистный – <i>Potamogeton perfoliatus</i> L., роголистник погруженный (темно-зеленый) – <i>Ceratophyllum demersum</i> L., кладофора – <i>Cladophora</i> sp.
IV	6	Манник гигантский – <i>Glyceria maxima</i> (Hartm.) Holmb., сусак зонтичный, ситняг болотный – <i>Eleocharis palustris</i> (L.) R. Br., рдест блестящий, рдест гребенчатый, рдест пронзеннолистный, рогоз узколистный

считывали по численности без учета науплиусов и копеподитов Copepoda (Шитиков и др., 2003). Трофические группы водных беспозвоночных выделяли по способам передвижения и захвата пищи (Крылов, 2005; Чуйков, 1981a, b, 2018).

Результаты исследований

Видовой состав зоопланктона Мешинского залива Куйбышевского водохранилища в исследуемый период был представлен 66 видами (Rotifera – 36, Cladocera – 20, Copepoda – 10), из них 3 – вселенцы Понто-Каспийского комплекса (*Heterocope caspia* Sars, 1897, *Cornigerius maeoticus* (Pengo, 1879), *Eurytemora caspia* Sukhikh et Alekseev, 2013) и 1 – бореально-арктический (*E. lacustris* (Poppe, 1887)).

Среди Rotifera наиболее разнообразно на изученных мелководьях представлены две экологические группы: вертикаторы, добывающие пищу с поверхности субстрата (12 видов) и в толще воды (10) – представители семейств Brachionidae и Synchaetidae. В группе Cladocera наибольшее число видов отмечено среди плавающих первичных фильтраторов (9 видов из семейств Bosminidae и Daphniidae) и ползающе-плавающих вторичных фильтраторов (7 видов сем. Chydoridae). Среди Copepoda наибольшим видовым богатством отличались плавающие хищники (3 вида подсем. Cyclopinae). На всех исследуемых станциях обнаружены неполовозрелые особи Copepoda со смешанным типом питания и передвижения.

Летом в составе зоопланктона изученных мелководий обнаружено 53 вида: Rotifera – 25, Cladocera – 19, Copepoda – 9. Наибольшее число видов зафиксировано на мелководье IV-го типа – 27; на участке II-го типа отмечено 26 видов, на

мелководьях I-го и III-го типов – по 24. На участках I-го и II-го типов основу видового состава составляли Rotifera (53 и 50% соответственно), а на участках III-го и IV-го типов – Cladocera (46 и 44%).

Преобладающая доля видов беспозвоночных, добывающих пищу в толще воды (62%), зарегистрирована на мелководье I-го типа; эта же экологическая группа составляла более половины видового состава на участках II-го и IV-го типов (58 и 54% соответственно). Среди Rotifera доминировали вертикаторы (представители семейств Synchaetidae, Brachionidae, Filiniidae, Conochilidae, Dicranophoridae), наибольшая их доля отмечена на мелководье I-го (30%) и II-го типов (25%). Плавающие хищники (сем. Asplanchnidae) зарегистрированы на участках I-го, II-го и IV-го типов (< 4%). На всех изученных участках среди Cladocera ведущее положение (21%) занимали плавающие первичные фильтраторы (представители семейств Bosminidae, Daphniidae). Плавающие активные хищники (сем. Polyphemidae) встречались лишь на участках III-го и IV-го типов (4 и 2% соответственно). Доля видов Copepoda, добывающих пищу в толще воды и с поверхности субстрата, в среднем была везде одинаковой ($7 \pm 3\%$), однако максимальное число хищников, питающихся в толще воды (сем. Temoridae и п/сем. Cyclopinae), отмечалось на участке IV-го типа (11%).

Зоопланктеры, использующие пищу с поверхности субстрата, преобладали на защищенном участке, заросшем рдестом блестящим (III тип) (54%), наименьшая их доля (38%) отмечена на открытом мелководье (I тип), а на участках II-го и IV-го типов их доля составляла не более 46%. Коловратки-вертикаторы, связанные с субстратом (представители семейств Brachionidae,

Euchlanidae, Testudinellidae), в равных долях (по 17%) были обнаружены на защищенных участках (II–IV типы), меньше их было на открытом мелководье (13%). На участках I–III-го типов встречалось небольшое (< 6%) количество видов зоопланктона, добывающих пищу с поверхности субстрата из семейств Notommatidae и Trichocercidae. Среди ветвистоусых ракообразных преобладали вторичные фильтраторы из сем. Chydoridae, а наибольшая их доля (17%) отмечалась на закрытом участке IV-го типа. Доля видов из числа первичных фильтраторов (представители семейств Daphniidae и Sididae) невысокая, максимального значения (8%) она достигала на закрытом мелководье в зарослях рдеста (IV тип). Связанные с субстратом веслоногие ракообразные были максимально (12%) представлены на мелководье III-го типа и включали активных хищников (п/сем. Cyclopinidae) и собирателей (п/сем. Eucyclopinidae).

Летом средняя численность зоопланктона исследованных участков составляла 29.5 ± 17.1 тыс. экз./м³, биомасса – 680.9 ± 439.4 мг/м³. Наибольшие величины были характерны для участка III-го типа, наименьшие – для IV-го (Рис. 1). На всех типах мелководий основу численности и биомассы составляли Cladocera ($55.0 \pm 8.0\%$ и $71.0 \pm 12.0\%$ соответственно), вклад Rotifera и Copepoda был ниже (соответственно $22.0 \pm 4.0\%$ и $8.0 \pm 5.0\%$ по численности, $23.0 \pm 6.0\%$ и $21.0 \pm 9.0\%$ по биомассе) (Рис. 1).

Максимальная доля коловраток в общей численности отмечена на I-м и II-м типах мелководий, в общей биомассе – только на мелководье I-го типа. Ветвистоусые ракообразные наибольшую долю в общей численности составляли на закрытом мелководье, заросшем одним видом погруженного растения, а в общей биомассе – на участке, заросшем одним видом воздушно-водного растения. Доля веслоногих ракообразных в общей численности и биомассе зоопланктона достигала максимальных величин на закрытом мелководье, заросшем воздушно-водными и погруженными растениями.

Наиболее высокие значения индекса Шеннона были отмечены на мелководье IV-го типа (4.06 бит/экз.), а минимальные – III-го типа (1.82 бит/экз.), в то время как на участках I и II-го типов – 3.28 и 3.66 бит/экз. соответственно.

Помимо отличий в видовом составе, были также выявлены различия трофической структуры зоопланктона. Так, незарастающее открытое мелководье (I тип) отличалось максимальной плотностью первичных фильтраторов за счет доминирования *Daphnia cuculata* (Sars, 1862), *Bosmina (Bosmina) longirostris* (O.F. Müller, 1785) и *B. (Eubosmina) coregoni* (Baird, 1857)), а также вертикаторов (*Keratella quadrata* (Müller, 1786)), добывающих пищу в толще воды (Табл. 2).

На участке II-го типа доля вертикаторов, связанных с субстратом, была выше за счет *Brachionus calyciflorus* (Pallas, 1766). На закрытом и заросшем рдестом мелководье (III тип) за счет доминирования *Sida crystallina* (O.F. Müller, 1776) отмечена максимальная численность и доля планктонных беспозвоночных, добывающих пищу с поверхности субстрата. Одновременно этот тип побережья характеризовался наибольшей численностью вертикаторов и хищных Cladocera, питающихся в толще воды, а также ползающе-плавающих вертикаторов, связанных с субстратом. На участке IV-го типа обнаружены максимальная численность и доля веслоногих хищников, добывающих пищу в толще воды (за счет доминирования *E. lacustris*, *Acanthocyclops vernalis* (Fisher, 1853)) и на субстрате (за счет доминирования *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857)). На этом же типе мелководья, в отличие от других, отмечена наибольшая доля ювенильных ракообразных. В целом на участке I-го типа преобладали плавающие мирные беспозвоночные, на участках II-го и III-го типов – связанные с субстратом фильтраторы и вертикаторы, на участке IV-го типа доля всех групп была примерно одинакова.

Осенью число обнаруженных видов зоопланктона сократилось до 40, среди которых Rotifera – 26, Cladocera – 8, Copepoda – 6. Закрытые мелководья II-го и III-го типов отличались наибольшим числом видов – по 20, на участке IV-го типа отмечено 14 видов, а на открытом мелководье без растительности (I тип) наблюдалось их минимальное число – 7. На всех исследуемых станциях основу видового состава зоопланктона формировали коловратки (71%) при максимальной доле на участках I-го (79%) и IV-го (77%) типов. Наибольшая доля видов ветвистоусых и веслоногих ракообразных выявлена на мелководьях II-го (21 и 11% соответственно) и III-го (25 и 15%) типов.

На открытом и лишенном зарослей мелководье (I тип) отмечена максимальная доля видов, добывающих пищу в толще воды (57%) за счет вертикаторов (представителей семейств Synchaetidae и Brachionidae) (43%), а также хищников (сем. Synchaetidae и *Heterocope* spp.) (14%). Первичные фильтраторы среди ветвистоусых ракообразных (сем. Bosminidae) регистрировались лишь на мелководьях III-го и IV-го типов (5 и 3% соответственно), где также присутствовали неактивные хищники (*Eurytemora* spp.) (10 и 6%).

Виды зоопланктона, добывающих пищу с поверхности субстрата, максимально представлены на защищенных мелководьях II–IV-го типов (64, 65 и 68%), а минимальная их доля (43%) – на мелководье I-го типа. При этом на участках III-го и IV-го типов наибольшая доля видов относилась к вертикаторам (представители семейств Brachionidae, Euchlanidae, Testudinellidae и Trichotriidae) (25 и 37% соответственно). Состав Cladocera на всех

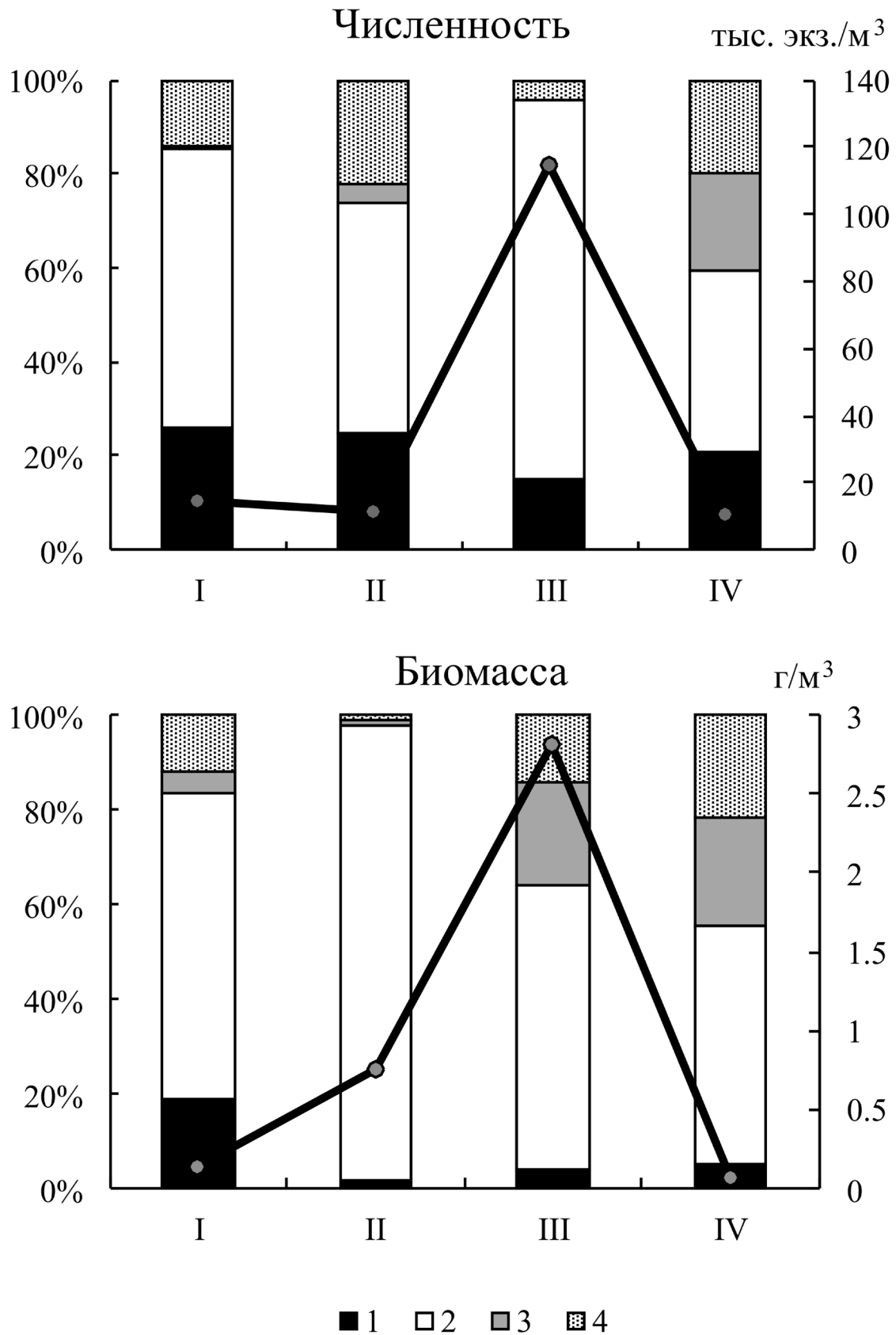


Рис. 1. Количественные показатели и доля таксономических групп зоопланктона Мешинского залива на разных типах мелководья в июле 2017 г. 1 – Rotifera, 2 – Cladocera, 3 – взрослые Соперода, 4 – ювенильные Соперода. Римскими цифрами обозначены типы мелководий (см. в тексте).

Табл. 2. Численность и доля в общей численности зоопланктона экологических групп беспозвоночных летом 2017 г. 1а – плавание/вертикация; 1б – плавание/первичная фильтрация; 2а – плавание/захват и всасывание; 2б – плавание/фильтрация и захват; 3б – плавание/активный захват; 4а – плавание и ползание/вертикация; 5а – ползание и плавание/всасывание; 5б – ползание и плавание/вторичная фильтрация; 6б – плавание и ползание/собирающие; 7 – ползание и плавание/активный захват; 8 – плавание и прикрепление к субстрату/первичная фильтрация; 10 – смешанная по типам питания и передвижения. Римскими цифрами обозначены типы мелководий (см. в тексте).

Способ передвижения	Экологическая группа	Таксон	Численность, экз./м ³				Доля в общей численности, %			
			I	II	III	IV	I	II	III	IV
Плавающие	1а	Rotifera	2050	575	6100	425	15.8	5.0	5.3	4.1
	1б	Cladocera	5775	2625	27300	2270	38.2	22.7	23.7	21.7
	2а	Rotifera	187.5	225	0	12.5	1.5	1.9	0.0	0.1
	2б	Copepoda	37.5	50	75	256.5	0.3	0.4	0.1	2.5
	3б	Cladocera	0	50	425	25	0.0	0.4	0.4	0.2
	3б	Copepoda	12.5	50	150	187.5	0.1	0.4	0.1	1.8
	Всего		8063	3575	34050	3177	55.9	30.9	29.6	30.4
Связанные с субстратом	4а	Rotifera	850	1850	10600	1056.5	6.8	16.0	9.2	10.2
	5а	Rotifera	175	25	125	0	1.3	0.2	0.1	0.0
	5б	Cladocera	750	550	325	657	5.1	4.8	0.3	6.4
	6б	Copepoda	37.5	375	50	25	0.3	3.2	0.0	0.2
	7	Copepoda	0	0	125	300.5	0.0	0.0	0.1	2.9
	8	Cladocera	2775	2100	64575	607	15.3	18.1	56.2	5.9
	Всего		4588	4900	75800	2646	28.8	42.3	65.9	25.5
Смешанный	10	Copepoda	2038	2525	3725	3482	14.2	21.8	3.2	33.4

типах мелководья был сформирован вторичными (сем. Chydoridae) и первичными (семейства Daphniidae и Sididae) фильтраторами, добывающими пищу с поверхности субстрата. Однако на закрытых мелководьях, заросших преимущественно одним видом водных растений (II и III типы), их доля была больше (21 и 20%), чем на мелководьях I-го и IV-го (14 и 11%) типов. Среди веслоногих ракообразных на мелководьях II-го и III-го типов наибольшую долю составляли виды п/сем. Eucyclopiniae – собиратели-эврифаги, связанные с субстратом (11 и 5%), а на участках IV-го типа – активные хищники из п/сем. Cyclopiniae (3%).

Средняя численность осеннего зоопланктона исследованных участков составляла 7.2 ± 2.6 тыс. экз./м³, биомасса – 22.7 ± 10.9 мг/м³. Наибольшие значения были характерны для участка III-го типа, наименьшие – для I-го и IV типов мелководий (Рис. 2). Основу численности формировали Rotifera ($43.9 \pm 8.5\%$) и Copepoda ($41.6 \pm 9.9\%$), доля Cladocera была минимальной ($14.6 \pm 3.9\%$). Наибольший вклад в общую биомассу вносили Copepoda ($54.0 \pm 6.0\%$), доля Rotifera составила $23.3 \pm 8.1\%$, Cladocera – $18.7 \pm 5.5\%$. Максимальная доля коловраток в общей численности и биомассе зоопланктона отмечена на закрытом мелководье, заросшем тростником (II тип), ветвистоусых ракообразных – на закрытом участке, заросшем рдестом (III тип), веслоногих ракообразных – на открытом не заросшем участке и на закрытом мелководье с комплексом воздушно-водных и погруженных высших растений (I и IV типы).

Наиболее высокое значение индекса видового разнообразия зафиксировано на участке IV-го типа (2.92 бит/экз.), наименьшее – на участке III-го типа (2.03 бит/экз.), а на участках I-го и II-го типов они были практически одинаковыми (2.38 и 2.40 бит/экз. соответственно).

Зоопланктон прибрежных участков I-го (при доминировании *Keratella quadrata* и *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879)) и II-го (при доминировании *Polyarthra vulgaris* (Carlin, 1943) и *P. major* (Skorikov, 1896)) типов характеризовался максимальной долей плавающих беспозвоночных за счет вертикаторов, наибольшая численность которых отмечалась на мелководье II-го типа (Табл. 3).

На мелководьях II–IV-го типов доля беспозвоночных, связанных с субстратом, составляла более 50% от общей численности зоопланктона. На участках II-го и III-го типов за счет доминирования *Euchlanis dilatata* (Ehrenberg, 1832) отмечена наибольшая численность и доля в общей численности вертикаторов, связанных с субстратом. Одновременно, на участках III-го и IV-го типов за счет доминирования *Chydorus sphaericus* (Müller, 1776) и *Disparalona rostrata* (Koch, 1841) значительный вклад в общую численность вносили вторичные фильтраторы, добывающие

пищу с поверхности субстрата. Мелководье III-го типа отличалось максимальной численностью и долей первичных фильтраторов, связанных с субстратом (*Sida crystallina*), а также наибольшей численностью ювенильных Copepoda. Зоопланктон участка IV-го типа отличался от других мелководий наиболее высокой численностью и долей в общей численности коловраток, связанных с субстратом, за счет доминирования *Trichocerca pusilla* (Lauterborn, 1898) (тип питания – всасывание) и коловраток *Lecane* spp. (тип питания – вертикация и всасывание).

Обсуждение результатов

Данные большинства исследований свидетельствуют, что на заросших и защищенных мелководьях водоемов и водотоков видовое богатство, численность и биомасса планктонных беспозвоночных больше, чем на открытых и лишенных макрофитов участках (Ермолаева и др., 2016; Мордухай-Болтовской, 1976; Столбунова, 1976; Столбунова и Столбунов, 2010). Заросли макрофитов способствуют развитию зоопланктона, создавая убежища и защищая его от планктоноядных рыб и крупных беспозвоночных хищников. Вместе с тем густые заросли изменяют динамику вод, уменьшая скорость течения и препятствуя развитию ветровых волн (Бреховских и др., 2008; Dembowska and Napiórkowski, 2015; Janse et al., 1998; Lucena-Moya and Duggan, 2011). Кроме того, в защищенных от ветра и прогреваемых мелководьях формируются благоприятные условия для развития фитопланктона (Халиуллина и Яковлев, 2015; Чернышева и Соколова, 1960), составляющего основу питания беспозвоночных.

Однако в определенных условиях водная растительность может развиваться чрезмерно. Ф.Д. Мордухай-Болтовской (1976) отмечал снижение численности зоопланктона и молоди рыб в зарослях воздушно-водной растительности, а в плотных зарослях молодь рыб вовсе могла отсутствовать. По мере развития зарослей (увеличения густоты, высоты над дном и т.д.) условия нагула рыб-планктофагов ухудшаются вследствие снижения доступности корма. В густых зарослях макрофитов беспозвоночные успешнее осуществляют поиск убежища в случае опасности, а рыбе труднее их обнаружить из-за ухудшения видимости и сложнее добыть ввиду стесненности маневра в ограниченном пространстве среди зарослей (Герасимов, 2007). Очевидно, что по этой причине наибольшие количественные показатели зоопланктона и в июле, и в октябре регистрировались на защищенном участке, плотно заросшем преимущественно одним видом погруженного высшего водного растения с плавающими на поверхности листьями (III тип).

Вместе с тем зоопланктон наиболее сходного мелководного участка, заросшего комплексом воз-

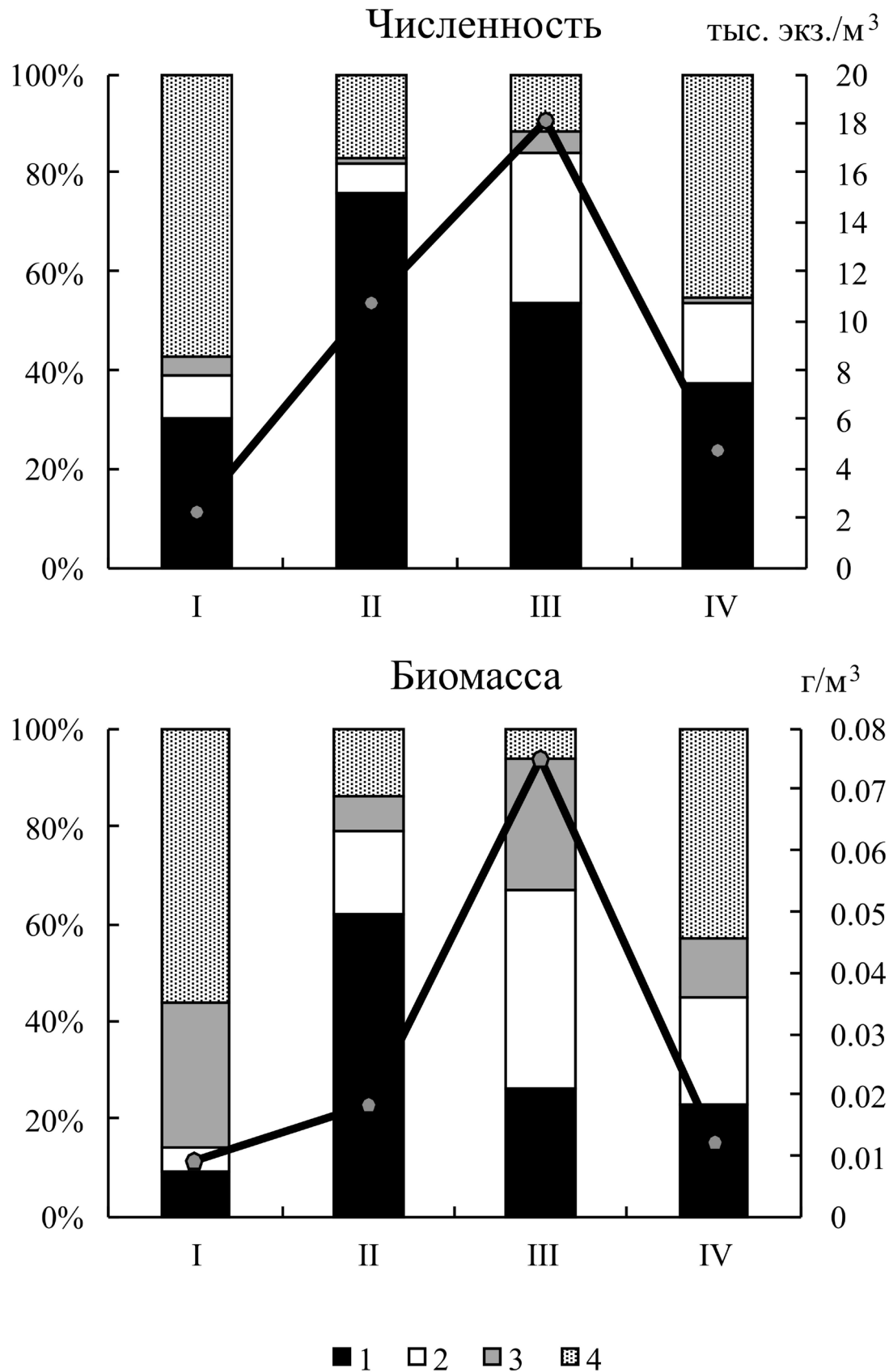


Рис. 2. Количественные показатели и доля основных групп зоопланктона Мешинского залива на разных типах мелководья в октябре 2017 г. 1 – Rotifera, 2 – Cladocera, 3 – взрослые Соперода, 4 – ювенильные Соперода. Римскими цифрами обозначены типы мелководий (см. в тексте).

Табл. 3. Численность и доля в общей численности зоопланктона экологических групп беспозвоночных осенью 2017 г. 1а – плавание/вертикация; 1б – плавание/первичная фильтрация; 2а – плавание/захват и всасывание; 2б – плавание/фильтрация и захват; 2в – плавание/фильтрация и активный захват; 3б – плавание/активный захват; 4а – плавание и ползание/вертикация; 5а – ползание и плавание/всасывание; 5б – ползание и плавание/вторичная фильтрация; 6б – плавание и ползание/собирающие; 7 – ползание и плавание/активный захват; 8 – плавание и прикрепление к субстрату/первичная. Римскими цифрами обозначены типы мелководий (см. в тексте).

Способ передвижения	Экологическая группа	Таксон	Численность, экз./м ³				Доля в общей численности, %			
			I	II	III	IV	I	II	III	IV
	1а	Rotifera	545	2925	725	322.5	25.9	27.1	3.9	6.5
	1б	Cladocera	0	0	25	37.5	0	0	0.1	0.6
	2а	Rotifera	0	0	50	0	0	0	0.28	0
Плавающие	2б	Соперода	0	0	575	75	0	0	3.2	1.2
	2в	Соперода	112.5	0	0	0	4.2	0	0	0
	3а	Rotifera	10	0	0	0	0,7	0	0	0
		Всего	667.5	2925.0	1375.0	435.0	30.6	22.2	7.6	8.4
	4а	Rotifera	57.5	5100	8700	1195	2.8	47.3	47.9	23.1
	4б	Rotifera	0	75	50	147.5	0	0.7	0.3	2.6
	5а	Rotifera	0	50	200	240	0	0.5	1.1	4.8
	5б	Cladocera	202.5	525	5000	757.5	8.8	4.9	27.6	15.8
Связанные с субстратом	5б	Соперода	0	50	150	0	0	0.5	0.8	0
	6б	Соперода	0	25	0	0	0	0.2	0	0
	7	Соперода	0	0	0	12.5	0	0	0	0.2
	8	Cladocera	0	125	500	0	0	1.2	2.8	0
		Всего	260	5950.0	14600.0	2352.5	11.6	55.2	80.4	46.5
Смешанный	10	Соперода	1117.5	1875.0	2150.0	1625.0	56.9	17.4	11.9	45.1

душно-водных и погруженных растений (IV тип), летом отличался минимальными численностью и биомассой. Известно, что в разреженных зарослях макрофитов зоопланктон более доступен малькам, чем в плотных зарослях (Черевичко, 2007). Разовый лов газовой волокушей (6 м), осуществленный в июле, показал, что на один заброд с пересчетом на 30 м среднее количество экземпляров на участке IV-го типа составило 2900, II-го типа – 304. Известно, что выедание рыбами приводит к сокращению численности и биомассы зоопланктона в первую очередь за счет Cladocera (Гиляров, 1987; Садчиков, 2007; Brooks and Dodson, 1965; Hrbáček, 1962; Stenson et al., 1978). Очевидно, по этой причине на мелководье IV-го типа, где обнаружена высокая плотность молоди рыб, отмечены минимальные численность и биомасса летнего зоопланктона (и в частности Cladocera). В то же время здесь наблюдались наибольшие численность и биомасса Copepoda, отличающихся большей подвижностью и способностью избегать хищников. Кроме того, о выедании зоопланктона свидетельствует минимальная средняя индивидуальная масса организмов на участке IV-го типа, где она составляла 0.011 мг, в то время как на участке II-го типа – 0.065 мг. Максимальная величина индекса Шеннона для зоопланктона, наблюдаемая на мелководье с большой плотностью рыб, также может быть связана с выеданием. Дело в том, что рыбы выбирают наиболее заметные и/или многочисленные пищевые объекты (Murdoch, 1969; Murdoch et al., 1975). Вследствие их выедания снижается степень доминирования одного вида, в результате чего значение индекса Шеннона увеличивается (Крылов и др., 2016).

Открытое мелководье, лишенное растительности (I тип), характеризовалось минимальными количественными показателями планктонных беспозвоночных лишь только в конце вегетационного периода. Однако в июле численность зоопланктона в этом типе прибрежья находилась практически на одном уровне с показателями участков II-го и IV-го типов, а биомасса превышала значения, отмеченные на мелководье IV-го типа. По всей видимости, этому способствовала высокая температура воды и минимальный пресс со стороны молоди рыб, избегающей открытых участков мелководий для защиты от ветра, волн и хищников.

Вполне закономерно изменялась трофическая структура зоопланктона. Во-первых, осенью в связи с предшествующим накоплением детрита на субстрате в течение вегетационного периода, в зоопланктоне всех исследованных участков мелководья возрастала доля плавающе-ползающих и ползающе-плавающих беспозвоночных. Во-вторых, на открытом участке без зарослей отмечена максимальная доля плавающих организмов, а на зарастающих макрофитами – связанных с суб-

стратом. При этом в связи с наибольшей защищенностью от волнового и ветрового воздействия, а также контроля со стороны хищников, среди плавающих и связанных с субстратом организмов максимальной долей в летний сезон отличались представители ветвистоусых ракообразных.

Выводы

Видовой состав зоопланктона Мешинского залива Куйбышевского водохранилища в исследуемый период был представлен 66 видами (Rotifera – 36, Cladocera – 20, Copepoda – 10). Летом на 6 исследованных станциях зарегистрировано 53 вида, средняя численность которых составляла 29.5 ± 17.1 тыс. экз./м³, а биомасса – 680.9 ± 439.4 мг/м³, осенью – 40 видов с численностью 7.2 ± 2.6 тыс. экз./м³ и биомассой 22.7 ± 10.9 мг/м³.

Летом и осенью планктонные беспозвоночные, добывающие пищу из толщи воды, максимально представлены на открытых, лишенных растительности, мелководных участках, а добывающие пищу с поверхности субстрата – на закрытых мелководьях, заросших либо погруженными, либо воздушно-водными и погруженными высшими водными растениями.

Закрытые мелководья, заросшие преимущественно одним видом растений из группы погруженных с плавающими на поверхности воды листьями, в оба сезона отличались наиболее высокими количественными показателями зоопланктона. Открытые мелководья, лишенные растительности, характеризовались минимальными значениями численности и биомассы только в октябре. Летом наименьшие количественные показатели развития планктонных беспозвоночных фиксировались на участке с высоким видовым разнообразием высших водных растений.

Важную роль в формировании количественных показателей и структуры зоопланктона играет контроль сверху. Закрытые участки, где произрастали воздушно-водные растения (отдельно или в комплексе с погруженными), в среднем характеризовались невысокими показателями численности и биомассы зоопланктона. Ряд структурных и количественных показателей сообщества свидетельствует, что это связано с сильным прессом со стороны молоди рыб. Защищенный мелководный участок, заросший плотными зарослями одного вида погруженного водного растения с плавающими на поверхности листьями, характеризовался наиболее высокими количественными показателями зоопланктона. Это может быть связано с густотой растительного покрова, препятствующего проникновению рыб и их молоди.

ORCID

М.А. Гвоздарева  [0000-0002-1483-1652](https://orcid.org/0000-0002-1483-1652)

Список литературы

- Борисович, М.Г., 2005. Сравнительное изучение сообществ зоопланктона зарослей *Typha angustifolia* L. и открытой литорали Куйбышевского водохранилища в Саралинском участке Волжско-Камского заповедника. *Труды Волжско-Камского государственного природного заповедника* 6, 61–70.
- Борисович, М.Г., Яковлев, В.А., 2011. Трофическая структура зоопланктона разнотипных мелководий Волжского и Волжско-Камского плесов Куйбышевского водохранилища. *Ученые записки Казанского университета. Серия: Естественные науки* 153, 214–227.
- Бреховских, В.Ф., Казмирук, В.Д., Вишневская, Г.Н., 2008. Биота в процессах массопереноса в водных объектах. Наука, Москва, Россия, 315 с.
- Буторин, Н.В., 1984. Абиотические факторы продуктивности водохранилищ. В: Буторин, Н.В., Поддубный, А.Г. (ред.), *Биологические ресурсы водохранилищ*. Наука, Москва, СССР, 8–23.
- Гвоздарева, М.А., 2014. Зоопланктон Мешинского залива Куйбышевского водохранилища в 2013 г. *Тезисы докладов XVI межрегиональной научно-практической конференции «Природа Симбирского Поволжья»*. Ульяновск, Россия, 106–113.
- Гвоздарева, М.А., 2018. Биоразнообразие зоопланктона прибрежных участков Мешинского залива Волжско-Камского плеса Куйбышевского водохранилища в 2017 г. *Тезисы докладов VI научно-практической конференции молодых ученых с международным участием «Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса»*. Москва, Россия, 67–73.
- Герасимов, Ю.В., 2007. Трофические отношения рыб в зарослях макрофитов пресноводных водоемов. *Тематические лекции и материалы I Международной школы-конференции «Актуальные вопросы изучения микро-, мейо-зообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов»*. Борок, Россия, 72–100.
- Гиляров, А.М., 1987. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. Наука, Москва, СССР, 191 с.
- Голубева, И.Д., Папченков, В.Г., Шпак, Т.Л., 1990а. Растительность островов и мелководий Куйбышевского водохранилища. Ч. 1. Казанский институт биологии, Казань, Россия, 83 с.
- Голубева, И.Д., Папченков, В.Г., Шпак, Т.Л., 1990b. Растительность островов и мелководий Куйбышевского водохранилища. Ч. 2. Казанский институт биологии, Казань, Россия, 128 с.
- Гутельмехер, Б.Л., 1986. Метаболизм планктона как единого целого: трофометаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона. Наука, Ленинград, СССР, 155 с.
- Ермолаева, Н.И., Зарубина, Е.Ю., Двуреченская, С.Я., 2016. Суточная динамика гидрохимических показателей и зоопланктона в литорали Новосибирского водохранилища. *Поволжский экологический журнал* 2, 155–166. <https://www.doi.org/10.18500/1684-7318-2016-2-155-166>
- Зарубина, Е.Ю., Ермолаева, Н.И., 2014. Сезонная динамика макрофитов и зоопланктона литоральной зоны Новосибирского водохранилища в 2013 г. *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований* 11, 216–220.
- Зимбалева, Л.Н., 1981. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ. Наукова думка, Киев, СССР, 216 с.
- Киселев, И.А., 1969. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Вводные и общие вопросы планктологии. Наука, Ленинград, СССР, 658 с.
- Корнева, Л.Г., 1983. Планктонные альгоценозы прибрежья Рыбинского водохранилища. В: Монаков, А.В. (ред.), *Пресноводные гидробионты и их биология (Труды ИБВВ АН СССР. Вып. 48/51)*, 38–51.
- Крылов, А.В., 2005. Зоопланктон равнинных малых рек. Наука, Москва, Россия, 263 с.
- Крылов, А.В., 2006. Гидробиология малых рек. Введение: Научно-популярное издание. Рыбинский Дом печати, Рыбинск, Россия, 110 с.
- Крылов, А.В., Айрапетян, А.О., Болотов, С.Э., Акопян, С.А., Косолапов, Д.Б. и др., 2016. Изменения экосистемы озера Севан и особенности структуры основных элементов его биоты в период повышения уровня воды. В: Крылов, А.В. (ред.), *Озеро Севан. Экологическое состояние в период изменения уровня воды*. Филигрань, Ярославль, Россия, 253–272.
- Куйбышевское водохранилище, 1983. Монаков, А.В. (ред.). Наука, Москва, СССР, 214 с.

- Лаврентьева, Г.М., 1977. Фитопланктон водохранилищ Волжского каскада. Известия ГосНИОРХ. Т. 114. 166 с.
- Лазарева, В.И., Сабитова, Р.З., Соколова, Е.А., 2018. Особенности структуры распределения позднелетнего (август) зоопланктона в водохранилищах Волги. *Труды Института биологии внутренних вод Российской академии наук* **82/85**, 28–51. <https://www.doi.org/10.24411/0320-3557-2018-1-0011>
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция, 1982. Винберг, Г.Г., Лаврентьева, Г.М. (ред.). ГосНИОРХ, Ленинград, СССР, 33 с.
- Мордухай-Болтовской, Ф.Д., 1974. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. В: Кудинов, К.А. (ред.), *Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Рыбинское водохранилище*. Северо-Западное книжное издательство, Вологда, СССР, 158–195.
- Мордухай-Болтовской, Ф.Д., 1976. Исследования мелководной прибрежной зоны водохранилищ Верхней Волги. В: Мордухай-Болтовской, Ф.Д. (ред.), *Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ*. Ярославль, СССР, 3–12.
- Попов, А.И., Мухортова, О.В., 2016. Пелагический и литоральный зоопланктон Саратовского водохранилища: видовой состав, биологические инвазии, особенности формирования фауны. Кассандра, Тольятти, Россия, 158 с.
- Романова, Е.П., 2010. Многолетняя динамика видового обилия зоопланктона Куйбышевского водохранилища. *Тезисы докладов конференции Института экологии Волжского бассейна РАН «Теоретические проблемы экологии и эволюции. Теория ареалов: виды, сообщества, экосистемы (V Любимцевские чтения)»*. Тольятти, Россия, 159–164.
- Садчиков, А.П., 2007. Планктология. Ч. 1: Трофические и метаболические взаимоотношения. МАКС-Пресс, Москва, Россия, 240 с.
- Северов, Ю.А., Кузнецов, В.А., Шакирова, Ф.М., Кузнецов, В.В., 2018. Оценка численности ранней молоди рыб на прибрежных нерестилищах Мешинского залива Куйбышевского водохранилища. *Водные биоресурсы и их рациональное использование* **2**, 33–40. <http://www.doi.org/10.24143/2073-5529-2018-2-33-40>
- Семенченко, В.П., Разлуцкий, В.И., Бусева, Ж.Ф., Палаш, А.Л., 2013. Зоопланктон литоральной зоны озер разного типа. *Беларуская навука*, Минск, Беларусь, 172 с.
- Соловьева, В.В., 2008. Структура и динамика растительного покрова экотонов природно-технических водоемов Среднего Поволжья. *Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук*. Тольятти, Россия, 44 с.
- Столбунова, В.Н., 1976. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Ивановского водохранилищ в 1971–1974 гг. В: Мордухай-Болтовской, Ф.Д. (ред.), *Гидробиологический режим прибрежных мелководий Верхневолжских водохранилищ*. Институт биологии внутренних вод АН СССР, Ярославль, СССР, 170–212.
- Столбунова, В.Н., Столбунов, И.А., 2010. Зоопланктон как кормовой ресурс молоди рыб в прибрежном мелководье Рыбинского водохранилища. *Вестник Днепропетровского университета. Биология, экология* **18** (2), 106–111.
- Халиуллина, Л.Ю., Яковлев, В.А., 2015. Фитопланктон мелководий в верховьях Куйбышевского водохранилища. Академия наук РТ, Казань, Россия, 171 с.
- Черевичко, А.В., 2007. Зоопланктон зарослей высшей водной растительности озера Полисто. *Тематические лекции и материалы I Международной школы-конференции «Актуальные вопросы изучения микро-, мейо-зообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов»*. Борок, Россия, 297–300.
- Чернышева, Э.Р., Соколова, К.Н., 1960. Зоопланктон Куйбышевского водохранилища по наблюдениям 1958 и 1959 гг. *Труды Татарского отделения ГосНИОРХ* **9**, 40–71.
- Чернышева, Э.Р., Соколова, К.Н., 1964. Зоопланктон Куйбышевского водохранилища в 1960–1962 гг. *Труды Татарского отделения ГосНИОРХ* **10**, 65–79.
- Чуйков, Ю.С., 1981а. Анализ трофической структуры планктонного сообщества. В: Винберг, Г.Г. (ред.), *Основы изучения пресноводных экосистем*. Зоологический институт, Ленинград, СССР, 45–52.

- Чуйков, Ю.С., 1981b. Методы экологического анализа состава и структуры сообществ водных животных. Экологическая классификация беспозвоночных, встречающихся в планктоне пресных вод. *Экология* 3, 71–77.
- Чуйков, Ю.С., 2018. Трофическая структура сообществ зоопланктона: история и некоторые итоги изучения. *Астраханский вестник экологического образования* 3 (45), 175–185.
- Шитиков, В.К., Розенберг, Г.С., Зинченко, Т.Д., 2003. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия, 463 с.
- Brooks, J.L., Dodson, S.I., 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science* 150, 28–35.
- Dembowska, E.A., Napiórkowski, P., 2015. A case study of the planktonic communities in two hydrologically different oxbow lakes, Vistula River, Central Poland. *Journal of Limnology* 74 (2), 346–357.
- Hrbaček, J., 1962. Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock. *Rozprawy České akademie* 72 (10), 1–116.
- Janse, J.H., Van Donk, E., Aldenberg, T.A., 1998. A model study on the stability of the macrophyte-dominated state as affected by biological factors. *Water Research* 32 (9), 2696–2706.
- Lucena-Moya, P., Duggan, I.C., 2011. Macrophyte architecture affects the abundance and diversity of littoral microfauna. *Aquatic Ecology* 45, 279–287.
- Murdoch, W.W., 1969. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecological Monographs* 39, 335–354.
- Murdoch, W.W., Avery, S., Smyth, M.E.B., 1975. Switching in predatory fish. *Ecology* 56, 1094–1105.
- Stenson, J.A.E., Bohlin, T., Henrikson, L., Nilsson, B.I., Nyman, H.G., Oscarson, H.G., Larson, P., 1978. Effects of fish removal from a small lake. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 20, 794–801.

Article

Quantitative indicators and trophic structure of zooplankton in different types of shallow water zone in Meshinsky Bay (Kuibyshev Reservoir)

Margarita A. Gvozdareva 

Tatar Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (“TatarstanNIRO”), ul. Tazi Gizzata 4, Kazan, 420111 Russia

rita_6878@mail.ru

Abstract. The trophic structure and quantitative characteristics of zooplankton in four shallow water areas of Meshinsky Bay of Kuibyshev Reservoir were studied in the summer and autumn seasons. The sites differed in their protection from wind and wave impacts, and in intensity of macrophyte overgrowth. The maximum species richness of zooplankters feeding in the water column was observed in open and vegetation-free shallow water and foraging from the surface of the substrate in closed areas, overgrown mainly with one type of submerged plant. The highest quantitative indicators of zooplankton in all areas were observed in summer. Regardless of the season, the maximum abundance and biomass of communities was observed in protected shallow water in thickets of *Potamogeton lucens* L. This is associated with the density of vegetation cover protecting invertebrates from predation by fish.

Keywords: Rotifera, Cladocera, Copepoda, Crustacea, macrophytes, littoral zone, overgrown, abundance, biomass, feeding strategy.



Научная статья

Нетипичное вертикальное распределение зоопланктона и рыб в пелагиали оз. Севан в период летней стратификации

М.И. Малин*^{ID}, С.М. Жданова^{ID}, Д.Б. Косолапов^{ID},
И.П. Малина^{ID}, Н.Г. Косолапова^{ID}, Р.З. Сабитова^{ID},
А.В. Крылов^{ID}

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742, Россия, Ярославская обл.,
Некоузский р-н, пос. Борок, д. 109

*mishuk@ibiw.ru

Поступила в редакцию: 12.03.2021

Доработана: 19.04.2021

Принята к печати: 19.05.2021

Опубликована онлайн: 13.08.2021

DOI: 10.23859/estr-210312

УДК 574.583:591(282.247.441.821)

Аннотация. В предыдущих исследованиях оз. Севан в период летней стратификации наибольшие количественные показатели зоопланктона отмечались на нижней границе эпилимниона, в то время как севанский сиг (*Coregonus lavaretus*), являющийся основным планктофагом в водоеме, предпочитал гиполимнион и вынужденно покидал его лишь при снижении концентрации кислорода до 1–5 мг/л. Данное исследование проводили 29–30 июля 2019 г. в оз. Большой Севан. Вертикальное распределение температуры воды, содержания растворенного кислорода и основных групп гидробионтов определяли 4 раза: в темное и светлое время суток, а также во время утренних и вечерних сумерек. Плотность рыбных скоплений оценивали эхолотом “Simrad EK80”. Наблюдаемое вертикальное распределение зоопланктона и рыб не подчинялось описанным ранее закономерностям. Максимальная биомасса зоопланктона на протяжении суток отмечалась в гиполимнионе, минимальная – в эпилимнионе, при этом 89–100% рыб находились в металимнионе. В ночное время ~10% скопления опускались в гиполимнион, несмотря на низкое содержание кислорода (3.0–3.1 мг/л). На рассвете ~7% рыб совершали подъем в эпилимнион, достигая глубины 7 м и температуры 20.8 °С. Температура среды, избираемая большинством рыб скопления, варьировала на протяжении суток и отличалась от значений, указанных для севанского сига в более ранних исследованиях.

Ключевые слова: бактериопланктон, гетеротрофные нанофлагелляты, обыкновенный сиг, *Coregonus lavaretus*, эпилимнион, металимнион, гиполимнион, миграция.

Введение

Изучение вертикального распределения биоты в стратифицированном водоеме позволяет исследователю получить уникальный материал, поскольку картина этого распределения является результатом взаимного влияния гидробионтов в условиях выраженной гетерогенности среды, при этом индикаторами оптимального сочетания биотических и абиотических факторов для конкретной группы организмов служат пространственные максимумы их численности. В некоторых случаях формируется паттерн, отклоняющийся от общеизвестных закономерностей, что позволяет по-новому оценить роль фактора или комплекса факторов, сыгравших решающую роль в его возникновении.

Исторически в стратифицированном оз. Севан наибольшие количественные показатели зоопланктона отмечались в эпилимнионе, в частности на его нижней границе (Крылов и др., 2010, 2016; Никогосян, 1985; Симонян, 1991). Также известны общие закономерности вертикального распределения рыб в водоемах такого типа, среди них особого внимания заслуживают пелагические виды арктического комплекса. В условиях стратификации они выбирают оптимальные их состоянию температурные условия, которые чаще всего наблюдаются ниже слоя температурного скачка (Поддубный и Малинин, 1988). Для основного планктофага оз. Севан – *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) – предпочитаемые температуры воды в летний период в Малом Севане составляют 4–9 °С, в Большом Севане – 5–7 °С (Малинин и др., 1984).

В то же время важно учитывать, что могут наблюдаться нарушения известных закономерностей вертикального распределения водных организмов. Особенно это актуально в последние годы, отличающиеся высокими температурами воздуха, способствующими изменению температурного и кислородного режимов глубоководных озер (Helland et al., 2007; Razlutskiy et al., 2018). Это, в свою очередь, определяет состояние видов рыб арктического комплекса, особенности их распределения и плотность скоплений (Кривопускова и др., 2014; Кривопускова и Соколов, 2018). В 1980-х гг. было показано, что характер распределения сига в оз. Севан зависит от количества растворенного кислорода – при снижении его концентрации в гипolimнионе до 1–5 мг/л сига уходило из данной зоны (Поддубный и Малинин, 1988). Изменение плотности рыб-планктофагов вызывает трансформацию видового состава и количественных показателей планктонных беспозвоночных. Об этом свидетельствует опыт изучения ряда высокогорных озер, в которые для рекреационных целей были заселены различные виды форели, в результате чего выедались крупные виды беспозвоночных, в частности представители рода *Daphnia* (Fitzmaurice, 1979; Galbraith,

1967; Gliwicz et al., 2000). В ходе изучения оз. Севан было выявлено, что в процессе увеличения численности сига в 2014–2017 гг. снижалась численность и биомасса планктонных ракообразных за счет уменьшения доли крупного вида *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *magna* Straus, 1820 (Крылов и др., 2019a, b). При значительном росте плотности рыб в 2018 г. *D. magna* из состава зоопланктона исчезла, однако увеличилась общая численность и биомасса планктонных беспозвоночных, в том числе за счет представителей Cladocera – *D. (Daphnia) hyalina* Leydig., 1860 (Крылов и др., 2021). Основная причина нехарактерной трансформации сообществ планктонных беспозвоночных – изменения распределения сига, вызванные обеднением кормовой базы в толще воды в связи с исчезновением *D. magna*. Это способствовало формированию максимальной плотности рыб на больших, чем в предыдущие годы, глубинах, где оптимально сочетались термические и трофические условия. При этом изменился спектр кормовых объектов сига, среди которых значительную долю составили донные беспозвоночные, в частности амфиподы (представители сем. Gammaridae), в то время как ранее – *D. magna*. Однако в этом исследовании не было проанализировано вертикальное распределение зоопланктона, что делает высказанные предположения менее убедительными.

Кроме того, важно учитывать суточные изменения вертикального распределения зоопланктона. Большая часть результатов, полученных более чем за вековую историю исследований суточных вертикальных миграций (СВМ) (Киселев, 1980; Рудяков, 1986), свидетельствует о следующей закономерности: зоопланктон спускается в глубинные слои на рассвете и поднимается к поверхности вечером. СВМ зоопланктона – очень изменчивое и сложное поведение, которое, очевидно, не может быть объяснено каким-либо одним фактором. Чаще всего СВМ рассматриваются как результат комплексного влияния ряда абиотических (вертикальных градиентов температуры, ультрафиолетового излучения, химического состава вод) и биотических (хищничества, конкуренции, вертикального распределения пищи) факторов (Brooks and Dodson, 1965; De Meester et al., 1999; Gerritsen, 1982; Han and Straskraba, 1998; Lampert, 1989; Lampert et al., 2003; Larsson and Dodson, 1993; Loose and Dawidowicz, 1994; Ohman et al., 1983; Rhode et al., 2001; Ringelberg, 2010; Shapiro and Wright, 1984; Sih et al., 2000; Spaak and Hoekstra, 1997; Tartarotti et al., 1999; Williamson et al., 2011). Необходимо отделять особенности вертикального распределения планктона, являющиеся результатом СВМ (т. е. активного перемещения вверх или вниз), от характеристик, обусловленных другими факторами: пассивным переносом с водными массами (в том числе горизонтальным), потреблением планктофагами и др.

Цель данной работы – изучение взаимосвязи суточной динамики вертикального распределения зоопланктона и планктофага *Coregonus lavaretus* в пелагиали оз. Севан в период летней стратификации.

Материал и методы

Оз. Севан (N 40°18.6' E 45°20.9') расположено в центре восточной части Республики Армения на высоте 1900 м над уровнем моря. Водоем состоит из двух частей: Малого (площадь ~322 км², макс. глубина 82 м) и Большого Севана (площадь ~928 км², макс. глубина 36 м), соединенных проливом шириной 5.5 км (Асатрян и др., 2016).

Наблюдения проводили с борта НИС “Гидролог” в Большом Севане 29–30 июля 2019 г. в точке с координатами N 40°24.1' E 45°27.3', где с помощью предварительной гидроакустической съемки были обнаружены пелагические скопления рыб, идентифицированных как сиг. Материал собирали в разные периоды суточного цикла, различающиеся освещенностью: в условиях вечерних сумерек (на закате), в темное время суток (ночью), в условиях утренних сумерек (на рассвете) и в светлое время суток (днем). Глубина в месте сбора изменялась в пределах 24–26 м, что связано с уклоном рельефа дна.

Перед отбором биологических проб для определения границ эпи- (ЭЛ), мета- (МЛ) и гипolimниона (ГЛ) в столбе воды через 1 м многопараметрическим зондом “YSI ProPlus” определяли температуру воды и содержание растворенного кислорода. Бактериопланктон (БП), гетеротрофных нанофлагеллят (ГНФ) и зоопланктон (ЗП) собирали батометром Молчанова (объем 4 л) по 1 подъему через 1 м, результаты подъемов из ЭЛ, МЛ и ГЛ концентрировали в отдельные интегральные пробы.

Для количественного учета БП и ГНФ интегральные пробы воды из ЭЛ, МЛ и ГЛ сразу после отбора фиксировали формалином, предварительно профильтрованным через мембранный фильтр с диаметром пор 0.2 мкм, до конечной концентрации 1%. Пробы хранили в темноте при температуре 4 °С и обрабатывали в лаборатории в течение месяца. Численность и размеры БП и ГНФ определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохромов DAPI и примулина соответственно (Caron, 1983; Porter and Feig, 1980).

Для сбора ЗП воду процеживали через планктонную сеть с размером ячеек 64 мкм, фиксировали 4% формалином. Камеральную обработку проводили по стандартной методике (Ривьер, 1975), биомассу определяли с учетом размеров организмов (Балушкина и Винберг, 1979). Зоопланктон оценивали по количеству видов в пробе, численности, биомассе, доле таксономических групп, средней индивидуальной массе организмов (СИМ), доминирующим видам и их сходству, определяемому индексом Шорыгина (Вайнштейн, 1976).

Вертикальное распределение рыб оценивали гидроакустическим методом (Simmonds and MacLennan, 2005) с помощью эхолота “Simrad EK80” с двухчастотной антенной ES38-18/200-18С (расщепленный луч на 38 кГц, одиночный луч на 200 кГц, ширина диаграммы направленности 18° на обеих частотах). Заглубление антенны составляло 1 м от поверхности воды. Съемку проводили во время подхода судна к месту отбора гидробиологических проб. Распределение рыб анализировали в программном обеспечении “Echoview 10” методом эхосчета в диапазоне глубин от 2.5 м до дна.

Результаты

Температура воды в ЭЛ была на 6.1–10.0 °С выше, чем в МЛ и на 13.1–14.1 °С выше, чем в ГЛ (Рис. 1). В течение суток в ЭЛ она изменялась на 0.3–0.7 °С, в МЛ – на 0.2–3.5 °С, причем максимальные значения зарегистрированы на закате и ночью. В ГЛ температура колебалась на 0.1–0.8 °С при наибольшем значении на рассвете. Минимальная концентрация растворенного кислорода обнаружена в ГЛ, в МЛ она была выше на 1.1–2.8 мг/л, в ЭЛ – выше еще на 1.5–3.5 (Рис. 1). В ЭЛ в течение суток его концентрация варьировала на 0.1–0.2 мг/л, в МЛ – на 0.9–1.9, в ГЛ – на 0.3–0.4, а максимальные значения зарегистрированы на закате и ночью.

Положение условной границы между ЭЛ и МЛ в течение суток изменялось на 2–3 м по вертикали, в то время как граница между МЛ и ГЛ была более стабильна и оставалась на глубине 22–23 м (Рис. 1). В ЭЛ и МЛ наблюдалось снижение температуры воды, наиболее заметное в МЛ, где уменьшалась и концентрация кислорода. Динамика отмеченных характеристик не имеет суточной цикличности, ее нельзя объяснить остыванием водной поверхности в ночные часы. Данное наблюдение косвенно указывает на наличие горизонтального переноса водных масс (течения), которое наиболее интенсивно идет в МЛ.

В ЭЛ минимальная численность БП обнаружена на рассвете, в МЛ – ночью и на рассвете, в ГЛ – днем и ночью, а ее увеличение во всем столбе воды наблюдалось на закате (Табл. 1). Объем клеток и биомасса бактерий во всех слоях воды достигали минимума ночью, а максимум в ЭЛ и МЛ отмечен днем, в ГЛ – на закате и рассвете.

Наиболее высокие количественные показатели ГНФ в ЭЛ и МЛ регистрировались на закате и ночью, в ГЛ – ночью и днем (Табл. 1). Основу численности в это время составляли флагеллаты размером ≥ 5 мкм. Минимальная численность и биомасса ГНФ в ЭЛ обнаружены на рассвете, в МЛ – днем, а в ГЛ наибольшее сокращение численности наблюдалось днем, биомассы – на рассвете. Снижение объема клеток флагеллят в ЭЛ зафиксировано

Табл. 1. Численность (N), объем (V), биомасса (B) бактериопланктона (БП) и гетеротрофных нанофлагеллят (ГНФ).

Время суток	БП			ГНФ						
	N , 10^3 кл/мл	V , мкм ³	B , мг/м ³	N , 10^3 кл/мл	V , мкм ³	B , мг/м ³	< 5 мкм		≥ 5 мкм	
							N , %	B , %	N , %	B , %
ЭЛ										
Закат	5341	0.15	775	961	95.1	91.4	33.3	16.9	66.7	83.1
Ночь	5027	0.12	624	1068	61.9	66.1	30.0	17.4	70.0	82.6
Рассвет	4595	0.17	786	420	63.0	26.5	50.0	16.8	50.0	83.2
День	5027	0.28	1389	961	51.5	49.5	66.7	39.0	33.3	61.1
МЛ										
Закат	5341	0.14	751	1410	104.2	146.8	27.3	13.3	72.7	86.7
Ночь	4280	0.14	605	1495	51.4	76.9	78.6	48.8	21.4	51.2
Рассвет	4241	0.18	774	1175	62.3	73.2	63.6	25.7	36.4	74.3
День	5184	0.20	1022	961	57.6	55.4	55.6	41.6	44.4	58.4
ГЛ										
Закат	8090	0.22	1778	534	58.9	31.4	60.0	60.1	40.0	39.9
Ночь	5851	0.12	731	748	66.0	49.3	57.1	34.4	42.9	65.6
Рассвет	6676	0.24	1624	540	43.9	23.7	67.8	51.9	17.0	32.9
День	5144	0.19	963	427	122.5	52.3	0.0	0.0	100.0	100.0

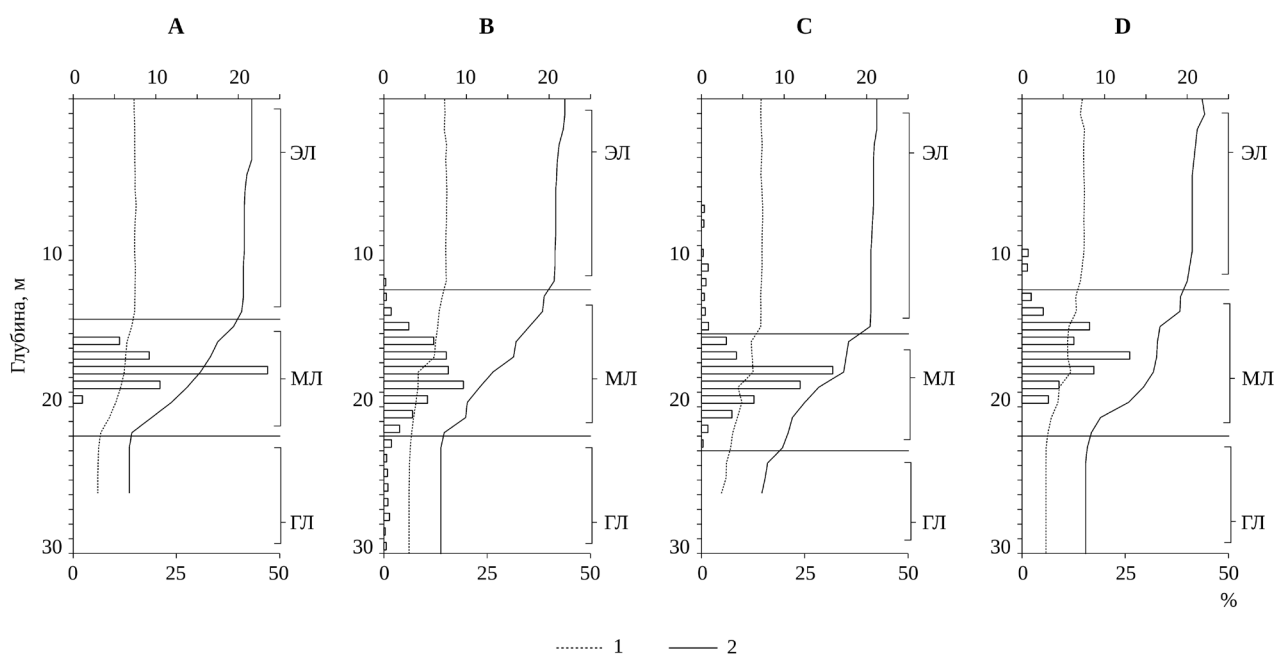


Рис. 1. Вертикальное распределение рыб на закате (А), ночью (В), на рассвете (С), днем (D) в эпи- (ЭЛ), мета- (МЛ) и гипolimнионе (ГЛ). По верхней оси абсцисс: 1 – концентрация растворенного кислорода, мг/л; 2 – температура воды, °С; по нижней оси абсцисс: относительная численность рыб, %.

днем, в МЛ – днем и ночью, в ГЛ – на рассвете. Как правило, в это время наблюдалась максимальная доля мелкоразмерных (< 5 мкм) форм в общей численности и биомассе ГНФ.

В составе ЗП обнаружено 7 видов Rotifera (*Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1832; *E. lyra* Hudson, 1886; *Filinia terminalis* (Plate, 1886); *Hexarthra mira* (Hudson, 1871); *Keratella quadrata* (Müller, 1786); *Polyarthra longiremis* Carlin, 1943; *Synchaeta pectinata* Ehrenberg, 1832), 4 – Copepoda (*Cyclops abyssorum* Sars, 1863; *Diacyclops bicuspidatus* (Claus, 1857); *Acanthodiptomus denticornis* Wierzejski, 1887; *Arctodiptomus (Rhabdodiptomus) bacillifer* (Koelbel, 1885)), 3 – Cladocera (*Daphnia hyalina*; *Diaphanosoma lacustris* Kořinek, 1981; *Leydigia leydigii* (Schödler, 1863)). Число видов в пробе в течение суток варьировало незначительно, при этом в наибольшей степени оно изменялось в МЛ и ГЛ ($Cv = 22.8$ и 22.0 соответственно), в наименьшей – в ЭЛ ($Cv = 9.1$) (Табл. 2). Днем и на закате максимальное число видов обнаружено в ЭЛ, ночью – в ЭЛ и МЛ, на рассвете – в МЛ и ГЛ. В ЭЛ основу числа видов всегда составляли коловратки, в МЛ они преобладали на закате и ночью, днем доля видов всех таксономических групп была одинаковой, а на восходе первенствовали коловратки и веслоногие ракообразные. В ГЛ днем и на восходе основу числа видов также составляли Rotifera, на закате – Rotifera и Copepoda, а ночью доля видов всех групп была равной.

Наибольшая численность ЗП на закате и ночью наблюдалась в ГЛ; днем различия были несущественными, однако наименьшая величина зарегистрирована в МЛ, а на рассвете – в ГЛ (Табл. 2). Минимальный диапазон колебаний численности в течение суток наблюдался в ЭЛ (в среднем в 1.2 раза; $Cv = 16.4$), максимальный – в ГЛ (в среднем в 1.8 раза; $Cv = 31.5$), все заметные изменения происходили на закате и ночью, причем в МЛ и ГЛ плотность возрастала, а в ЭЛ – снижалась. Основу численности в ЭЛ составляли Copepoda, лишь на восходе – Cladocera, которые преобладали в МЛ на закате и ночью, а в ГЛ – на протяжении всего времени наблюдений (Табл. 2). Среди доминирующих видов во всех слоях столба воды на протяжении суток отмечены *Keratella quadrata* (за исключением дневного времени в ГЛ) и *Daphnia hyalina* (кроме ЭЛ днем, на закате и на рассвете), причем в ГЛ ее доля в общей численности была максимальной (Табл. 3). *Diaphanosoma lacustris* в течение суток доминировала в ЭЛ, в МЛ – ночью и на рассвете, в ГЛ – на закате и рассвете, наибольшая ее доля в общей численности ЗП была характерна для ЭЛ. Науплиусы Calanoida обнаружены в составе доминантов лишь в ЭЛ, а также в МЛ днем и на рассвете. Наименьшее сходство между доминирующими видами в ЭЛ и МЛ зафиксировано на закате – 21.7%, в остальное время суток оно варьировало в пре-

делах 32.9–44.6%. Между слоями МЛ и ГЛ минимальное сходство доминантов также отмечено днем (29.2%), максимальное – на закате (56.0%), в остальное время оно составляло 43.3 и 48.4%. Днем отсутствовали доминирующие виды, общие для слоев ЭЛ и ГЛ, однако на закате сходство возросло до 33.6%, а в остальное время суток оно составляло 16.2 (ночью) и 23.7% (на восходе).

Наибольшая биомасса ЗП в течение суток регистрировалась в ГЛ, минимальная – в ЭЛ (Табл. 2). Колебания биомассы в ЭЛ были несущественными (в среднем в 1.1 раза; $Cv = 9.8$), в МЛ они были более выраженными (в среднем в 1.6 раза; $Cv = 33.6$), а в ГЛ – максимальными (в среднем в 2 раза; $Cv = 42.7$). В МЛ и ГЛ увеличение биомассы наблюдалось на закате и ночью за счет ракообразных, а минимальные величины отмечены днем. Преобладали Cladocera, биомасса которых во всем столбе воды снижалась днем, а максимальные величины в ЭЛ зафиксированы на закате и рассвете, в МЛ и ГЛ – ночью (Табл. 2). Наибольшая биомасса Copepoda в ЭЛ отмечена днем, в МЛ – на рассвете, а в ГЛ – ночью; наименьшие значения наблюдались в ЭЛ на рассвете, в МЛ и ГЛ – днем. Во всех слоях и в любое время суток доминировала *Daphnia hyalina*, наибольшая доля которой всегда отмечалась в МЛ и ГЛ, а минимальная – в ЭЛ, особенно днем (Табл. 3). *Diaphanosoma lacustris* доминировала лишь в ЭЛ (за исключением времени на закате), причем наибольшая доля отмечена днем. Среди Copepoda в составе доминантов отмечены *Arctodiptomus bacillifer* – днем и ночью в ЭЛ, а также *Cyclops abyssorum* – днем в ЭЛ и МЛ, на рассвете – в МЛ. Поскольку среди доминирующих по биомассе видов практически во всех пробах присутствовала *Daphnia hyalina*, индексы сходства доминантов между разными слоями воды отличаются высокими величинами – 63.0–86.6%. Однако в дневное время в связи со значительным снижением доли *D. hyalina* в ЭЛ индекс сходства с МЛ составлял 24.7%, с ГЛ – 13.9%.

Максимальная СИМ организмов ЗП в течение суток наблюдалась в ГЛ, где наименьшие величины отмечены днем, наибольшие – на рассвете (Рис. 2А). В МЛ минимальные значения зарегистрированы днем и на рассвете, максимальные – на закате. В ЭЛ варьирование показателя было невысоким ($Cv = 14.1$, в то время как в МЛ – 27.4, в ГЛ – 23.7), наименьшая величина отмечена на восходе. Значительные колебания СИМ основного доминирующего вида – *D. hyalina* – обнаружены в ЭЛ ($Cv = 50.3$), где днем и ночью она снижалась, а на закате и на рассвете – возрастала (Рис. 2В). В ГЛ в период от дневного времени суток до рассвета СИМ дафнии увеличивалась ($Cv = 36.4$) и на рассвете достигала более высоких значений, чем в других слоях. В МЛ величины СИМ дафнии колебались незначительно ($Cv = 18.1$) при макси-

Табл. 2. Число видов, численность, биомасса и доля таксономических групп зоопланктона.

Показатель	Время суток	Число видов			Численность, тыс. экз./м ³			Биомасса, мг/м ³		
		ЭЛ	МЛ	ГЛ	ЭЛ	МЛ	ГЛ	ЭЛ	МЛ	ГЛ
Rotifera, %	Закат	50.0	42.9	37.5	26.8	27.3	26.5	1.0	0.3	0.3
	Ночь	44.4	44.4	33.3	17.0	24.1	20.3	0.7	0.4	0.2
	Рассвет	55.6	40.0	40.0	25.7	28.8	17.0	1.3	0.6	0.3
	День	50.0	33.3	50.0	31.2	15.2	8.3	1.1	0.3	0.1
Copepoda, %	Закат	30.0	28.6	37.5	50.9	30.4	19.4	17.0	12.1	8.1
	Ночь	33.3	33.3	33.3	43.1	33.9	30.6	25.9	7.4	13.9
	Рассвет	22.2	40.0	30.0	32.9	40.8	30.4	12.9	21.5	11.7
	День	25.0	33.3	33.3	44.6	49.2	23.9	40.0	15.0	14.4
Cladocera, %	Закат	20.0	28.6	25.0	22.3	42.3	54.1	82.0	87.6	91.6
	Ночь	22.2	22.2	33.3	39.9	42.0	49.1	73.3	92.3	85.9
	Рассвет	22.2	20.0	30.0	41.4	30.4	52.6	85.8	77.9	88.0
	День	25.0	33.3	33.3	24.2	35.6	67.8	58.8	84.6	85.5
Общее	Закат	10	7	8	23.9	19.4	30.3	586.1	1244.3	2057.5
	Ночь	9	9	6	18.2	30.8	41.6	465.2	1684.7	3160.6
	Рассвет	9	10	10	27.5	27.8	20.7	516.3	1034.2	1723.8
	День	8	6	7	24.0	19.9	24.2	500.4	744.9	1109.5

муме на закате и ночью, минимуме – днем и на рассвете. СИМ *Diaphanosoma lacustris* в ЭЛ также характеризовалась высокой степенью вариации ($Cv = 92.2$); днем была отмечена наибольшая величина, затем она резко снижалась до меньших, чем в других слоях, величин (Рис. 2С). В МЛ и ГЛ индивидуальная масса диафаносомы варьировала в меньшей степени ($Cv = 39.6$ и 23.6 соответственно), в ГЛ она была ниже, лишь ночью различия отсутствовали. СИМ *Cyclops abyssorum* в наибольшей степени варьировала также в ЭЛ ($Cv = 79.8$, в то время как в МЛ – 32.9 , в ГЛ – 47.9), ее максимальные значения днем превышали таковые в МЛ и ГЛ (Рис. 2D). На закате и ночью в ЭЛ индивидуальная масса циклопов снижалась, а на восходе незначительно увеличивалась, но была ниже, чем в МЛ и ГЛ, где наибольшие величины обнаружены на восходе. СИМ *Arctodiaptomus*

bacillifer в ЭЛ также отличалась большей степенью варьирования ($Cv = 57.1$), чем в МЛ ($Cv = 18.6$) и в ГЛ ($Cv = 34.1$) при максимуме днем и минимуме на закате (Рис. 2E). В МЛ наибольшая величина СИМ арктодиаптомусов зарегистрирована на закате, ночью она снижалась, а на восходе вновь повышалась. В ГЛ максимум наблюдался ночью, в остальное время различия были незначительными при минимуме на закате. СИМ ювенильных Copepoda в ЭЛ отличалась минимальным варьированием ($Cv = 20.6$), в МЛ и ГЛ она была незначительно выше ($Cv = 36.8$ и 36.5 соответственно). На закате в ЭЛ и ГЛ, на восходе и ночью в МЛ индивидуальная масса науплиусов и копеподитов сокращалась; на закате в МЛ, ночью в ЭЛ и ГЛ и на восходе в ГЛ – возрастала (Рис. 2F).

Средняя плотность пространственного распределения рыб, рассчитанная по всему водному

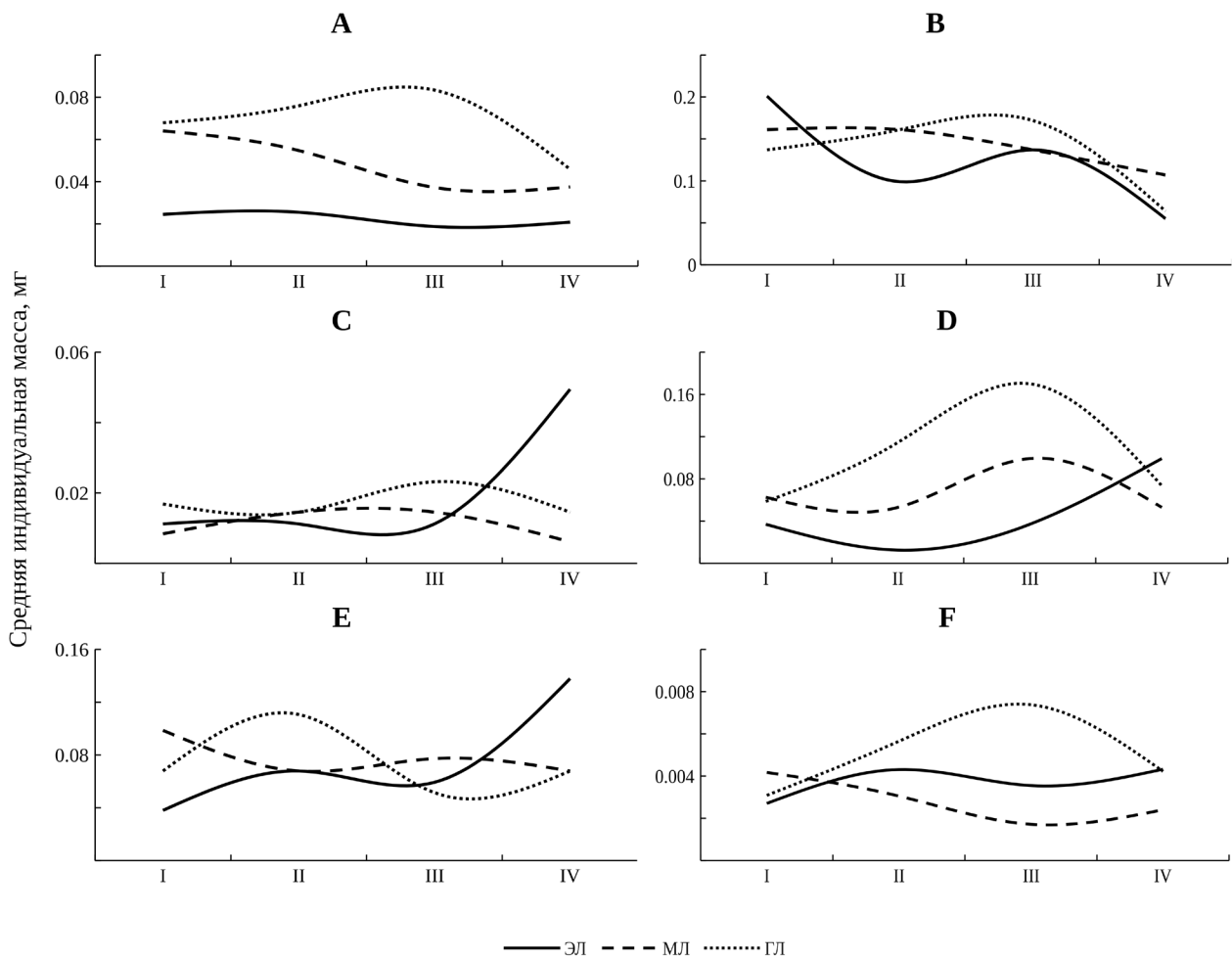


Рис. 2. Средняя индивидуальная масса зоопланктона: **А** – для всех видов; **В** – *Daphnia hyalina*, **С** – *Diaphanosoma lacustris*, **Д** – *Cyclops abyssorum*, **Е** – *Arctodiaptomus bacillifer*, **Ф** – ювенильных Соперода на закате (I), ночью (II), на рассвете (III), днем (IV) в эпи- (ЭЛ), мета- (МЛ) и гипolimнионе (ГЛ).

столбу, изменялась в течение суток. Максимальное значение зарегистрировано ночью, минимальное – днем, когда плотность, вероятно, в результате горизонтальных миграций в смежные участки водоема, снизилась в 18 раз (Табл. 4). Рыба предпочитала МЛ, где в разное время суток концентрировалось 89–100% скопления. На закате максимальная концентрация рыб обнаружена на глубине 18 м, где температура воды составляла 15.4 °С; в ЭЛ и ГЛ рыба отсутствовала (Рис. 1А). Ночью распределение рыб в пределах МЛ стало более равномерным, максимум плотности скопления опустился на глубину 19 м, температура воды на которой составляла 11.6 °С. Менее 1% скопления регистрировалось в нижнем слое ЭЛ, непосредственно на границе с МЛ; в ГЛ опустилось 10% скопления, где равномерно распределилось от границы с МЛ до дна, несмотря на низкое содержание кислорода, равное 3.0–3.1 мг/л при температуре 6.9 °С (рис. 1В). На рассвете рыба в ГЛ отсутствовала и распределялась по всей высоте МЛ, формируя максимум плотности на глубине 18 м при температуре 17.2 °С. В нижние и сред-

ние слои ЭЛ, где температура достигала 20.8 °С, поднималось 7% скопления (Рис. 1С). Днем около 95% скопления было сосредоточено в МЛ, максимум наблюдался на глубине 17 м при температуре 16.3 °С. В ГЛ зарегистрировано менее 1% рыб, а в ЭЛ – менее 5% (Рис. 1Д).

Обсуждение результатов

Проведенные в июле 2019 г. исследования показали нехарактерное для оз. Севан вертикальное распределение ЗП в течение суток. В первую очередь обращают на себя внимание минимальные значения биомассы в ЭЛ при максимальных величинах в ГЛ, а также относительно низкие показатели численности сообщества. При этом предпосылки к такому распределению со стороны абиотических факторов отсутствовали: температура воды и содержание в ней растворенного кислорода в ГЛ не отвечали оптимальным условиям для развития ЗП.

Одной из причин специфического распределения ЗП может быть влияние рыб, вертикальное распределение которых также характеризовалось

Табл. 3. Состав и доля доминирующих по численности и биомассе организмов зоопланктона.

Таксон	Закат			Ночь			Восход			День		
	ЭЛ	МЛ	ГЛ	ЭЛ	МЛ	ГЛ	ЭЛ	МЛ	ГЛ	ЭЛ	МЛ	ГЛ
Доля по численности, %												
<i>Keratella quadrata</i>	23.2	21.7	23.7	15.0	20.4	18.2	22.2	24.8	12.9	24.2	14.0	–
<i>Daphnia hyalina</i>	–	34.3	44.0	16.2	30.2	39.5	–	20.0	40.9	–	29.2	58.7
<i>Diaphanosoma lacustris</i>	13.0	–	10.2	23.7	11.8	–	32.3	10.4	10.8	18.9	–	–
Науплиусы Calanoida	19.5	–	–	16.2	–	–	17.2	12.0	–	18.9	22.9	–
Науплиусы Cyclopoida	14.9	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Доля по биомассе, %												
<i>Daphnia hyalina</i>	76.1	86.6	89.0	63.0	89.1	84.1	66.7	73.8	84.6	13.9	83.6	82.6
<i>Diaphanosoma lacustris</i>	–	–	–	10.4	–	–	19.3	–	–	44.9	–	–
<i>Cyclops abyssorum</i>	–	–	–	–	–	–	–	13.4	–	14.4	10.8	–
<i>Arctodiaptomus bacillifer</i>	–	–	–	13.3	–	–	–	–	–	17.5	–	–

Табл. 4. Плотность пространственного распределения (D) и относительная численность (N) рыб в эпи- (ЭЛ), мета- (МЛ), гипolimнионе (ГЛ) и по всему столбу воды в разное время суток.

Слой	Закат		Ночь		Рассвет		День	
	D, экз./млн м ³	N, %	D, экз./млн м ³	N, %	D, экз./млн м ³	N, %	D, экз./млн м ³	N, %
ЭЛ	0	0	90.9	0.8	552.6	7.0	30.8	4.3
МЛ	1481.5	100	10091.4	89.2	7351.9	93.0	678.8	94.9
ГЛ	0	0	1134.3	10.0	0	0	5.5	0.8
По всему столбу	740.7	–	5130.7	–	3765.8	–	279.8	–

рядом нетипичных особенностей, во многом не согласующихся с предыдущими сведениями по оз. Севан. Так, ранее сообщалось, что сиг предпочитает ГЛ (Поддубный и Малинин, 1988) и покидает его только в случае снижения концентрации кислорода до 1–5 мг/л (Малинин и др., 1984). По нашим наблюдениям, независимо от времени суток подавляющее большинство сигов находится в МЛ, при этом в ночное время до 10% скопления опускается в ГЛ, несмотря на низкое содержание кислорода в этом слое – 3.0–3.1 мг/л.

Также указывалось, что сиг в оз. Севан совершает СВМ (ночной подъем), предположительно, вслед за объектами питания (Поддубный и Малинин, 1988). В результате наших наблюдений установлено, что в темное время суток ~10% часть скопления, наоборот, совершает погружение из МЛ в ГЛ, а частичный подъем из МЛ в ЭЛ (7% скопления) регистрируется на рассвете (Рис. 1В, 1С).

Избираемые температуры, о которых можно судить по глубине формирования максимальной плотности рыб, также выходят за пределы диапазонов, указываемых ранее: 4–9 °С в Малом Севане и 5–7 °С в Большом Севане (Поддубный и Малинин, 1988). Нами же отмечено, что значение температуры среды, предпочитаемое большинством скопления, изменяется в течение суток и не попадает в эти диапазоны: наиболее холодные воды (11.6 °С) сиг предпочитает ночью, а самые теплые (17.2 °С) – на рассвете, когда часть скопления поднимается в ЭЛ, достигая глубины 7 м и температуры 20.8 °С (Рис. 1).

В то же время наблюдаемая картина распределения сига объяснима с позиций концепции избирания энергетически оптимальной температуры среды в условиях ее гетеротермальности, предлагаемой рядом авторов. При низких температурах в ГЛ обменные процессы замедляются, что отражается не только на длительности переваривания пищи, но и на энергетических потребностях рыб в целом (Крогиус, 1974; Поддубный и Малинин, 1988). Следовательно, в 1980-е гг. сиг избирал холодноводный ГЛ, вероятно, по причине дефицита кормовых ресурсов, поскольку численность его в те годы была значительно выше современной (Габриелян, 2010).

В настоящее время лишь небольшая часть сига мигрирует в ГЛ, и только в ночное время. Наиболее вероятно, что это происходит для замедления метаболизма и экономии энергии. Низкое содержание кислорода в ГЛ не лимитирует эти перемещения, поскольку потребность в нем в результате замедления обменных процессов, вероятно, также снижается. В ночное время сиг практически не питается (Поддубный и Малинин, 1988), этим можно объяснить высокую численность ЗП в ГЛ. Подъем части скопления из МЛ в ЭЛ, наблюдаемый на рассвете, вероятно, также

связан с прекращением потребления ЗП в темное время суток и обусловлен значительным повышением интенсивности питания в утренние часы. Предположительно, на закате, по достижении уровня освещенности водной толщи, сходного с таковым во время рассвета, происходит аналогичное повышение интенсивности питания сига, сопровождающееся частичной миграцией в ЭЛ, не зарегистрированное в данном исследовании. Подобное поведение отмечено у европейской ряпушки (*Coregonus albula* (Linnaeus, 1758)) в оз. Плещеево (Ярославская обл.) по результатам собственных и более ранних наблюдений (Поддубный и Малинин, 1988).

Анализ пространственно-временных изменений плотности рыб в ЭЛ показывает, что во время их максимальной плотности (на рассвете, Табл. 4) для ряда характеристик ЗП были отмечены более высокие показания, чем в период отсутствия рыб (на закате) – общая численность ЗП, численность Cladocera, численность и биомасса *Diaphanosoma lacustris*, *Arctodiaptomus bacillifer*. Одновременно при наибольшей плотности рыб обнаружено снижение численности и биомассы Copepoda, биомассы Cladocera, общей биомассы ЗП, биомассы и средней индивидуальной массы *Daphnia hyalina* (Табл. 2, Рис. 2). В МЛ численность и биомасса таксономических групп ЗП, *D. hyalina*, *Diaphanosoma lacustris*, а также их индивидуальная масса при максимальной плотности рыб были выше, чем при минимальной (Табл. 2, Рис. 2). В ГЛ при максимальной плотности рыб также обнаружены наибольшие численность и биомасса ЗП, доминирующих ракообразных, а средняя индивидуальная масса *Daphnia hyalina*, *Diaphanosoma lacustris* и *Cyclops abyssorum* в этот период уступала лишь значениям на рассвете (Табл. 2, Рис. 2). Следовательно, только в ЭЛ, где большую часть времени плотность рыб и количественные характеристики ЗП были меньше, чем в других слоях, мы наблюдали ряд изменений количественного состава беспозвоночных, которые в научной литературе оправданно объясняются влиянием питания рыб (Hansson et al., 2007; Luecke et al., 1990; Mehner, 2000). Однако в целом для столба воды заметного влияния пространственно-временных изменений плотности рыб на ЗП не выявлено.

Возможно, что плотность рыб возрастала благодаря их миграции в слои, где увеличивалась численность и биомасса ЗП, в первую очередь доминирующих ракообразных, вследствие их суточных перемещений. Известно, что ракообразные в течение дня предпочитают более глубокие слои, а ночью мигрируют в верхние, избегая хищников (Field and Prepas, 1997; Ringelberg, 2010; Stich, 1989). Однако, несмотря на наиболее выраженное варьирование численности и биомассы ЗП в ГЛ при максимуме на закате и ночью, мы можем ска-

зять, что в период наших наблюдений отсутствовали какие-либо четко выраженные вертикальные перемещения доминирующих видов ракообразных, численность, биомасса, а также средняя индивидуальная масса которых изменялись одновременно во всех слоях воды вне зависимости от времени суток или колебаний плотности рыб.

В целом такая картина не вполне согласуется с большинством литературных данных, указывающих на сохранение суточных миграций даже в безрыбных горных водоемах (Williamson et al., 2001). Отсутствие СВМ планктонных животных зарегистрировано при гипоксии в ГЛ, когда большинство животных обнаруживалось в ЭЛ (Doubek et al., 2018). А в оз. Лакамас (США) не были зафиксированы СВМ зоопланктона, но некоторые таксоны концентрировались в слоях с выраженной гипоксией (Nolan et al., 2019). С другой стороны, показано, что отдельные виды и группы планктонных животных в разных водоемах могут иметь разные характеристики СВМ (Гладышев, 1990), проявляя себя как мигрантами, так и немигрантами. Некоторые виды могут перемещаться в пределах определенного термического слоя, например, *Diaphanosoma mongolianum* в оз. Плещеево мигрирует в пределах ЭЛ (Zhdanova, 2018).

В оз. Севан относительно крупная (0.8–1.6 мм) *Daphnia hyalina* предпочитала ГЛ и МЛ, а более мелкая (0.8–1.6 мм) *Diaphanosoma lacustris* чаще концентрировалась в ЭЛ (Рис. 2, Табл. 3). Приуроченность видов к определенным слоям водной толщи отмечали ранее в других водоемах (Karpowicz et al., 2020). В озерах Глубокое (Московская обл.) и Плещеево *Daphnia cristata* приурочена к ГЛ, *D. galeata* и *D. hyalina* – к МЛ, *Diaphanosoma mongolianum* и *D. brachyurum* – к ЭЛ (Жданова и Лазарева, 2009; Столбунова, 2006; Zhdanova, 2018). В чешских водоемах каньонного типа *Daphnia longispina* и ее гибриды чаще доминировали в МЛ и ГЛ (Seda et al., 2007a). Для *D. galeata* выявлены генетически дифференцированные субпопуляции, не покидающие ГЛ (Seda et al., 2007b).

Значительные различия в размерах *D. hyalina* и *Diaphanosoma lacustris* обуславливают разную фильтрационную способность и пищевые предпочтения этих видов. Известно, что присутствие рыб стимулирует развитие микрофильтраторов (Коровчинский, 2004). Следовательно, в оз. Севан присутствие сига может положительно сказываться на выживании и размножении *Diaphanosoma*. Эти относительно мелкие зоопланктеры меньше подвержены выеданию рыбами, в то время как сравнительно крупные *Daphnia* более уязвимы.

Изменения ЗП могут быть обусловлены горизонтальным переносом организмов течением (Armengol et al., 2012). Кроме того, низкие количественные характеристики беспозвоночных в ЭЛ могут быть связаны с тем, что основную долю

пищи рыбы добывали именно здесь во время зарегистрированного утреннего и предполагаемого вечернего подъема из МЛ, о чем свидетельствует минимальная СИМ зоопланктеров в это время. Однако наибольшая активность рыб в ЭЛ могла приходиться на дневное время, о чем свидетельствуют минимальные биомасса, доля в общей биомассе и СИМ одного из предпочитаемых кормовых объектов – дафнии, а также отсутствие в слоях ЭЛ и ГЛ общих доминирующих видов. Тем не менее факт дневной активности рыб в ЭЛ не был зарегистрирован гидроакустической аппаратурой; для подтверждения или опровержения этого требуется организация непрерывной съемки.

В ГЛ рыбы опускались только в темное время суток, несмотря на низкое содержание там кислорода, концентрация которого, однако, не являлась критичной и для беспозвоночных. Имеется ряд свидетельств того, что при условии обеспеченности пищей планктонные беспозвоночные, в частности, представители родов *Daphnia* и *Bosmina*, могут обитать в нижних слоях столба воды даже при низком содержании кислорода и использовать их как рефугиумы от хищников (Hanazato, 1992, 1995; Sell, 1998; Vanderploeg et al., 2009). О богатой кормовой базе ЗП в ГЛ свидетельствуют также данные по хлорофиллу *a*, полученные, к сожалению, лишь в дневное время. Так, в ЭЛ его среднее количество составляло 0.6 мкг/л, в МЛ – 0.4, а в ГЛ – 1.1. Хорошую кормовую базу зоопланктеров в ГЛ также демонстрируют данные о количественном составе БП и ГНФ (Табл. 1). Среднесуточные численность и биомасса бактерий в ГЛ были больше, чем в ЭЛ и МЛ. Обнаружено, что биомасса БП сокращалась при увеличении численности и биомассы ГНФ ($r_s = -0.63$ и -0.62 , $p < 0.05$), средние численность и биомасса которых в ГЛ были меньше, чем в ЭЛ и МЛ. Вероятно, это связано с контролем их количества со стороны ЗП, на что указывает положительная корреляция между биомассой беспозвоночных и численностью БП ($r_s = 0.58$, $p < 0.05$).

Предполагаемые нами процессы горизонтального переноса ЗП течениями и горизонтальные миграции сига, которыми можно объяснить некоторые элементы динамики наблюдаемых характеристик, сами по себе не могут стать причиной возникновения нетипичных черт вертикального распределения рассматриваемых групп гидробионтов. Поскольку данные процессы происходят в горизонтальном направлении, организмы не перераспределяются между ЭЛ, МЛ и ГЛ. Горизонтальный перенос водных масс и горизонтальные миграции рыб играли определенную роль и на более ранних этапах существования водоема, в том числе когда были описаны «типичные» паттерны распределения ЗП и рыб, однако эта роль не была изучена.

Судя по всему, в данном исследовании мы наблюдали суточную динамику редко встречаемых

паттернов вертикального распределения сига и ЗП, которые не были описаны для оз. Севан ранее. На вопрос о причинах формирования этих паттернов можно ответить рядом предположений, которые разделяются на две группы: в периоды более ранних наблюдений такие изменения не происходили, или же происходили, но не были зафиксированы. В первом случае проявление новых черт вертикального распределения сразу у двух групп гидробионтов свидетельствует об изменениях экосистемы водоема. Их причиной могут служить повышение уровня озера, значительные колебания численности сига, перестройки видового состава зоопланктона, случаи массового развития фитопланктона, а также другие явления, происходящие в оз. Севан в последние десятилетия (Крылов и др., 2019а, 2019b, 2021). Вероятно также, что наблюдаемые паттерны характерны для ЗП и сига оз. Севан, однако не были зафиксированы более ранними исследованиями, поскольку возникают при определенном стечении событий и носят непродолжительный характер. Стоит отметить, что подробные комплексные исследования суточной динамики вертикального распределения гидробионтов в данном водоеме проведены впервые. Выяснение истинных причин наблюдаемого явления требует дальнейших исследований. Увеличение объема выборок материала, собираемого по предложенной методике, позволит получить статистически более надежные оценки исследуемых характеристик, однако уже на данном описательном этапе получены новые сведения о пространственном распределении ЗП и сига в период летней стратификации оз. Севан.

Заключение

Полученные в летний период 2019 г. сведения о нетипичном распределении ЗП и сига в оз. Севан дают возможность по-новому взглянуть на роль ГЛ в экосистемах стратифицированных водоемов. В ГЛ может наблюдаться максимум биомассы ЗП, при этом планктофаг, который, несмотря на неблагоприятные кислородные условия, периодически мигрирует в ГЛ, не эксплуатирует имеющийся кормовой ресурс, а использует оптимальные с энергетической точки зрения термические условия среды.

Анализ полученных данных показал, что оценка общепринятого ряда факторов, определяющих суточную динамику вертикального распределения ЗП, а именно наблюдение СВМ планктона на фоне СВМ потребляющего его планктофага, не может дать однозначного объяснения результатов исследования. Участок озера, выбранный для наблюдений, является открытой системой, в которой идет непрерывный обмен водной массой с остальной частью водоема. По этой причине меняются гидрофизические параметры среды; за счет пассивного переноса происходит изменение

ЗП, которое трудно отличить от последствий СВМ или потребления планктофагом; рыбные скопления способны горизонтально мигрировать в смежные участки водоема и приходиться из них, причем все эти изменения, вероятно, не имеют выраженной суточной цикличности.

Благодарности

Авторы выражают благодарность А.И. Цветкову (ИБВВ РАН) за проведение измерений гидрофизических характеристик среды (температуры воды, содержания кислорода) и помощь в сборе гидробиологического материала, а также Г.А. Геворгяну (НЦ Зоологии и гидрoэкологии НАН РА) за предоставление сведений о концентрации хлорофилла в оз. Севан в период исследований.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания № г/р АААА-А18-118012690106-7, ААА-А-А18-118012690102-9, АААА-А18-118012690098-5.

ORCID

М.И. Малин [id 0000-0001-5513-6405](https://orcid.org/0000-0001-5513-6405)
 С.М. Жданова [id 0000-0003-1094-2010](https://orcid.org/0000-0003-1094-2010)
 Д.Б. Косолапов [id 0000-0001-6854-0423](https://orcid.org/0000-0001-6854-0423)
 И.П. Малина [id 0000-0002-4257-2133](https://orcid.org/0000-0002-4257-2133)
 Н.Г. Косолапова [id 0000-0002-2044-160X](https://orcid.org/0000-0002-2044-160X)
 Р.З. Сабитова [id 0000-0002-1558-7380](https://orcid.org/0000-0002-1558-7380)
 А.В. Крылов [id 0000-0003-1371-7310](https://orcid.org/0000-0003-1371-7310)

Список литературы

- Асатрян, В.Л., Барсегян, Н.Э., Варданян, Т.В., Епремян, Э.В., Айрапетян, А.О., Даллакян, М.Р., Габриелян, Б.К., 2016. Анализ состояния биоценозов на мелководьях Малого Севана (Армения) в период повышения уровня воды. *Биология внутренних вод* 1, 3–10. <https://doi.org/10.7868/S0320965216010034>
- Балушкина, Е.Б., Винберг, Г.Г., 1979. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных. В: Винберг, Г.Г. (ред.), *Общие основы изучения водных экосистем*. Наука, Ленинград, СССР, 169–172.
- Вайнштейн, Б.А., 1976. Об оценке сходства между биоценозами. В: Камшилов, М.М. (ред.), *Биология, морфология и систематика водных организмов*. Наука, Ленинград, СССР, 156–164.
- Габриелян, Б.К., 2010. Рыбы озера Севан. Гитутюн, Ереван, Армения, 252 с.
- Гладышев, М.И., 1990. Суточная динамика вертикального распределения массовых видов зоопланктона в Сыдинском заливе Красноярского водохранилища. *Известия*

- Сибирского отделения Академии наук СССР. Серия биологических наук* 3, 78–85.
- Жданова, С.М., Лазарева, В.И., 2009. Видовой состав и пространственное распределение летнего (июль) зоопланктона озера Глубокого. *Труды Гидробиологической станции на Глубоком озере* 10, Товарищество научных изданий КМК, Москва, Россия, 51–66.
- Киселев, И.А., 1980. Планктон морей и континентальных водоемов. Распределение, сезонная динамика, питание и значение. Наука, Ленинград, СССР, 440 с.
- Коровчинский, Н.М., 2004. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda (морфология, систематика, экология, зоогеография). Товарищество научных изданий КМК, Москва, Россия, 410 с.
- Кривопускова, Е.В., Масюткина, Е.А., Соколов, А.В., Шибяева, М.Н., 2014. Характеристика состава пищи ряпушки (*Coregonus albula*) озера Виштынецкого (Калининградская область) в современных условиях. *Известия Калининградского государственного технического университета* 32, 107–115.
- Кривопускова, Е.В., Соколов, А.В., 2018. Влияние сезонных температурных изменений в озере Виштынецком (Калининградская область) на вертикальное распределение уловов европейской ряпушки. *Вестник молодежной науки* 1 (13), 1–7.
- Крогиус, Ф.В., 1974. Значение вертикальных миграций в энергетическом балансе молоди красной оз. Дальнего. *Известия ТИНРО* 90, 39–48.
- Крылов, А.В., Айрапетян, А.О., Никогосян, А.А., Болотов, С.Э., 2016. Вертикальное распределение зоопланктона озера Севан. В: Крылов, А.В. (ред.), *Озеро Севан. Экологическое состояние в период изменения уровня воды*. Филигрань, Ярославль, Россия, 150–156.
- Крылов, А.В., Айрапетян, А.О., Цветков, А.И., Герасимов, Ю.В., Малин, М.И., Габриелян, Б.К., 2019а. Межгодовые изменения количественных показателей и структуры беспозвоночных литоральной зоны и пелагиали озера Севан (Армения) при колебаниях метеорологических условий и биомассы рыб. I. Летний зоопланктон. *Биология внутренних вод* 3, 43–51. <https://doi.org/10.1134/S0320965219040089>
- Крылов, А.В., Айрапетян, А.О., Цветков, А.И., Герасимов, Ю.В., Малин, М.И., Габриелян, Б.К., 2019b. Межгодовые изменения количественных показателей и структуры беспозвоночных литоральной зоны и пелагиали озера Севан (Армения) при колебаниях метеорологических условий и биомассы рыб. II. Осенний зоопланктон. *Биология внутренних вод* 4 (1), 41–49. <https://doi.org/10.1134/S0320965219040090>
- Крылов, А.В., Айрапетян, А.О., Косолапов, Д.Б., Сахарова, Е.Г., Косолапова, Н.Г. и др., 2021. Особенности изменений структуры планктона пелагиали горного озера при увеличении плотности рыб летом и осенью. *Зоологический журнал* 100 (2), 147–158. <https://doi.org/10.31857/S0044513420120053>
- Крылов, А.В., Акопян, С.А., Никогосян, А.А., Айрапетян, А.О., 2010. Зоопланктон озера Севан и его притоков. В: Крылов, А.В. (ред.), *Экология озера Севан в период повышения его уровня. Результаты исследований Российско-Армянской биологической экспедиции по гидроэкологическому обследованию озера Севан (Армения) (2005–2009 гг.)*. Наука ДНЦ, Махачкала, Россия, 168–200.
- Малинин, Л.К., Поддубный, А.Г., Оганесян, Р.О., Смолей, А.И., Юданов, К.И., 1984. Плотность и пространственное распределение рыб в озере Севан в период летнего нагула. *Лимнология горных водоемов. Тезисы докладов Всесоюзного совещания, Севан, 11–15 сентября 1984 г.* Ереван, СССР, 150–151.
- Никогосян, А.А., 1985. Изменения в зоопланктоне озера Севан в связи с понижением его уровня. *Автореферат диссертации на соискание степени кандидата биологических наук*. Москва, СССР, 21 с.
- Поддубный, А.Г., Малинин, Л.К., 1988. Миграции рыб во внутренних водоемах. Агропромиздат, Москва, СССР, 224 с.
- Ривьер, И.К., 1975. Зоопланктон и нейстон. В: Мордохай-Болтовской, Ф.Д. (ред.), *Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов*. Наука, Москва, СССР, 138–157.
- Рудяков, Ю.А., 1986. Динамика вертикального распределения пелагических животных. Наука, Москва, СССР, 135 с.

- Симонян, А.А., 1991. Зоопланктон озера Севан. Издательство Академии Наук Армении, Ереван, Армения, 299 с.
- Столбунова, В.Н., 2006. Зоопланктон оз. Плесеево. Наука, Москва, Россия, 150 с.
- Armengol, X., Wurtsbaugh, W.A., Camacho, A., Miracle, M.R., 2012. Pseudo-diel vertical migration in zooplankton: a whole-lake ¹⁵N tracer experiment. *Journal of Plankton Research* **34** (11), 976–986. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbs058>
- Brooks, J.L., Dodson, S., 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science* **150** (3692), 28–35. <https://doi.org/10.1126/science.150.3692.28>
- Caron, D.A., 1983. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures. *Applied and Environmental Microbiology* **46** (2), 491–498. <https://doi.org/10.1128/AEM.46.2.491-498.1983>
- De Meester, L., Dawidowicz, P., Van Gool, E., Loose, C.J., 1999. Ecology and evolution of predator-induced behavior of zooplankton: depth selection behavior and diel vertical migration. In: Tollrian, R., Harvell, D.C. (eds.), *The ecology and evolution of inducible defenses*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, 161–176.
- Doubek, J.P., Campbell, K.L., Doubek, K.M., Hamre, K.D., Lofton, M.E., McClure, R.P., Ward, N.K., Carey, C.C., 2018. The effects of hypolimnetic anoxia on the diel vertical migration of freshwater crustacean zooplankton. *Ecosphere* **9** (7), e02332. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2332>
- Field, K.M., Prepas, E.E., 1997. Increased abundance and depth distribution of pelagic crustacean zooplankton during hypolimnetic oxygenation in a deep, eutrophic Alberta lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54** (9), 2146–2156. <https://doi.org/10.1139/f97-121>
- Fitzmaurice, P., 1979. Selective predation on Cladocera by brown trout *Salmo trutta* L. *Journal of Fish Biology* **15**, 521–525. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1979.tb03642.x>
- Galbraith, M.G., 1967. Size-selective predation on *Daphnia* by rainbow trout and yellow perch. *Transactions of the American Fisheries Society* **96**, 1–10. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1967\)96\[1:SPODBR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1967)96[1:SPODBR]2.0.CO;2)
- Gerritsen, J., 1982. Behavioral response of *Daphnia* to rate of temperature change: Possible enhancement of vertical migration. *Limnology and Oceanography* **27** (2), 254–261. <https://doi.org/10.4319/lo.1982.27.2.0254>
- Gliwicz, Z.M., Rutkowska, A.E., Wojciechowska, J., 2000. *Daphnia* populations in three interconnected lakes with roach as the principal planktivore. *Journal of Plankton Research* **22** (8), 1539–1557. <https://doi.org/10.1093/plankt/22.8.1539>
- Han, B-P., Straskraba, M., 1998. Modelling patterns of zooplankton diel vertical migration. *Journal of Plankton Research* **20** (8), 1463–1487. <https://doi.org/10.1093/plankt/20.8.1463>
- Hanazato, T., 1992. Direct and indirect effects of low-oxygen layers on lake zooplankton communities. *Archiv für Hydrobiologie, Beiheft Ergebnisse der Limnologie* **35**, 87–98.
- Hanazato, T., 1995. Life history responses of two *Daphnia* species of different sizes against a fish kairomone. *Japanese Journal of Limnology* **56**, 27–32.
- Hansson, L-A., Nicolle, A., Brodersen, J., Romare, P., Nilsson, P.A., Brönmark, C., Skov, C., 2007. Consequences of fish predation, migration, and juvenile ontogeny on zooplankton spring dynamics. *Limnology and Oceanography* **52** (2), 696–706. <https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.2.0696>
- Helland, I.P., Freyhof, J., Kasprzak, P., Mehner, T., 2007. Temperature sensitivity of vertical distributions of zooplankton and planktivorous fish in a stratified lake. *Oecologia* **151** (2), 322–330. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0541-x>
- Karpowicz, M., Ejsmont-Karabin, J., Kozłowska, J., Feniova, I., Dzialowski, A.R., 2020. Zooplankton community responses to oxygen stress. *Water* **12** (3), 706. <https://doi.org/10.3390/w12030706>
- Lampert, W., 1989. The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. *Functional Ecology* **3** (1), 21–27. <https://doi.org/10.2307/2389671>
- Lampert, W., McCauley, E., Manly, B.F.J., 2003. Trade-offs in the vertical distribution of zooplankton: Ideal free distribution with costs? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **270** (1516), 765–773. <https://dx.doi.org/10.1098%2Frspb.2002.2291>
- Larsson, P., Dodson, S.I., 1993. Chemical communication in planktonic animals. *Archiv*

- für Hydrobiologie* **129** (2), 129–155. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/129/1993/129>
- Loose, C.J., Dawidowicz, P., 1994. Trade-offs in diel vertical migration by zooplankton: The costs of predator avoidance. *Ecology* **75** (8), 2255–2263. <https://doi.org/10.2307/1940881>
- Luecke, C., Vanni, M.J., Magnuson, J.J., Kitchell, J.F., Jacobson, P.T., 1990. Seasonal regulation of *Daphnia* populations by planktivorous fish: Implications for the spring clear-water phase. *Limnology and Oceanography* **35** (8), 1718–1733. <https://doi.org/10.4319/lo.1990.35.8.1718>
- Mehner, T., 2000. Influence of spring warming on the predation rate of underyearling fish on *Daphnia* – a deterministic simulation approach. *Freshwater Biology* **45** (2), 253–263. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00551.x>
- Nolan, S., Bollens, S.M., Rollwagen-Bollens, G., 2019. Diverse taxa of zooplankton inhabit hypoxic waters during both day and night in a temperate eutrophic lake. *Journal of Plankton Research* **41** (4), 431–447. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbz021>
- Ohman, M.D., Frost, B.W., Cohen, E.B., 1983. Reverse diel vertical migration: An escape from invertebrate predators. *Science* **220** (4604), 1404–1407.
- Porter, K.G., Feig, Y.S., 1980. The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora. *Limnology and Oceanography* **25** (5), 943–948. <https://doi.org/10.4319/lo.1980.25.5.0943>
- Razlutskiy, V.I., Feniova, I.Y., Ejsmont-Karabin, J., Palash, A.L., Tunowski, J., Sysova, E., Zilitinkevich, N.S., 2018. Impact of enhanced summer temperatures on the distribution and structure of zooplankton communities in the heated stratified lakes: Implications for climate change. *Limnologica* **73**, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2018.08.004>
- Rhode, S.C., Pawlowski, M., Tollrian, R., 2001. The impact of ultraviolet radiation on the vertical distribution of zooplankton of the genus *Daphnia*. *Nature* **412** (6842), 69–72. <https://doi.org/10.1038/35083567>
- Ringelberg, J., 2010. Diel vertical migration of zooplankton in lakes and oceans: Causal explanations and adaptive significances. Springer, Dordrecht, Netherlands, 356 p. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-3093-1>
- Seda, J., Petrusek, A., Machacek, J., Smilauer, P., 2007a. Spatial distribution of the *Daphnia longispina* species complex and other planktonic crustaceans in the heterogeneous environment of canyon-shaped reservoirs. *Journal of Plankton Research* **29** (7), 619–628. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbm044>
- Seda, J., Kolarova, K., Petrusek, A., Machacek, J., 2007b. *Daphnia galeata* in the deep hypolimnion: Spatial differentiation of a “typical epilimnetic” species. *Hydrobiologia* **594**, 47–57. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9075-4>
- Sell, A.F., 1998. Adaptation to oxygen deficiency: Contrasting patterns of haemoglobin synthesis in two coexisting *Daphnia* species. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* **120**, 119–125. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(98\)10019-3](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(98)10019-3)
- Shapiro, J., Wright, D.I., 1984. Lake restoration by biomanipulation: Round Lake, Minnesota, the first two years. *Freshwater Biology* **14**, 371–383. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1984.tb00161.x>
- Sih, A., Ziemba, R., Harding, K.C., 2000. New insights on how temporal variation in predation risk shapes prey behavior. *Trends in Ecology and Evolution* **15** (1), 3–4. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01766-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01766-8)
- Simmonds, J., MacLennan, D., 2005. Fisheries acoustics: Theory and practice, second edition. Blackwell Science Ltd., Oxford, UK, 437 p. <https://doi.org/10.1002/9780470995303>
- Spaak, P., Hoekstra, J.R., 1997. Fish predation on a *Daphnia* hybrid species complex: A factor explaining species coexistence? *Limnology and Oceanography* **42** (4), 753–762. <https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.4.0753>
- Stich, H.B., 1989. Seasonal changes of diel vertical migration of crustacean plankton in Lake Constance. *Archiv für Hydrobiologie. Supplementband. Monographische Beiträge* **83** (3), 355–405.
- Tartarotti, B., Cabrera, S., Psenner, R., Sommaruga, R., 1999. Survivorship of *Cyclops abyssorum taticus* (Cyclopoida, Copepoda) and *Boeckella gracilipes* (Calanoida, Copepoda) under ambient levels of solar UVB radiation in two high-mountain lakes. *Journal of Plankton Research* **21** (3), 549–560. <https://doi.org/10.1093/plankt/21.3.549>
- Vanderploeg, H.A., Ludsin, S.A., Cavaletto, J.F., Höök, T.O., Pothoven, S.A. et al., 2009. Hypoxic zones as habitat for zooplankton in Lake Erie: Refuges from predation or exclusion zones?

Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **381** Supplement, S108–S120. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.07.015>

Williamson, C.E., Olson, O.G., Lott, S.E., Walker, N.D., Engstrom, D.R., Hargreaves, B.R., 2001. Ultraviolet radiation and zooplankton community structure following deglaciation in Glacier Bay, Alaska. *Ecology* **82** (6), 1748–1760. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1748:URAZCS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1748:URAZCS]2.0.CO;2)

Williamson, C.E., Fischer, J.M., Bollens, S.M., Overholt, E.P., Breckenridge, J.K., 2011. Toward

a more comprehensive theory of zooplankton diel vertical migration: Integrating ultraviolet radiation and water transparency into the biotic paradigm. *Limnology and Oceanography* **56** (5), 1603–1623. <https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.5.1603>

Zhdanova, S.M., 2018. *Diaphanosoma mongolianum* Ueno, 1938 (Cladocera: Sididae) in Lakes of Yaroslavl Oblast (Russia). *Inland Water Biology* **11** (2), 154–152. <https://doi.org/10.1134/S1995082918020207>

Article

Unusual vertical distribution of zooplankton and fish in the pelagic zone of Lake Sevan during summer stratification

Mikhail I. Malin*^{id}, Svetlana M. Zhdanova^{id}, Dmitriy B. Kosolapov^{id}, Inga P. Malina^{id}, Natalya G. Kosolapova^{id}, Rimma Z. Sabitova^{id}, Alexandr V. Krylov^{id}

I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok 109, Nekouz District, Yaroslavl Region, 152742 Russia

Abstract. Previous studies in Lake Sevan during summer stratification have shown that the highest zooplankton abundance and biomass was found at the lower boundary of the epilimnion. At the same time, whitefish (*Coregonus lavaretus*), being main planktivorous species in the lake, preferred the hypolimnion, but was leaving this layer if dissolved oxygen concentrations decreased to 1–5 mg/L. The study was conducted in Bolshoy Sevan (the southern part of Lake Sevan) on July 29–30, 2019. The vertical profiles of water temperature and dissolved oxygen concentration, as well as distribution of major taxonomic groups of aquatic organisms were assessed four times a day: in the dark (night time), in the light (day time), and in twilight (morning and evening). Fish population density was assessed using a Simrad EK80 echosounder. Vertical distribution of zooplankton and fish observed within the study period did not correspond to that described earlier. Maximal zooplankton biomass during the study was recorded in the hypolimnion, and minimal biomass, in the epilimnion. Most of fish (89–100%) located in the metalimnion. At night, about 10% of the fish population descended to the hypolimnion, despite the low dissolved oxygen concentrations found there (3.0–3.1 mg/L). At dawn, about 7% of the fish ascended to the epilimnion, reaching a 7-m depth, where the water temperature was 20.8 °C. The water temperature range preferred by most fish individuals varied during the observation period and did not correspond to previously reported ranges.

Keywords: bacterioplankton, heterotrophic nanoflagellates, whitefish, *Coregonus lavaretus*, epilimnion, metalimnion, hypolimnion, migration.



Научная статья

Разнообразие пищевого спектра ряпушки в водоемах Евразии

А.П. Стрельникова¹ , Н.А. Березина^{2*} 

¹ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742, Россия, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, д. 109

² Зоологический институт РАН, 199034, Россия, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1

*nadezhda.berezina@zin.ru

Поступила в редакцию: 29.03.2021
Доработана: 17.05.2021
Принята к печати: 27.05.2021
Опубликована онлайн: 17.08.2021

DOI: 10.23859/estr-210329
УДК 597.553.2:574.523(470)

Аннотация. Проведен анализ питания (по составу и относительной значимости кормовых организмов в пищевом комке) двух видов (форм) ряпушки: европейской *Coregonus albula* и сибирской *C. sardinella*, обитающих в водоемах России (Ярославской, Вологодской, Калининградской, Архангельской и Мурманской областей, Алтайского, Новосибирского, Красноярского края, Карелии, Коми, и Ямало-Ненецкого АО), Финляндии, Швеции, Норвегии, Литвы и Польши. Выявлено, что в большинстве озер бореальной зоны ряпушка – типичный зоопланктофаг, а в северных водоемах Евразии – эврифаг со значимой долей бентосных беспозвоночных в пище. Обе формы характеризуются пищевой пластичностью, разнообразием спектра питания и его сезонной и пространственной изменчивостью. Эколого-географические особенности озер определяют состав и обилие кормовых организмов, формируя таким образом и спектр питания ряпушки.

Ключевые слова: *Coregonus*, питание рыб, трофические связи, планктон, бентос, пищевая пластичность, эврифагия, продуктивность.

Для цитирования. Стрельникова, А.П., Березина, Н.А., 2021. Разнообразие пищевого спектра ряпушки в водоемах Евразии. *Трансформация экосистем* 4 (3), 115–129. <https://doi.org/10.23859/estr-210329>

Введение

Ряпушки – это сиговые рыбы рода *Coregonus*; отличаются от других представителей этого рода большим количеством жаберных тычинок и верхним ртом (нижняя челюсть длиннее верхней). Такое строение рта характерно для рыб, питающихся в толще и поверхностных слоях воды. Ряпушки являются важными компонентами бореальных, субарктических и арктических водных экосистем Палеарктики. Европейская ряпушка *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758), сибирская ряпушка *C. sardinella* Valenciennes, 1847 и два других вида

сиговых (пелядь *C. peled* (Gmelin, 1789), а также пенжинский омуль *C. subautumnalis* (Pallas, 1776)) определены как эволюционно наиболее близкие таксоны; они формируют единый комплекс видов (*Coregonus sardinella* комплекс) (Politov, 2017).

Европейская ряпушка *C. albula* в России населяет многочисленные озера бассейнов Балтийского, Баренцева, Белого морей и р. Волги (Боровикова и Махров, 2012; Решетников, 1980). В открытых плесах Рыбинского водохранилища (р. Волга) она встречается повсеместно, в нагульных скоплениях с другими видами пелагических рыб и их мо-

лоди (тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840), сетка *Osmerus eperlanus* (Linnaeus, 1758), синца *Ballerus ballerus* (Linnaeus, 1758), уклей *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758), чехони *Pelecus cultratus* (Linnaeus, 1758) и окуневых рыб) (Кияшко и Слынько, 2003; Половкова и Пермитин, 1981; Рыбы Рыбинского водохранилища..., 2015). Европейская ряпушка проникла сюда в 1940-х гг. предположительно из оз. Белого по р. Шексне (Кияшко и Слынько, 2003). В Вологодской и Архангельской областях этот вид широко распространен в озерах бассейнов рек Онеги, Северной Двины и Мезени. В Кенозерском национальном парке ряпушка образует географически и репродуктивно изолированные популяции; наиболее многочисленные из них обитают в озерах Кенозеро и Лекшмозеро (Дворянкин, 2009). В Калининградской области крупное олиготрофное оз. Виштынецкое является единственным водоемом, где обитает европейская ряпушка (Криволюска и др., 2014).

В Финском заливе и крупных озерах (Онежском и Ладожском) ряпушка *C. albula* представлена двумя формами. Мелкая форма этого вида ряпушки (длиной тела до 25 см) распространена по всей акватории, а крупная форма (рипус, или килец), достигающая в длину 34 см, встречается в основном в глубоководных областях. В озерах Карелии *C. albula* обнаружена более чем в 270 озерах, в большинстве из них (в том числе оз. Сямозеро) она является одним из основных промысловых видов (Березина и др., 2021; Покровский, 1953; Стерлигова и др., 2002; Стерлигова и Ильмаст, 2016). Она многочисленна в субарктических озерах Мурманской области, в том числе, в оз. Имандра (Зубова и Кашулин, 2019).

Мелкая форма ряпушки *C. albula* достаточно распространена и в водоемах Великобритании, Германии, Литвы, Эстонии, Польши; особенно ее популяции многочисленны в Финляндии, Швеции и Норвегии (Букельскис и Умбрасаите, 2016; Czarkowski et al., 2007; Mamcarz and Bloniarz, 1995; Sarvala et al., 2020; Scharf et al., 2008; Schulz et al., 2003; Viljanen, 1983). Во многих странах Европы *C. albula* в настоящее время считается уязвимой и находящейся под угрозой исчезновения из-за негативных последствий потепления, эвтрофикации, перелова и интродукции рыб (Sarvala et al., 2020; Winfield et al., 2017).

В бассейне р. Печоры проходит граница распространения сибирской и европейской ряпушки (Боровикова и Махров, 2012). Ряпушка, обитающая в р. Уса, притоке р. Печоры (описана как *Coregonus sardinella marisalbi* Berg, 1916), по основным признакам занимает промежуточное положение между европейской и сибирской формами, а по отдельным признакам она даже ближе к европейской (Решетников, 1980).

Сибирская ряпушка *C. sardinella* распространена от Белого моря на восток до Берингова моря, обитает в реках Анадырь и Амгуэма, а также в озерах Чукотки (Никулина и др., 2018). Она обычна в субарктических озерах и реках Большеземельской тундры. На территории Малоземельской тундры *C. sardinella* многочисленна в озерах верховий крупных рек, например Харбейские, Вашуткины и др. (Боровикова и Махров, 2012; Кучина и Соловкина, 1970; Сидоров и Решетников, 2014). На Камчатке сибирская ряпушка обитает в оз. Тхуклу и бассейне р. Облуковины. Также она встречается в Карской губе, устьях рек Западного Ямала, на островах Северного Ледовитого океана (Колгуев, Новосибирские) и в забайкальском оз. Баунт (Решетников, 1980).

Кроме того, *C. sardinella* обитает в арктических озерах Печоро-Пясинской озерно-речной системы плато Путорана (Норильские озера, в том числе оз. Лама и Мелкое) в суровых гидрологических условиях с весьма коротким и прохладным летом, которое длится около двух месяцев (Никулина и Романов, 2019). Ряпушка, встречающаяся в самом высокоширотном оз. Таймыр, характеризуется медленным ростом, поскольку водоем расположен намного севернее других ее местобитаний и отличается наименьшей суммой тепла (Попов, 2007). На территории Красноярского края, в частности в водоемах полуострова Таймыр, плато Путорана и р. Енисей, отмечается наибольшее разнообразие локальных стад сибирской ряпушки (Кижеватов, 2007).

Все формы ряпушки – важные объекты рыболовного промысла в России и Европе (Попов, 2007; Sarvala et al., 2020). Сибирская ряпушка является одним из важнейших промысловых видов сиговых за Полярным кругом в зоне вечной мерзлоты, в бассейнах рек Хатанги (балахнинская и хетская), Енисея (туруханская и карская формы), Колымы (Богданов и Богданова, 2008; Кириллов и Федорова, 2010; Никулина и др., 2018; Сергиенко, 2015). Мясо ряпушки отличается высоким содержанием омега-3-полиненасыщенных жирных кислот, макро- и микроэлементов, витаминов (Гнедов, 2009). Крупная и жирная ряпушка из оз. Плещеево (г. Переславль-Залесский), или “переславская сельдь”, входила в меню царских особ в период правления Алексея Михайловича и с 1675 г., согласно царскому указу, была взята под охрану; она до сих пор входит в Красную книгу РФ. Биохимический анализ белков, содержащихся в тканях сибирской ряпушки, показал высокое содержание ценных аминокислот (Лебедева и Абрамов, 2015). Это особенно важно для коренных жителей северных регионов России, живущих в условиях сурового климата (в том числе в Якутии), поскольку потребность человека в ценном белке по большей части

может быть обеспечена благодаря включению в рацион данного вида рыбы, особенно в сыром виде (Абрамов и др., 2018).

Ряпушек традиционно считают планктофагами, питающимися в основном зоо- и ихтиопланктоном (Черняев, 2017). Однако случаи их перехода на питание зообентосом, поверхностными насекомыми и другими пищевыми компонентами все чаще описываются в литературе (Зубова и Кашулин, 2019; Berezina et al., 2018; Liso et al., 2011; Scharf et al., 2008). В озерах и реках заповедника Пасвик (северная Норвегия) в питании мелкой формы европейской ряпушки *C. albula* (длина тела 11–19 см) отмечали рыб (девятиглых колюшек), что связано с бедностью зоопланктона (Liso et al., 2011). Доля рыбной пищи составляла до 20% массы содержимого желудка, остальную часть формировали воздушные насекомые, Cladocera, Soreroda и в незначительных количествах организмы бентоса (Решетников и др., 2020; Liso et al., 2011). В питании крупных форм *C. albula*, ладожской (рипус) и онежской (килец), наряду с зоопланктоном, мизидами и хирономидами также встречалась молодь рыб, корюшка и собственные мальки (Бабий и Сергеева, 2003; Reshetnikov, 2004). По-видимому, ряпушка довольно пластична в выборе пищи, спектр ее питания может быть изменчив в разнотипных местообитаниях. В связи с этим целью данной работы стал анализ качественного состава пищи европейской (*Coregonus albula*) и сибирской ряпушки (*C. sardinella*), обитающих в различных районах Евразии

Материал и методы

Материалом исследования послужили доступные в литературе данные по составу и относительной значимости кормовых организмов в пищевом комке мелкоразмерных форм обоих видов ряпушки (*Coregonus albula* и *C. sardinella*), встречающихся в водоемах России (Ярославской, Вологодской, Калининградской, Архангельской и Мурманской областей, Алтайского, Новосибирского, Красноярского края, республик Карелии и Коми, а также Ямало-Ненецкого АО), Финляндии, Швеции, Норвегии, Литвы и Польши. В качестве показателей были приняты частота встречаемости и вклад разных компонентов питания по численности и массе (%) в пищевом комке рыб (Попова и Решетников, 2011).

Результаты и обсуждение

Центральный регион России

Оз. Плещеево – одно из наиболее богатых ряпушкой *C. albula* озер Волжского бассейна (Герасимов и др., 2019). С мая по октябрь основнее питания в данном водоеме составляют планктонные Cladocera, а бентосные организмы обнаруживаются эпизодически (Халько и др., 2019). Крупные вет-

вистоусые рачки, такие как *Leptodora kindtii* (Focke, 1844), *Bythotrephes brevimanus* (Lilljeborg, 1901) и мелкие рачки *Bosmina* spp., *Daphnia longispina* (O.F. Müller, 1785) наиболее важны (до 100% по встречаемости) в питании ряпушки, обитающей в этом озере (Табл. 1). Науплии и копеподиты веслоногих рачков имели высокую численность в пищевом комке у > 70% рыб. Единично отмечены личинки стрекоз и хирономид (Халько и др., 2019).

В летний период в пелагиали открытых плесов Рыбинского водохранилища, где биомасса зоопланктона в среднем достигает 1.5–2 г/м³, ряпушка питается в основном ветвистоусыми рачками родов *Bosmina*, *Chydorus*, *Leptodora* и *Bythotrephes* (Кияшко и Слынько, 2003). Частота встречаемости этих рачков в желудке рыб, как правило, составляет 100%, а их относительная значимость – 90%. Например, в желудке одной особи (длиной тела 16.3 см) насчитывалось 1400 экз. *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1776), 753 экз. *Bosmina coregoni* Baird, 1857 и 232 экз. *Bythotrephes longimanus* (Leydig, 1860) (Кияшко и Слынько, 2003). К осени индексы наполнения желудка ряпушки и других видов рыб обычно снижались (до 51.4 процедиимилле) (Кияшко и Слынько, 2003). Спад интенсивности питания ряпушки в открытых плесах водохранилища связан с сезонным уменьшением количества зоопланктона – в отдельные годы биомасса последнего к осени была в 20 и более раз ниже, чем в летний период (Лазарева и Соколова, 2018). Массовое развитие ветвистоусых рачков, составляющих основную пищу ряпушки, приурочено к поверхностным слоям. По этой причине в период нагула она придерживается верхнего 5–10-метрового слоя воды и только с приближением нереста (в октябре–ноябре) опускается в придонные местообитания, где может происходить смена кормового состава. Так, рацион ряпушки, отловленной в сублиторали водохранилища, отличался от рациона рыб из пелагической группы (Табл. 1). В пище прибрежных рыб 90% по массе составляли рачки-амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), доминирующие в бентосе в период отлова (в октябре) (Berezina and Strelnikova, 2010).

Значимое потребление зообентоса в осенний период, как это отмечено в Рыбинском водохранилище, не наблюдается у ряпушки, обитающей в оз. Плещеево, поскольку продукционные показатели зоопланктона в этом озере довольно высоки в течение всего сезона (Столбунова, 2006). Основу биомассы зоопланктона в данном водоеме в сентябре–октябре формируют *Daphnia cucullata* (Sars, 1862), *Bosmina coregoni* и *Eudiaptomus graciloides* (Lilleborg, 1888). При этом она достаточно высока (до 21 г/м³) как на литорали среди водной растительности, так и в глубоководной части озера.

Табл. 1. Виды и группы беспозвоночных, составляющих основу питания ряпушки в различных водоемах Евразии.

Озеро	Период	Длина тела рыб	Доминанты в питании	Источник
Рыбинское (р. Волга)	VIII–X	85–180	<i>Bosmina coregoni</i> <i>Bythotrephes</i> spp. <i>Leptodora kindtii</i> <i>Chydorus sphaericus</i> <i>Gmelinoidea fasciatus</i>	Кияшко и Слынько, 2003; Berezina and Strelnikova, 2010
Плещеево	VI–X	150–210	<i>Leptodora kindtii</i> <i>Bythotrephes brevimanus</i> <i>Bosmina coregoni</i> <i>B. longirostris</i> <i>Daphnia longispina</i> <i>Megacyclops viridis</i>	Халько и др., 2019
Ладожское	V–IX	100–140	<i>Asplanchna priodonta</i> <i>Daphnia</i> spp. <i>Bosmina</i> spp. <i>Holopedium gibberum</i> <i>Eudiaptomus gracilis</i> <i>Sida crystallina</i> <i>Polyphemus pediculus</i>	Кучко и др., 2017
Онежское	VI–IX	100–186	<i>Bosmina longimanus</i> <i>Leptodora kindtii</i> <i>Limnocalanus macrurus</i> <i>Eurytemora lacustris</i>	Мальцева, 1983
Сямозеро	VII–IX	123–195	<i>Leptodora kindtii</i> <i>Bythotrephes cederströmii</i> <i>Eudiaptomus gracilis</i> <i>Bosmina coregoni</i> <i>Daphnia longispina</i> <i>D. cristata</i>	Стерлигова и др., 2002; Стерлигова и Ильмаст, 2016
Виштынецкое	VII–IX	100–180	<i>Leptodora kindtii</i> <i>Bythotrephes longimanus</i> <i>Daphnia cucullata</i> <i>Heteroscope appendiculata</i> <i>Chydorus ovalis</i> <i>Eudiaptomus graciloides</i>	Кривопускова и др., 2014; Мычкова и др., 2017
Воже	V–IX	–	<i>Bosmina coregoni</i> <i>Heteroscope appendiculata</i> куколки и личинки водных насекомых	Зуянова и др., 1994
Кривое	VI–X	135–170	<i>Gammarus lacustris</i> <i>Monoporeia affinis</i> <i>Phryganea bipunctata</i> <i>Ephemera vulgata</i> <i>Sphaerium nitidum</i> <i>Bosmina longirostris</i> <i>Sida crystallina</i> <i>Megacyclops</i> spp.	Березина и др., 2021; Berezina et al., 2018
Имандра	VII–IX	86–180	<i>Centroptilum</i> spp. <i>Cricotopus</i> spp. <i>Psectrocladius</i> spp. <i>Prodiamesa</i> spp. <i>Diamesa</i> spp. <i>Stictochironomus</i> spp. <i>Euglesa</i> spp. Limnephilidae	Зубова и Кашулин, 2019; Зубова и др., 2020

Озеро	Период	Длина тела рыб	Доминанты в питании	Источник
Медве	VII–IX	184–250	<i>Leptodora kindtii</i> <i>Bosmina</i> spp.	Więski, 2002
Легиньске	V–VII, XI–II	170–265	<i>Bythotrephes</i> spp. <i>Daphnia cucullata</i> <i>Eudiaptomus</i> spp. <i>Cyclops</i> spp.	Szypuła, 1965
Хажиковске	III–VI	161–181	<i>Cyclops strenus</i> <i>Daphnia</i> spp.	Mamcarz and Błoniarz, 1995
Суомунярви	IV–X	82–234	<i>Bosmina coregoni</i> <i>Daphnia</i> spp. <i>Cyclops scutifer</i> <i>Heterocope appendiculata</i>	Viljanen, 1983
Болмен	VII–X	–	<i>Bosmina coregoni</i> <i>Holopedium gibberum</i>	Hamrin, 1983
Меларен	VI–X	112–280	<i>Bosmina longispina</i> <i>Limnocalanus macrurus</i> <i>Heterocope appendiculata</i>	Northcote and Hammar, 2006
Голодная губа	VII–VIII	150–190	<i>Bosmina</i> spp. <i>Daphnia</i> spp. <i>Chydorus</i> spp.	Фадеева, 1999
Коровинская губа	VII–VIII	160–200	Cladocera куколки и имаго хирономид	Корнилова и Панова, 1964
Большой Харбей	VII–IX	150–190	Cladocera личинки хирономид моллюски	Сидоров, 1974
Лама и Мелкое	VII–VIII	170–250	<i>Bosmina</i> spp. <i>Limnocalanus grimaldii</i> <i>L. macrurus</i> имаго, личинки и куколки хирономид	Вершинин и Сычева, 1964; Романова, 1948
Обская губа	II–III, VIII–IX, XII–I	90–270	<i>Bosmina</i> spp. <i>Daphnia</i> spp. <i>Senecella calanoides</i> <i>Bythotrephes</i> spp. <i>Limnocalanus macrurus</i> <i>Monoporeia affinis</i> <i>Cyclops</i> spp. <i>Heterocope</i> sp. <i>Onisimus</i> sp.	Лещинская, 1962; Степанова, 2017; Степанова и Степанов, 2006; Юхнева, 1955;
р. Колыма	VIII–X	80–180	<i>Bosmina longirostris</i> <i>Limnocalanus macrurus</i> Planorbidae Pisidiidae Odonata	Федорова и др., 2011

Северо-западный регион России

В озерах Ладожском и Онежском веслоногие и ветвистоусые ракообразные составляют основу питания мелкоформенной формы *C. albula* (длина тела 10–14 см); количественное соотношение разных видов в пищевом комке меняется в зависимости от сезона и распределения их биомасс в водоеме. Ряпушка длиной > 14 см в Онежском озере в течение всего сезона, помимо ветвистоусых и веслоногих рачков, питается также личинками и куколками хирономид; в августе составляют > 70% ее рациона по массе (Мальцева, 1983). В этих озерах в летний период и до начала сентября ряпушка обычно держится в наиболее прогретом верхнем 5–10-метровом слое воды. Такое распределение обусловлено наибольшим скоплением планктона на этом уровне (Николаев, 1983).

По данным Я.А. Кучко и др. (2017), в северной части Ладожского озера в начале лета, когда рачкового зоопланктона мало, основу рациона (75% по массе от всех потребленных организмов) ряпушки составляют коловратки *Asplanchna priodonta* (Gosse, 1850), *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879) и *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851) наряду с веслоногими рачками родов *Mesocyclops* и *Thermocyclops*. С наступлением тепла и на протяжении всего лета в питании ряпушки преобладают наиболее значимые в пелагическом зоопланктоне ветвистоусые (*Daphnia cristata* (Sars, 1862), *D. longispina*, *Holopedium gibberum* (Zaddach, 1855), *Bosmina coregoni* и *B. longirostris* (O.F. Müller, 1785)) и веслоногие рачки (*Eudiaptomus gracilis* (Sars, 1863) и *Cyclops strenuus* (Fisher, 1851)), а также представители зарослевой фауны литорали: *Sida crystallina* (O.F. Müller, 1776), *Polypheumus pediculus* (O.F. Müller, 1785), *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Müller, 1785), *Macrocyclus albidus* (Jurine, 1820) и *Megacyclus viridis* (Jurine, 1820) (Кучко и др., 2017).

В осенний период в пелагиали и литорали Онежского и Ладожского озер происходит смена доминирующих форм зоопланктона, однако состав питания ряпушки остается сходным с отмеченным в летний период: ветвистоусые рачки составляют 90% ее рациона (Стерлигова и др., 2002).

Согласно А.П. Стерлиговой и Н.В. Ильмасту (2016), что ведущими формами зоопланктона в питании ряпушки оз. Сямозеро (южная Карелия) являются массовые ракообразные *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes cederstroemii* Schödler, 1877, *Bosmina* spp., *H. gibberum* и *E. gracilis*. В периоды лета насекомых ряпушка переходит на питание ими (в это время воздушные насекомые могут составлять до 99% массы пищевого комка). Весной основной пищей ряпушек в бореальных озерах Карелии служат веслоногие ракообразные, среди которых первое место занимает *E. gracilis* (81.8%). Основу

летнего и осеннего питания ряпушки (при длине тела 12.3–19.5 см) составляют ветвистоусые ракообразные, среди которых доминируют *Bosmina coregoni*, *Daphnia longispina*, *D. cristata*, *B. cederstroemii* и *L. kindtii*; в небольшом количестве отмечены коловратки. Доля веслоногих ракообразных в летние месяцы невелика (3.2%), но возрастает осенью (31.7%).

В озерах Архангельской области ряпушка не имеет серьезных конкурентов за пищу (Дворянkin, 2009). В оз. Кенозеро основными компонентами (96.5%) ее питания в осенний период являются ветвистоусые рачки рода *Daphnia* (Дворянkin, 2009); в оз. Лекшмозеро – ветвистоусые *Daphnia* (61.3%) и *Bosmina* (27%). Веслоногие рачки достигают по численности 11.5%; еще менее 1% составляют личинки хирономид, ручейников и воздушные насекомые (Дворянkin, 2009).

В питании ряпушки, обитающей в оз. Виштынецком, преобладают представители рода *Daphnia* (47.5% по индексу относительной значимости) и веслоногие рачки (37.5%) (Кривопускова и др., 2014). Летом выявлена высокая избирательность данного вида рыб к таким крупным представителям зоопланктона, как *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus*. Отмеченные виды ветвистоусых рачков обнаруживались в питании ряпушки в большом количестве даже тогда, когда их биомасса в озере была невелика. Бентосные организмы (личинки хирономид и олигохеты) и коловратки также встречаются в пищевом комке, но их доли составляют < 1%. Присутствие в пищевом комке ряпушки куколок хирономид отмечается в период, предшествующий вылету этих насекомых. Изменения в рационе ряпушки отмечены при смене места ее локализации. Например, в аномально теплые периоды в оз. Виштынецком ряпушка опускается в прохладные слои у дна, а во время гомотермии ее популяция рассредоточивается по всей акватории озера, подходя к мелководью. При этом в питании доминируют донные беспозвоночные (Кривопускова и др., 2014).

В рационе ряпушки в оз. Виштынецком наблюдается сезонная смена видового состава кормовых объектов. Осенью в пищевом комке доминируют *Daphnia cucullata*, *B. longimanus*, *L. kindtii*, *Chydorus ovalis* (Kurz, 1875), а также коловратки. В то же время встречаются веслоногие рачки *E. graciloides*, *Heterocope appendiculata* (Sars, 1863), гарпактициды и растительные организмы. В зимний постнерестовый период рыба питается в основном веслоногими рачками (35%), зимними доминантами зоопланктона (более 89% численности) и растительными организмами (28.6%) (Мычкова и др., 2017). Из них наибольший вклад по массе вносят *E. graciloides* и *H. appendiculata* (45.5 и 29.9% соответственно).

Северный регион России

В субарктических озерах России с низкой продуктивностью зоопланктона в составе питания ряпушки все чаще отмечаются бентосные беспозвоночные (Березина и др., 2021; Berezina et al., 2018). Так, спектр питания ряпушки *S. albula* в оз. Воже (север Вологодской области в верховьях р. Онеги) достаточно широк и имеет свои сезонные особенности (Зуянова и др., 1994). С мая до осени основу ее пищи составляют зоопланктон и имаго насекомых, к тому же среди планктонных объектов питания происходит частая смена доминирующих видов. Так, весной и в начале лета в рационе ряпушки преобладали *Bosmina coregoni* и *Heterocope appendiculata*, а в августе – циклопы, диаптомусы и дафнии (Зуянова и др., 1994). Куколки и личинки водных насекомых (хируномид, поденок, ручейников, стрекоз) обнаруживаются в пище довольно часто; кроме того, иногда встречаются водные клещи, нематоды, олигохеты, растительные остатки и фитопланктон.

В оз. Имандра ряпушка питается по большей части бентосными организмами. У 67% особей длиной тела до 15 см в желудках отмечены бентосные беспозвоночные и только у 25% – зоопланктон (Зубова и др., 2020). Показатель индекса относительной значимости зообентоса в пище в 6 раз выше показателя для зоопланктона (Табл. 1). У ряпушек длиной тела > 15 см содержимое желудков на 94.7% состоит из представителей макрозообентоса: личинок и куколок хируномид, ручейников *Limnephilidae*, двустворчатых моллюсков рода *Euglesa*, клопов и нематод (Зубова и Кашулин, 2019). Доминирующими группами бентосных организмов в питании ряпушки являются личинки хируномид родов *Centroptilum*, *Cricotopus*, *Diamesa*, *Prodiamesa* *Psectrocladius* и *Stictochironomus*, а также личинки жесткокрылых рода *Dytiscus*. Бокоплавы, личинки веснянок и брюхоногие моллюски рода *Valvata* составляют до 17% по массе в пищевом комке. Таким образом, по типу питания европейская ряпушка, обитающая в оз. Имандра, характеризуется как всеядный хищник, отдающий предпочтение макрозообентосу.

Для ряпушек малых северных озер Карелии (Кривое, Нижнее Старушечье) характерна высокая сезонная изменчивость питания и вклада различных групп бентоса и планктона в их рацион (Березина и др., 2021; Berezina et al., 2018). Анализ стабильных изотопов азота и углерода в тканях рыб и их потенциальных источников питания выявил четыре трофических уровня в пищевых сетях оз. Кривого и высокий уровень эврифагии. Так, в летний период питание ряпушки было смешанным; оно характеризовалось использованием пищевых ресурсов преимущественно бентосного происхождения как в прибрежных, так и в глубинных местообитаниях (Berezina et al., 2018). Среди

них донные амфиподы *Gammarus lacustris* Sars, 1863 и *Monoporeia affinis* (Lindström, 1855) составляли 67–75% усвоенной рыбой пищи, а планктонные ракообразные – 2–5%. Эти данные несколько расходятся с результатами анализа желудков рыб: например, их исследование показало, что вклад зоопланктона в питание ряпушки летом и ранней осенью мог достигать 22% (Berezina et al., 2018). В отличие от лета и осени, в подледный зимне-весенний период в составе пищевого комка ряпушки доли планктонных рачков и личинок насекомых были довольно высоки (37–54 % и 24–42% соответственно), в то время как амфиподы (*G. lacustris*, *M. affinis*) составляли менее 20%. В целом в течение года макробеспозвоночные были основным пищевым ресурсом ряпушки в малых субарктических озерах, однако рачковый планктон также был важен для ее питания; его роль особенно возрастала в осенне-зимний период (Березина и др., 2021; Н.А. Березина, неопубл. данные, 2020–2021 гг.).

Европа

Анализ публикаций по питанию мелкоразмерной ряпушки *S. albula* в бореальных озерах ряда европейских стран показал, что зоопланктон составляет основную часть ее рациона. При этом доминирующее значение во всех озерах имеют ветвистоусые и веслоногие рачки (Табл. 1).

В малых озерах Литвы в летне-осенний период видовое богатство кормовых объектов ряпушки *S. albula* достаточно велико (19 таксонов) (Букельскис и Умбрасаите, 2016). По типу питания данный вид является типичным планктофагом. Во всех озерах в пище рыб преобладали ветвистоусые и веслоногие ракообразные и личинки хируномид. Кроме того, ряпушки потребляли моллюсков *Bithynia* и *Dreissena* (оз. Чичирис) и мизид (оз. Даугаи).

Исследования рациона ряпушки в оз. Вигры (северо-восточная Польша) показало тесную связь спектра питания с сезонной динамикой численности и видовым разнообразием зоопланктона (Czarkowski et al., 2007). Весной и осенью рыба питалась крупными веслоногими ракообразными *Cyclops vicinus* Ulyanin, 1875 и *Eudiaptomus graciloides*. В летние месяцы она потребляла ветвистоусых рачков: *Daphnia cucullata*, *D. cristata*, *D. hyalina* Leydig, 1860; в незначительном количестве были также зарегистрированы личинки и куколки амфибиотических насекомых (*Chaoborus* sp. и *Microtendipes* sp.).

В озерах Финляндии, Германии и Швеции ряпушка (*S. albula*) известна преимущественно как планктофаг, т. е. она питается в основном сезонно обильным зоопланктоном, таким как кладоцеры и веслоногие ракообразные, с небольшим добавлением личинок насекомых (Mamcarz and Błoniarczyk, 1995; Schulz et al., 2003; Viljanen, 1983). Если же

доступны такие крупные кормовые объекты, как *Bythotrephes longimanus*, *Leptodora kindtii* и мизиды, то они становятся доминантами в рационе (Scharf et al., 2008; Schulz et al., 2003; Viljanen, 1983). Бентосные организмы (личинки хирономид и амфиподы) в рационе ряпушки отмечаются как единичные и случайные пищевые компоненты (< 2%) (Northcote and Hammar 2006; Scharf et al., 2008).

Некоторые исследования выявили закономерности в пищевых предпочтениях ряпушки: например, мизиды выбирались ею в разные сезоны года, тогда как науплии веслоногих ракообразных всегда избегались (Scharf et al., 2008). Мизиды в больших количествах встречались в желудках рыб в период, когда их численность в пелагиали была высокой при низкой доступности мезозoopланктона.

Расчеты индексов избирательности ряпушки в финских озерах показали, что она выбирает обычно крупные виды ветвистоусых и веслоногих ракообразных (Viljanen, 1983), поэтому изменения спектра ее питания отражают сезонные изменения в сообществе зоопланктона и зависят от богатства доступных кормовых организмов.

Большеземельская и Малоземельская тундра

В озерах Малоземельской тундры ряпушки многочисленны. В оз. Голодная губа ее особи длиной тела до 19 см в июле–августе питались ветвистоусыми рачками родов *Bosmina*, *Chydorus*, *Daphnia* (Корнилова, 1967; Фадеева, 1999). В пищевом комке этих рыб также изредка были отмечены личинки и куколки хирономид, а также их имаго. Характерной чертой данного озера, как и других водоемов северных широт, является малокормность для рыб-планктофагов, поскольку плотность зоопланктона (родов *Bosmina*, *Chydorus*, *Daphnia*, *Conochilus*, а также *Keratella cochlearis* и *Kellicottia longispina*) низка: от 0.3 до 0.6 г/м³ (Имант и др., 2018).

Исследование особенностей питания *C. sardinella* (15–21 см), обитающей в р. Уса, показало, что осенью состав пищевого комка на три четверти (72.8%) состоял из имаго воздушных насекомых (Боровской и Новоселов, 2020). Высокие значения доли взрослых насекомых в пищевом комке совпали с моментами их вылета из воды после метаморфоза. Среди имаго, обнаруженных в желудках ряпушки, преобладали двукрылые Simuliidae (24–51% по массе), Muscetophilidae, Muscidae и Chironomidae. Водные личинки насекомых, обитающие на поверхности грунта (личинки хирономид, мух-береговушек, ручейников, веснянок и поденок), были менее важны в питании ряпушки (составляли 24% по массе).

Печорская ряпушка в августе–сентябре, мигрируя в реках на нерестилища, обычно держится в поверхностных слоях. В связи с этим она питается у поверхности, собирая имаго насекомых –

мошек и комаров (Соловкина, 1962). В дельте и предустьевом участке р. Печоры ряпушка питается беспозвоночными планктона и бентоса (Фадеева, 1999). В пойменных и прирусловых водоемах реки в конце июля *C. sardinella* в значительном количестве потребляла ракообразных (Зверева и др., 1953). При этом ряпушка, нагуливающаяся непосредственно в русле реки и ее притоках, питалась по большей части имаго насекомых (как наземными, так и водными формами), а также донными беспозвоночными (Соловкина, 1962). Среди беспозвоночных в рационе были отмечены личинки хирономид, ручейников, поденок и веснянок. Зоопланктон встречался редко.

В дельте р. Печоры возможность питаться планктоном ряпушке предоставляется только в теплые годы. В эти периоды основу ее питания летом составляли ветвистоусые рачки, куколки хирономид и взрослые насекомые (Корнилова и Панова, 1964). В холодные годы в дельте реки и в Коровинской губе Печорского залива зоопланктона недостаточно для питания ряпушки (Корнилова, 1970).

В оз. Большой Харбей (бассейн р. Печоры, восточная часть Большеземельской тундры), как и в других озерах тундры, крайне теплые года чередуются с крайне холодными (Лоскутова, 2002). Состав пищи ряпушки в Харбейских озерах в теплые годы (в августе–сентябре) обычно представлен зоопланктоном (> 50%), а в холодные – в основном бентосными беспозвоночными – личинками хирономид и моллюсками (Сидоров, 1974). Спектр питания у рыб, обитающих в разных озерах, неодинаков по составу кормовых объектов. Например, в рационе ряпушки в оз. Большой Харбей в теплый год преобладали ветвистоусые рачки (67% по массе), а в Вашуткиных озерах – веслоногие рачки (Кучина и Соловкина, 1970; Сидоров и Решетников, 2014).

Западные и Восточные регионы Сибири

Мелководная (до 20 м глубиной) Обская губа (эстуарий р. Оби) большую часть года (240 суток) находится подо льдом. Речные воды, несущие биогены и запас тепла с юга, смешиваются здесь с холодными солеными водами Карского моря, что формирует особые гидролого-гидрохимические условия, благоприятные для обильного развития планктона и бентоса и для воспроизводства ряпушки.

Почти все обитающие в Обской губе рыбы питаются бентосом, однако ряпушка и корюшка употребляют в пищу зоопланктон. По данным В.С. Юхневой (1955), ряпушка, обитающая в Обской губе, летом питается в основном планктонными рачками родов *Daphnia*, *Bosmina*, *Cyclops* и др. (Табл. 1). Особи, обнаруженные в средней части губы, потребляли рачков рода *Heteroscope*

и семейства Diaptomidae, а в северной части – *Senecella calanoides* Juday, 1923, *Bosmina* sp. и *Daphnia* sp. (Лещинская, 1962).

Питание ряпушки, встречающейся в Обской губе осенью и зимой, значительно отличается от летнего. По данным В.Б. Степановой и С.И. Степанова (2006), в сентябре и октябре особи длиной тела 16–27 см потребляют амфипод *Monoporeia affinis*, которые могут составлять до 100% содержимого желудка (до 600 экз. на рыбу). В декабре–январе в ее питании, кроме *M. affinis*, были обнаружены веслоногие рачки *Limnocalanus macrurus* G.O. Sars, 1863 и мизиды. При этом активно питались около половины исследованных рыб. В феврале–марте основными объектами питания ряпушки по-прежнему были каляноиды, среди которых доминировал *L. macrurus* (до 100% по массе) (Степанова, 2017). Амфиподы (наиболее часто *Onisimus* spp.) в ее пище составляли 25%, а мизиды – 12%. Таким образом, в подледный период для ряпушки, обитающей в Обской губе, характерно смешанное питание с преобладанием крупных ракообразных.

В озерах Норило-Пясинской озерно-речной системы, отличающихся суровым климатом, ряпушка характеризуется большой пищевой пластичностью (Никулина и Романов, 2019; Попов, 2007) и смешанным типом питания, включающим зоопланктон, зообентос и водную растительность (Романова, 1948; Сычева и Лукьянчиков, 1964). По данным Н.В. Вершинина и А.В. Сычевой (1964), молодь ряпушки, обитающая в прибрежье озер плато Путорана (Лама и Мелкое), питается коловратками, рачковым планктоном, личинками и куколками хирономид, а также имаго насекомых. Рацион взрослых рыб (длиной тела до 25 см), нагуливающих в пелагиали, более узок: он включает в основном ветвистоусых рачков рода *Bosmina*, крупных каляноид *Limnocalanus grimaldii* (Guerne, 1886) и *L. macrurus* и в меньшей степени – личинок и куколок хирономид. В зоопланктоне этих озер при средней биомассе 0.5 г/м³ обычно доминируют коловратки и веслоногие рачки, а в зообентосе отмечены более 40 видов хирономид и бокоплавов (Заделенов и др., 2017).

Спектр питания ряпушки в высокоширотном оз. Таймыр варьирует между годами в зависимости от уровня развития планктона и бентоса в период очень короткого лета. Например, по данным В.Н. Грезе (1957), ряпушка, обитающая в оз. Таймыр, питалась в пелагиали исключительно копеподами, лишь изредка поедая личинок хирономид; по данным Л.К. Малинина и др. (1988), таймырская ряпушка потребляла в основном бентос (амфипод и мизид), а также воздушных насекомых. Весной в период паводка вокруг оз. Таймыр на 3–4 недели образуются мелководные заливы и бухты, служащие дополнительным местом нагула

для ряпушки. Летом в озере биомасса зоопланктона низка (0.16–0.23 г/м³), в то время как зообентос хорошо развит, особенно в заливах, где его биомасса достигает 5.6 г/м² (Кияшко, 1995). Однако стоит отметить, что 57% рыб были с пустыми желудками. В.И. Кияшко (1995) показала, что в хорошо прогреваемых заливах оз. Таймыр рацион ряпушки состоит из амфипод, личинок хирономид, остракод и моллюсков.

На севере Красноярского края в р. Хатанге и Хатангской губе в питании ряпушки доминируют личинки хирономид и ручейников, амфиподы, мизиды, водные растения (Лукьянчиков, 1967; Романов, 1997; Романов и Карманова, 2005). Зоопланктон представлен слабо, поскольку в реке он чрезвычайно беден. Для туруханской ряпушки из среднего и нижнего течения р. Енисей, как и для других водоемов Сибири, характерен смешанный тип питания. Однако в отдельные годы ряпушка потребляет преимущественно зоопланктон, а в другие – донных беспозвоночных (Попов, 2007; Устюгов, 1972, 1976).

Главными компонентами питания ряпушек-сеголеток, обитающих в р. Колыме, были личинки стрекоз и других насекомых (более 50% встречаемости), моллюски и амфиподы (Федорова и др., 2011). В рационе двухлетних ряпушек возрастала доля моллюсков сем. Planorbidae и Pisidiidae. У рыб старших возрастных групп в питании доминировали личинки насекомых. В нижнем течении р. Колымы, где в зоопланктоне выявлена высокая численность коловраток, ветвистоусых *Bosmina longirostris* и веслоногих рачков *Limnocalanus macrurus* (общая численность от 17 до 121 тыс. экз./м³), ряпушка тем не менее предпочитала питаться донными беспозвоночными (Федорова и др., 2011).

Заключение

Анализ состава рациона европейской и сибирской ряпушек в различных водоемах Евразии (как средних, так и высоких широт) показал, что спектр потребляемых ею организмов достаточно широк: от мелких форм фито- и зоопланктона до крупных бентосных ракообразных, личинок насекомых, моллюсков и даже рыб. Несмотря на то, что по строению челюстного аппарата ряпушка больше адаптирована к питанию в толще воды мелкими рачками, она может потреблять и донных беспозвоночных.

Водоемы, расположенные в бореальной зоне Европы и России (оз. Плещеево, озера южной Карелии, Ладожское, Онежское, оз. Виштынецкое, Лекшмозеро и Кенозеро и др.) характеризуются достаточно высоким уровнем развития зоопланктонного сообщества в период нагула ряпушки; таким образом, ее пищевые потребности полностью обеспечиваются за счет рачкового зоопланктона.

При этом, питаюсь преимущественно ветвистоусыми и веслоногими рачками, ряпушки всегда предпочитают более крупные объекты, такие как представители родов *Leptodora*, *Bythotrephes* и *Limnocalanus*. В большинстве водоемов, где наблюдается сезонная изменчивость качественных и количественных показателей зоопланктона, вызванная как особенностями гидрологических условий, так и спецификой биологических циклов зоопланктона, ряпушка может изменить пищевую стратегию в соответствии с возникшими трофическими условиями. При доступности крупных объектов бентоса она может успешно переходить на питание ими, предпочитая в первую очередь ракообразных и насекомых, либо, в случае их коллапса, – также моллюсков, рыб и фитобентос. Включая в питание всевозможных массовых обитателей дна, толщи водоемов и воздушной среды, данный вид рыб приспособился к жизни в разнообразных водоемах различных широт и даже в очень суровых условиях Сибири и Крайнего Севера, где продолжает оставаться одним из ценнейших объектов промысла. Ряпушка очень пластична в выборе пищевых объектов в условиях слабого развития кормовой базы, поэтому спектр ее питания весьма разнообразен и изменчив как в сезонном, так и пространственном (широтном) отношении. Кроме того, ее выбор пищевых объектов в высокой степени зависит от биоразнообразия и продуктивности водоема.

Финансирование

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (AAAA-A19-119020690091-0) и Российского фонда фундаментальных исследований (грант №19-04-01000а).

ORCID

А.П. Стрельникова  [0000-0002-7199-6496](https://orcid.org/0000-0002-7199-6496)

Н.А. Березина  [0000-0003-3057-5596](https://orcid.org/0000-0003-3057-5596)

Список литературы

- Абрамов, А.Ф., Салова, А.Ф., Салова, Т.А., Степанов, К.М., Ефимова, А.А. и др., 2018. Пищевая и биологическая ценность пресноводных рыб рек Якутии. СибАК, Новосибирск, Россия, 154 с.
- Бабий, А.А., Сергеева, Т.И., 2003. Крупная ряпушка килец – *Coregonus albula* Онежского озера. *Вопросы ихтиологии* 41 (3), 345–351.
- Березина, Н.А., Литвинчук, Л.Ф., Максимов, А.А., 2021. О связи пищевого спектра рыб с составом зоопланктона и зообентоса в субарктическом озере. *Биология внутренних вод* 4, 406–416.
- Богданов, Н.А., Богданова, Г.И., 2008. Промысел ряпушки в бассейне реки Хатанги. *Материалы Всероссийской конференции с международным участием «Проблемы и перспективы рационального использования водных биоресурсов Сибири в XXI веке»*. Красноярск, Россия, 243–246.
- Боровикова, Е.А., Махров, А.А., 2012. Изучение популяций переходной зоны между европейской и сибирской ряпушками (*Coregonus*): роль среды обитания в видообразовании. *Принципы экологии* 4, 5–20.
- Боровской, А.В., Новоселов, А.П., 2020. Пищевые отношения сиговых видов рыб в нижнем течении реки Уса в осенний период. *Труды Карельского научного центра РАН* 5, 44–58. <https://doi.org/10.17076/eco1196>
- Букельскис, Е., Умбрасаите, В., 2016. Пищевая специализация ряпушки (*Coregonus albula*) в озерах Литвы. В: Михеева, Т.М. (ред.), *Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды*. БГУ, Минск, Беларусь, 285–286.
- Вершинин, Н.В., Сычева, А.В., 1964. Пищевые взаимоотношения рыб Норильской озерно-речной системы. В: Красиков, С.П. (ред.), *Рыбное хозяйство Восточной Сибири. Труды Сибирского отделения ГосНИОРХ* 8, Красноярск, СССР, 185–199.
- Герасимов, Ю.В., Малин, М.И., Борисенко, Э.С., Жданова, С.М., Цветков, А.И., Смирнов, А.К., 2019. Пищевое поведение и питание ряпушки (*Coregonus albula*) в озере Плещеево в период температурной стратификации. *Материалы II Международной конференции «Озера Евразии: проблемы и пути их решения»*. Ч. 2. Казань, Россия, 234–239.
- Гнедов, А.А., 2009. Качественные показатели продукции из ряпушки сибирской (*Coregonus sardinella Valenciennes*) – перспективы полного использования. *Вестник КрасГАУ* 5, 177–180.
- Грезе, В.Н., 1957. Основные черты гидробиологии озера Таймыр. *Труды Всесоюзного гидробиологического общества* 8, 183–218.
- Дворянкин, Г.А., 2009. Популяционные характеристики ряпушки Кенозерского национального Парка. *Материалы XVIII Международной конференции «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних*

- водоемов европейского севера». КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия, 179–183.
- Заделенов, В.А., Дубовская, О.П., Бажина, Л.В., Глущенко, Л.А., Исаева, И.Г. и др., 2017. Новые сведения о биоте озер западной части плато Путорана. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология* 10 (1), 87–105.
- Зверева, О.С., Кучина, Е.С., Остроумов, Н.А., 1953. Рыбы и рыбный промысел среднего и нижнего течения Печоры. АН СССР, Москва–Ленинград, СССР, 230 с.
- Зубова, Е.М., Кашулин, Н.А., 2019. Питание сига *Coregonus lavaretus* (L.), европейской ряпушки *C. albula* и европейской корюшки *Osmerus eperlanus* в оз. Имандра. *Труды XVI Фермановской научной сессии ГИ КНЦ РАН. Апатиты, Россия*, 203–207.
- Зубова, Е.М., Кашулин, Н.А., Терентьев, П.М., 2020. Современные биологические характеристики сига *Coregonus lavaretus*, европейской ряпушки *C. albula* и европейской корюшки *Osmerus eperlanus* озера Имандра. *Вестник Пермского университета. Серия Биология* 3, 210–226. <https://doi.org/10.17072/1994-9952-2020-3-210-226>
- Зуянова, О.В., Болотова, Н.Л., Зуянов, Е.А., 1994. Питание ряпушки из озер Белое и Воже. *Материалы V Всероссийского совещания «Биология и биотехника разведения сиговых рыб»*. Санкт-Петербург, Россия, 67–68.
- Имант, Е.Н., Завиша, А.Г., Студёнова, М.А., Новосёлов, А.П., Левицкий, А.Л., 2018. Сравнительная характеристика кормовой базы рыб разнотипных озёр Северного рыбохозяйственного бассейна. *Материалы III Международной конференции «Актуальные проблемы планктонологии»*. АтлантНИРО, Калининград, Россия, 86–90.
- Кижеватов, Я.А., 2007. К биологии и распространению ряпушки сибирской (*Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848) в некоторых реках ЯНАО. *Научный вестник ЯНАО* 2, 54–60.
- Кириллов, А.Ф., Федорова, Е.А., 2010. К изучению воспроизводства сибирской ряпушки *Coregonus sardinella* (Salmoniformes, Coregonidae) реки Колымы. *Вопросы рыболовства* 11 (2), 232–240.
- Кияшко, В.И., 1995. Кормовые ресурсы и трофические связи основных промысловых рыб озера Таймыр. *Тезисы докладов Международной конференции «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского Севера»*. Петрозаводский университет, Петрозаводск, Россия, 35–36.
- Кияшко, В.И., Слынько, Ю.В., 2003. Структура пелагических скоплений рыб и современная трофологическая ситуация в открытых плесах Рыбинского водохранилища после вселения черноморско-каспийской тюльки. *Материалы российско-американского симпозиума «Инвазии чужеродных видов в Голарктике»*. ИБВВ РАН, Борок, Россия, 259–271.
- Корнилова, В.П., 1967. Ихтиофауна озера Голодная губа дельты Печоры. *Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна* 9, 32–41.
- Корнилова, В.П., 1970. Ихтиофауны низовьев Печоры и Печорского залива Баренцева моря. *Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна* 13, 5–44.
- Корнилова, В.П., Панова, Н.А., 1964. Некоторые данные по питанию сиговых Голодной и Коровинской губ дельты Печоры. *Материалы рыбохозяйственных исследований Северного бассейна* 2, 38–45.
- Кривоускова, Е.Ф., Масюткина, Е.А., Соколов, А.В., Шibaева, М.Н., 2014. Характеристика состава пищи ряпушки (*Coregonus albula*) озера Виштынецкого (Калининградская область) в современных условиях. *Известия КГТУ* 3, 9–16.
- Кучина, Е.С., Соловкина, Л.Н., 1970. Ряпушка озер Большеземельской тундры. *Биологические основы использования природы Севера*. Коми книжное издательство, Сыктывкар, СССР, 276–281.
- Кучко, Я.А., Ильмаст, Н.В., Кучко, Т.Ю., Миланчук, Н.П., 2017. Зоопланктон как кормовая база европейской ряпушки шхерного района северной части Ладожского озера. *Ученые записки ПетрГУ. Общая биология* 2 (163), 39–45.
- Лазарева, В.И., Соколова, Е.А., 2018. Зоопланктон пелагиали водохранилища. В: Лазарева, В.И. (ред.), *Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века*. ИБВВ РАН, Москва, Россия, 213–238.

- Лебедева, У.М., Абрамов, А.Ф., 2015. Основы рационального питания населения Якутии. СВФУ им. М.К. Амосова, Якутск, Россия, 246 с.
- Лещинская, А.С., 1962. Зоопланктон и бентос Обской губы как кормовая база для рыб (Труды Салехардского стационара АН СССР. Уральский филиал. Вып. 2). Уральский рабочий, Свердловск, СССР, 80 с.
- Лоскутова, О.А., 2002. Бентос озерно-речных систем восточноевропейской тундры. В: Таскаев, А.И. (ред.), *Возобновимые ресурсы водоемов Большеземельской тундры (Труды Коми НЦ УрО РАН. Вып. 169)*. Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия, 44–57.
- Лукьянчиков, Ф.В., 1967. Рыбы системы реки Хатанга. В: Вершинин, Н.В. (ред.) *Рыбы и кормовые ресурсы бассейнов рек и водохранилищ Восточной Сибири*. Сибирский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства, Красноярское отделение, Красноярское краевое научно-техническое общество пищевой промышленности, Красноярск, СССР, 11–93.
- Малинин, Л.К., Поддубный, А.Г., Пермитин, И.Е., 1988. Структура популяций, питание и пространственное распределение рыб в озере Таймыр. Деп. ВИНТИ. № 1147-И88. Москва, СССР, 55 с.
- Мальцева, В.В., 1983. Питание ряпушки и корюшки северо-восточной части Онежского озера. *Рыбы Онежского озера и их хозяйственное использование. Труды ГосНИОРХ* 205. Промрыбвод, Ленинград, СССР, 79–91.
- Мычкова, А.В., Кривоускова, Е.В., Шибаева, М.Н., 2017. Зоопланктон прибрежной части озера Виштыневского в зимний период и его роль в питании европейской ряпушки (*Coregonus albula*, L.). *Вестник молодежной науки* 3 (10), 24.
- Николаев, И.И., 1983. Экологическая гетерогенность зоопланктона Онежского озера и ее значение в динамике численности основных планктофагов этого водоема – ряпушки и корюшки. *Рыбы Онежского озера и их хозяйственное использование. Труды ГосНИОРХ* 205. Промрыбвод, Ленинград, 67–79.
- Никулина, Ю.С., Боровикова, Е.А., Будин, Ю.В., 2018. Морфологическая дифференциация речных и озерных популяций ряпушек (р. *Coregonus*) бассейнов морей Карского и Лаптевых. *Ученые записки РГГМУ* 51, 162–175.
- Никулина, Ю.С., Романов, В.И., 2019. Биологическая характеристика ряпушек некоторых озер плато Путорана. *Материалы V Международной конференции «Современное состояние водных биоресурсов»*. НГАУ, Новосибирск, Россия, 106–110.
- Покровский, В.В., 1953. Ряпушка озер Карело-Финской ССР. Государственное издательство Карело-Финской ССР, Петрозаводск, СССР, 107 с.
- Половкова, С.Н., Пермитин, И.Е., 1981. Об использовании кормового зоопланктона нагульными оплениями рыб-планктофагов. В: Поддубный, А.Г. (ред.), *Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб*. АН СССР, Ярославль, СССР, 3–35.
- Попова О.А., Решетников Ю.С. 2011. О комплексных индексах при изучении питания рыб. *Вопросы ихтиологии* 51 (5), 712–717.
- Попов, П.А., 2007. Рыбы Сибири: распространение, экология, вылов. Новосибирский государственный университет, Новосибирск, Россия, 526 с.
- Решетников, Ю.С., 1980. Экология и систематика сиговых рыб. Наука, Москва, СССР, 300 с.
- Решетников, Ю.С., Стерлигова, О.П., Аникиева, Л.В., Королева, И.М., 2020. Проявление необычных свойств у рыб в новой ситуации на примере ряпушки *Coregonus albula* и корюшки *Osmerus eperlanus*. *Вопросы ихтиологии* 60 (3), 352–363.
- Романов, В.И., 1997. К биологии ряпушек бассейна реки Хатанга. *Материалы научной конференции, посвященной 50-летию деятельности Новосибирского отделения СибрыбНИИпроект «Биологическая продуктивность водоемов Западной Сибири и их рациональное использование»*. Новосибирск, Россия, 145–147.
- Романов, В.И., Карманова, О.Г., 2005. Экология сибирской ряпушки Хантайского водохранилища в период стабилизации уровня режима. *Материалы Всероссийской конференции «Современные проблемы гидробиологии Сибири»*. Томск, 14–16 ноября 2001 г. Томск, Россия, 212–222.

- Романова, Г.П., 1948. Питание рыб в нижнем Енисее. *Труды Сибирского Отделения Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и речного хозяйства* 7 (2), 151–200.
- Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология, 2015. Герасимов, Ю.В. (ред). Филигрань, Ярославль, Россия, 418 с.
- Сергиенко, Л.Л., 2015. Сибирская ряпушка как объект рыбоводства. *Вестник рыбохозяйственной науки* 2 (1), 69–77.
- Сидоров, Г.П., 1974. Рыбные ресурсы Большеземельской тундры. Наука, Ленинград, ССР, 164 с.
- Сидоров, Г.П., Решетников, Ю.С., 2014. Лососеобразные рыбы водоемов европейского Северо-Востока. Товарищество научных изданий КМК, Москва, Россия, 346 с.
- Соловкина, Л.Н., 1962. Рыбы среднего и нижнего течения р. Усы. В: Зверева, О.С. (ред.), *Рыбы бассейна р. Усы и их кормовые ресурсы*. АН СССР, Москва – Ленинград, СССР, 88–135.
- Степанова, В.Б., 2017. Питание рыб в Обской губе Карского моря в подледный период. *Вестник рыбохозяйственной науки* 4 (4(16)), 94–100.
- Степанова, В.Б., Степанов, С.И., 2006. Значение реликтовых ракообразных в питании сиговых рыб в подледный период. *Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения* 6, 142–145.
- Стерлигова, О.П., Ильмаст, Н.В., 2016. Динамика популяции европейской ряпушки *Coregonus albula* Сямозера (Республика Карелия). *Сибирский экологический журнал* 2, 177–183.
- Стерлигова, О.П., Павлов, В.Н., Ильмаст, Н.В., Павловский, С.А., Комулайнен, С.Ф., Кучко, Я.А. 2002. Экосистема Сямозера (биологический режим, использование). КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия, 119 с.
- Столбунова, В.Н., 2006. Зоопланктон озера Плесеево. Наука, Москва, Россия, 152 с.
- Сычева, Л.И., Лукьянчиков, Ф.В., 1964. Некоторые данные по питанию лососевидных рыб бассейна Хатанги. *Сборник кратких сообщений и докладов о научной работе по биологии и почвоведению*. ИГУ, Иркутск, СССР, 99–105.
- Устюгов, А.Ф., 1972. Эколого-морфологическая характеристика сибирской ряпушки *Coregonus albula sardinella* (Val.) бассейна реки Енисей. *Вопросы ихтиологии* 12 (5), 211–218.
- Устюгов, А.Ф. 1976. К биологии и промыслу ряпушки р. Енисей. В: Иоганзен, Б.Г. (ред.), *Проблемы экологии* 4, ТГУ, Томск, СССР, 149–156.
- Фадеева, Г.В., 1999. Питание нельмы в зимний период в низовьях реки Печоры. *Тезисы докладов международной конференции «Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии»*. Петрозаводск, Россия, 167–168.
- Федорова, Е.А., Филиппова, Д.С., Иванов, Е.В., Собакина, И.Г., Ушницкая, Л.А., Соломонов, Н.М., Соколова, В.А., 2011. Изучение питания доминирующих видов рыб в нижнем течении р. Колымы. *Биоэкология* 4, 265–268.
- Халько, Н.А., Терещенко, Л.И., Малина, Ю.И., Базаров, М.И., 2019. Сезонные и межгодовые изменения спектра питания европейской ряпушки *Coregonus albula* (L.) в оз. Плесеево. *Биология внутренних вод* 2 (2), 99–103. <https://doi.org/10.1134/S0320965219030100>
- Черняев, Ж.А., 2017. Воспроизводство сиговых рыб. Эколого-физиологические особенности размножения и развития. Товарищество научных изданий КМК, Москва, Россия, 329 с.
- Юхнева, В.С., 1955. Годовой цикл питания тазовской ряпушки (*Coregonus sardinella* Val.). *Зоологический журнал* 34 (1), 158–161.
- Berezina, N.A., Strelnikova, A.P., Maximov, A.A., 2018. The benthos as the basis of vendace *Coregonus albula* and perch *Perca fluviatilis* diet in an oligotrophic sub-Arctic lake. *Polar Biology* 41, 1789–1799.
- Berezina, N.A., Strelnikova A.P., 2010. The role of the introduced amphipod *Gmelinoides fasciatus* and native amphipods as fish food in two large-scale north-western Russian inland water bodies: Lake Ladoga and Rybinsk Reservoir. *Journal of Applied Ichthyology* 26 (s2), 89–95. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2010.01493.x>
- Czarkowski, T.K., Martyniak, A., Kapusta, A., Wójcik, A., Bowszys, M., Wziątek, B., Szamańska, U., Kozłowski, J., 2007. Feeding

- ecology of vendace, *Coregonus albula* (L.), in Lake Wigry (Northeastern Poland). *Archives of Polish Fisheries* **15** (2), 117–128.
- Hamrin, S.F., 1983. The food preference of vendace (*Coregonus albula* L.) in South Swedish forest lakes including the predation effect on zooplankton population. *Hydrobiologia* **101**, 121–128. <https://doi.org/10.1007/BF00008664>
- Liso, S., Gjelland, K.Ø., Reshetnikov, Y.S., Amundsen, P.A., 2011. A planktivorous specialist turns rapacious: piscivory in invading vendace *Coregonus albula*. *Journal of Fish Biology* **78**, 332–337. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02831.x>
- Mamcarz, A., Bloniarz, W., 1995. Diet of *Coregonus albula* L. in eutrophic Lake Charzykowskie (Pomerania, Poland). *Archiv für Hydrobiologie* **46**, 79–88.
- Northcote, T.G., Hammar, J., 2006. Feeding ecology of *Coregonus albula* and *Osmerus eperlanus* in the limnetic waters of lake Malaren, Sweden. *Boreal Environmental Research* **11** (3), 229–246.
- Politov, D.V., 2017. Coregonids of Russia: Evolutionary genetic approach in assessment of the current state of biodiversity *Fundamental and Applied Limnology* **189** (3), 181–192. <https://doi.org/10.1127/fal/2017/0814>
- Reshetnikov, Y.S., 2004. Coregonid fishes in Arctic waters. *Annales Zoologici Fennici* **41**, 3–11.
- Sarvala, J., Helminen, H., Ventelä, A.-M., 2020. Overfishing of a small planktivorous freshwater fish, vendace (*Coregonus albula*), in the boreal lake Pyhäjärvi (SW Finland), and the recovery of the population. *Fisheries Research* **230**, 105638. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2020.105664>
- Scharf, J., Krappe, M., Koschel, R., Waterstraat, A., 2008. Feeding of European cisco (*Coregonus albula* and *C. lucinensis*) on the glacial relict crustacean *Mysis relicta* in Lake Breiter Luzin (Germany). *Limnologica* **38** (2), 147–158. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2007.12.001>
- Schulz, M., Kasprzak, P., Anwand, K., Mehner, T., 2003. Diet composition and food preference of vendace (*Coregonus albula* (L.)) in response to seasonal zooplankton succession in Lake Stechlin. *Archiv für Hydrobiologie* **58**, 215–226.
- Szypuła, J., 1965. Odżywanie się sielawy – *Coregonus albula* (L.) w Jeziorze Legińskim [Feeding of vendace – *Coregonus albula* (L.) in Legińskie Lake]. *Zeszyty naukowe Wyższej Szkoły Rolniczej w Olsztynie* **437** (20), 213–224. (In Polish).
- Viljanen, M., 1983. Food and food selection of cisco (*Coregonus albula* L.) in a dysoligotrophic lake. *Hydrobiologia* **101**, 129–138. <https://doi.org/10.1007/BF00008665>
- Wiêski, K., 2002. Feeding of vendace in Lake Miedwie (NW Poland). *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities. Series Fisheries* **5**, 1.
- Winfield, I.J., Fletcher, J.M., James, J.B., 2017. The ‘reappearance’ of vendace (*Coregonus albula*) in the face of multiple stressors in Bassenthwaite Lake, U.K. *Fundamental and Applied Limnology* **189** (3), 227–233. <https://doi.org/10.1127/fal/2016/0799>

Article

Diversity of food spectra of vendace in the water bodies of Eurasia

Alexandra P. Strelnikova¹ , Nadezhda A. Berezina^{2*} 

¹ I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok 109, Nekouz District, Yaroslavl Region, 152742 Russia

² Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, Universitetskaya emb. 1, Saint-Petersburg, 199034 Russia

*nadezhda.berezina@zin.ru

Abstract. The composition and relative importance of food organisms in the food bolus were analyzed for two species (forms) of vendace: European vendace *Coregonus albula* and sardine cisco *C. sardinella* from water bodies of Russia (Yaroslavl, Vologda, Kaliningrad, Arkhangelsk and Murmansk Oblasts; Altai, Novosibirsk, and Krasnoyarsk Krai; Republic of Karelia, Komi Republic, and Yamalo-Nenets Autonomous Okrug), Finland, Sweden, Norway, Lithuania, and Poland. Vendace is a typical planktivorous fish in most lakes of the boreal zone, but euryphagous consuming significant number of benthic invertebrates in the northern water bodies of Eurasia. Both forms of vendace are characterized by feeding plasticity, diversity of the food spectrum and its seasonal and spatial variability. The ecological and geographical features of the lakes precondition the composition and abundance of food organisms, thus influencing the food spectrum of vendace.

Keywords: *Coregonus*, fish nutrition, trophic links, plankton, benthos, feeding plasticity, euryphagy, productivity..



Научная статья

Булавоусые чешуекрылые (Lepidoptera, Hesperioidea et Papilionoidea) хребта Молдо-Тоо (Внутренний Тянь-Шань): фаунистический анализ и вертикальное распределение

С.К. Корб 

Русское Энтомологическое Общество, Нижегородское отделение, 603009, Россия,
г. Нижний Новгород, а/я 97

stanislavkorb@list.ru

Поступила в редакцию: 15.02.2021

Доработана: 16.04.2021

Принята к печати: 20.05.2021

Опубликована онлайн: 13.08.2021

DOI: 10.23859/estr-210215

УДК 595.789

Аннотация. В ходе работы были изучены фауна и вертикальное распределение булавоусых чешуекрылых хребта Молдо-Тоо (Внутренний Тянь-Шань). Материал для исследований собирался в течение 12 летних сезонов в 9 точках хребта. Его фауна насчитывает 118 видов Rhopalocera: 9 видов Hesperioidea, 7 видов Papilionoidea, 15 видов Pieridae, 21 вид Nymphalidae, 23 вида Satyridae, 1 вид Riodinidae и 42 вида Lycaenidae. По вертикальным поясам они были разделены следующим образом: 79 видов в низкогорье, 100 – в среднегорье, 60 – в высокогорье и 31 – в сверхвысокогорье. Распределение по ключевым биотомам: 91 вид встречается в степных и остепненных станциях, 105 – в сухих лугах, 57 – во влажных лугах, 14 – в осыпях, 23 – в скальниках и 18 – в зарослях кустарников. Обнаружено сходство между фаунами низкогорий и среднегорий, а также фаунами высокогорий и сверхвысокогорий. Кроме того, обнаружено, что фауны двух из шести ключевых биотопов (степные и остепненные станции и сухие луга) сходны. Обсуждаются причины этих связей.

Ключевые слова: дневные бабочки, фауна, Средняя Азия, Киргизия.

Для цитирования. Корб, С.К., 2021. Булавоусые чешуекрылые (Lepidoptera, Hesperioidea et Papilionoidea) хребта Молдо-Тоо (Внутренний Тянь-Шань): фаунистический анализ и вертикальное распределение. *Трансформация экосистем* 4 (3), 130–140. <https://doi.org/10.23859/estr-210215>

Введение

Булавоусые чешуекрылые горных областей Средней Азии являются предметом активного изучения на протяжении уже более 150 лет. Однако исследования главным образом сосредоточены на вопросах систематики и номенклатуры; обобщения накопленных данных по фауне и экологии

дневных бабочек региона происходят довольно редко. Наиболее хорошо изученным в этом отношении районом является Северный Тянь-Шань; другие горные области изучены заметно слабее. Для Северного Тянь-Шаня вертикальное распределение булавоусых чешуекрылых исследовано для всех хребтов (Жданко, 1979, 1983; Корб, 1994,

2012, 2015); детально изучен и состав фаун этой области (Корб, 2000).

Во Внутреннем Тянь-Шане вертикальное распределение не было изучено ни в одном хребте, а состав фаун известен только для двух хребтов из восьми: Суусамыртоо (Корб, 2010) и Джумгалтоо (Korb, 2018). Между тем вопросы анализа вертикального распределения и состава фаун отдельных хребтов крайне важны для понимания процессов фауногенеза горных территорий Средней Азии (Крыжановский, 1965), особенно потому, что часть горных хребтов региона имеет поясное вертикальное распределение (Семенов, 1858), а часть – мозаичное (Зимица, 1964). В частности, на Северном Тянь-Шане четыре хребта из пяти характеризуются поясным вертикальным распределением булавоусых чешуекрылых (Корб, 2012) и один – мозаичным (Корб, 2015). Кроме того, можно предположить наличие смешанного (поясно-мозаичного) вертикального распределения булавоусых чешуекрылых в горах Средней Азии, однако до настоящего времени он не был продемонстрирован ни для одного хребта.

На сегодняшний день недостаточно материала для выводов о том, насколько часто встречается вертикальное распределение булавоусых чешуекрылых мозаичного типа в Средней Азии и каковы закономерности его распространения. Настоящая работа представляет собой продолжение исследований вертикального распределения Rhopalosega горных хребтов Средней Азии и должна послужить очередным этапом в деле накопления данных, необходимых для понимания его закономерностей. Хребет Молдо-Тоо был выбран в качестве модельного для изучения вертикального распределения булавоусых чешуекрылых по следующим причинам: во-первых, он находится практически посередине Внутреннего Тянь-Шаня и его фауна Rhopalosega может считаться эталоном; во-вторых, практически вся его территория легкодоступна (вдоль всего хребта проходят удобные автомобильные дороги); в-третьих, подгорная равнина много столетий возделывается человеком, и в дальнейшем наши исследования могут лечь в основу сравнения с менее или более нарушенными фаунами других хребтов Внутреннего Тянь-Шаня, а также соседних горных стран.

Материал и методы

Хребет Молдо-Тоо простирается в широтном направлении между долинами рек Кёкёмерен и Нарын; длина хребта составляет около 150 км. Наиболее высокая вершина достигает 4185 м над уровнем моря. Хребет сложен преимущественно из известняковых горных пород с обширными включениями глины и песчаников. Нижняя и средняя часть склонов занята степной и меса-

ми полупустынной растительностью (злаковые и разнотравные степи, кобрезиевые сообщества, полынно-кобрезиевые и полынно-злаковые полупустыни); выше расположены заросли кустарников и деревьев (арча, ель).

Материал собирался в летний сезон (с июня по август) в 1997, 1999, 2001, 2005, 2007, 2009, 2014 – 2019 гг. в следующих локалитетах (Рис. 1) (1) каньон Кок-Жерты (N 41°33'39" E 73°56'17"); (2) окрестности пос. Достук (N 41°22'46" E 75°38'18"); (3) окрестности д. Куланак (N 41°21'21" E 75°30'13"); (4) окрестности пос. Ак-Тал (N 41°24'26" E 75°3'43"); (5) окрестности д. Ак-Кыя (N 41°27'15" E 74°59'51"); (6) перевал Коро-Гоо (N 41°31'34" E 74°42'37"); (7) окрестности оз. Сонг-Кель в 12 км к В от угольного месторождения Кара-Кече (= Корум-Кечу в старых работах) (N 41°45'7" E 74°55'7"); (8) окрестности г. Казарман (N 41°24'18" E 74°2'6").

Для сбора материала на каждую точку выполнялось 3–5 прямых маршрутов, радиально расходящихся от лагеря экспедиции, протяженностью 3–7 км, с набором высоты. Сборы проводились энтомологическим сачком на линейных маршрутах для сложно идентифицируемых видов; для легко идентифицируемых таксонов выполнялась визуальная фиксация. Всего собрано 4000 экземпляров и проведено более 25000 наблюдений. Кроме того, использованы коллекционные материалы, хранящиеся в Зоологическом музее МГУ (Москва), Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург), Институте биологии Коми НЦ УрО РАН (Сыктывкар), Финском музее естественной истории (Finnish Natural History Museum) (Хельсинки) и Берлинском музее естественной истории (Museum für Naturkunde Leibniz-Institut für Evolutions- und Biodiversitätsforschung) (Берлин).

Обработка собранного материала проведена с помощью ПО Microsoft Excel 2019 и IBM SPSS Statistics (версия 26). Для сходства фаун применялся коэффициент Жаккара, для построения дендрограммы был использован метод ближайшего соседа (Песенко, 1982). Система и номенклатура дневных бабочек приняты на основе современного каталога (Korb and Bolshakov, 2016).

Пояса вертикального профиля хребта выделены в соответствии с традиционным делением (Городков, 1984), модифицированным и дополненным нами (Корб, 2012, 2019): низкогорье, среднегорье, высокогорье и сверхвысокогорье. Типы биотопов выделены в соответствии с их ключевой ролью в сохранении биологического разнообразия и определены по методике, изложенной А.В. Грибковым с соавт. (2017): степные и остепненные станции (Рис. 2А), сухие луга (Рис. 2В), влажные луга (Рис. 2С), осыпи (Рис. 2D, E), скальники (Рис. 2F) и заросли кустарников (Рис. 2G).

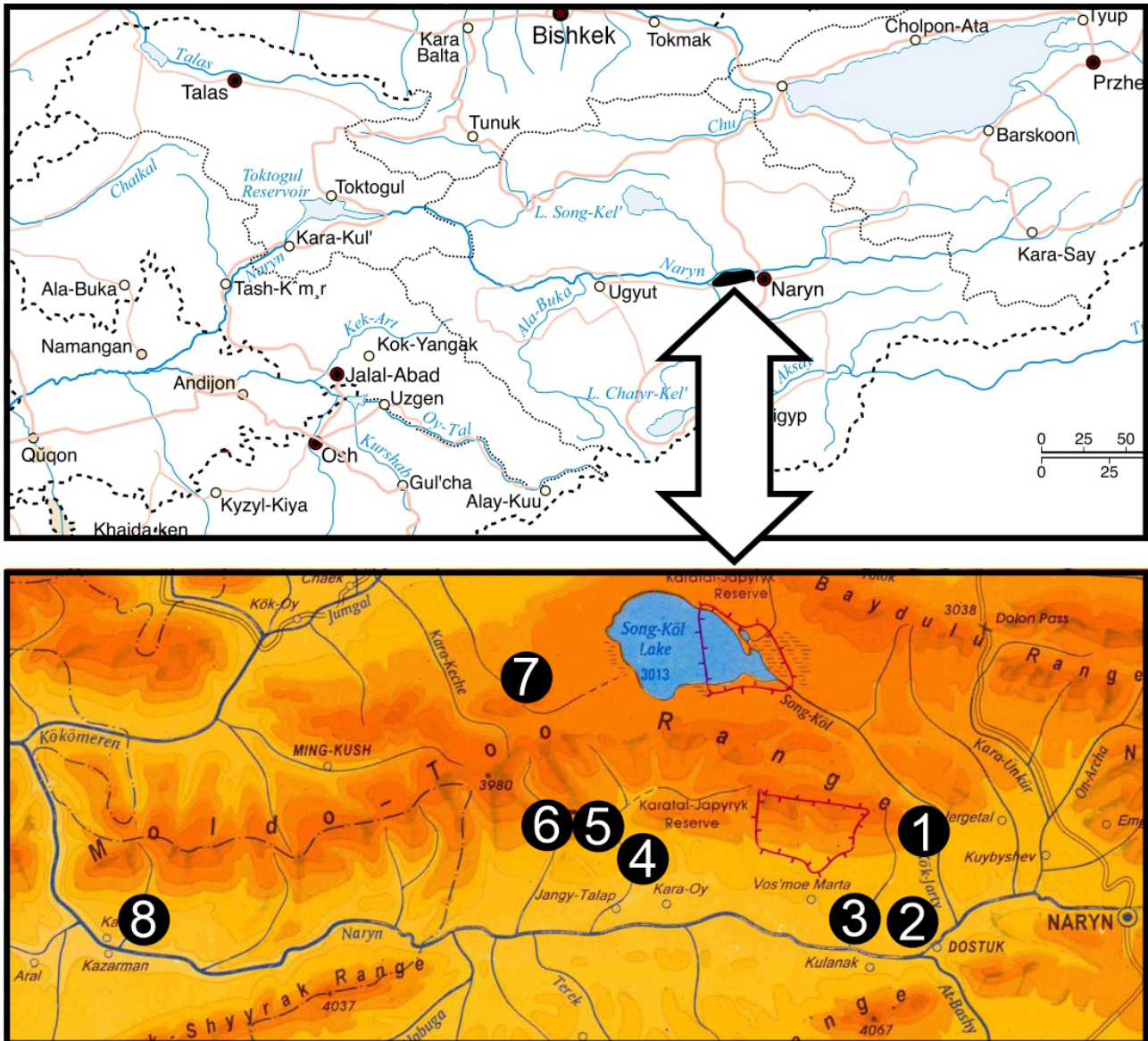


Рис. 1. Карта района исследований. Обозначения локалитетов см. в тексте.

Результаты

На хребте Молдо-Тоо отмечено 118 видов булавоусых чешуекрылых (Табл. 1). По вертикальным поясам они распределены следующим образом: 79 в низкогорье, 100 в среднегорье, 60 в высокогорье и 31 в сверхвысокогорье. Разделение по ключевым биотопам: 91 вид отмечен в степных и остепненных станциях, 105 – в сухих лугах, 57 – во влажных лугах, 14 – в осыпях, 23 – в скальниках и 18 – в зарослях кустарников.

Анализ сходства фаун вертикальных поясов (Табл. 2) показывает, что расположенные ниже фауны имеют большее сходство, чем расположенные выше. Коэффициент сходства между фаунами низкогорий и среднегорий составляет 0.750, тогда как для фаун высокогорий и сверхвысокогорий он же равен 0.500. Последнее значение является пороговым для определения фаун как сходных. Фауны

высокогорий и среднегорий различны; таким образом, по границе этих двух поясов можно провести условную грань между фаунами аллохтонного и автохтонного генезиса.

Гораздо интереснее выглядят взаимоотношения между фаунами ключевых биотопов (Табл. 3). Здесь сходство наблюдается только между степными и остепненными станциями и сухими лугами. Ввиду явной общности условий обитания такая закономерность распределения видов по ключевым биотопам ожидаема. Фауны дневных бабочек остальных ключевых биотопов хребта Молдо-Тоо несходны.

Таксономический состав фауны булавоусых чешуекрылых хребта насчитывает 9 видов *Hesperiidae*, 7 видов *Papilionidae*, 15 видов *Pieridae*, 21 вид *Nymphalidae*, 23 вида *Satyridae*, 1 вид *Riodinidae* и 42 вида *Lycaenidae*. Голубянки и предста-



Рис. 2. Ключевые биотопы. **А** – степные и остепненные станции, окрестности д. Куланак, 1800 м; **В** – сухие луга, окрестности пер. Коро-Гоо, 2500 м; **С** – влажные луга, окрестности оз. Сонг-Кель близ угольного месторождения Кара-Кече, 3200 м; **Д, Е** – осыпи, окрестности перевала Молдо-Ашуу, 2000 м (в двух ракурсах); **Ф** – скальники, перевал Кого-Гоо, 2400–2600 м; **Г** – заросли кустарников, подножие перевала Сонг-Кель-Ашуу, 15 км перед угольным месторождением Кара-Кече, 2200 м. Фото автора (**А, С–Г**), Е. Комарова (**В**).

Табл. 1. Вертикальное распределение и биотопическое размещение булавоусых чешуекрылых хребта Молдо-Тоо. I – низкогорья (до 1500 м), II – среднегорья (1500–2500 м), III – высокогорья (2500–3500 м), IV – сверхвысокогорья (выше 3500 м). 1 – степи и остепненные станции; 2 – сухие луга; 3 – влажные луга (альпийские, субальпийские); 4 – осыпи; 5 – скальники; 6 – заросли кустарников (шиповник, спирея).

№	Вид	Вертикальные пояса				Биотопы					
		I	II	III	IV	1	2	3	4	5	6
1	<i>Carcharodus alceae</i> (Esper, 1780)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
2	<i>Syrictus antonia</i> (Speyer, 1879)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
3	<i>S. staudingeri</i> (Speyer, 1879)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
4	<i>S. proteus</i> (Staudinger, 1882)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
5	<i>Spialia orbifer</i> (Hübner, 1823)	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-
6	<i>Pyrgus malvae</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	-	+	+	+	-	-	-
7	<i>P. alpinus</i> (Erschoff, 1874)	-	-	+	+	+	+	+	-	-	-
8	<i>Thymelicus lineola</i> (Ochsenheimer, 1808)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
9	<i>Hesperia comma</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-
10	<i>Papilio machaon</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
11	<i>Parnassius apollonius</i> (Eversmann, 1847)	-	+	+	-	+	+	+	-	-	-
12	<i>P. tianschanicus</i> Oberthür, 1879	-	+	+	-	-	+	+	-	+	-
13	<i>P. actius</i> (Eversmann, 1843)	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-
14	<i>Koramius delphius</i> (Eversmann, 1843)	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-
15	<i>K. infernalis</i> (Elwes, 1886)	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-
16	<i>K. davydovi</i> (Churkin, 2006)	-	+	+	-	-	+	-	-	+	-
17	<i>Colias cocandica</i> Erschoff, 1874	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-
18	<i>C. erate</i> (Esper, 1801)	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-
19	<i>C. romanovi</i> Grun-Grshimailo, 1885	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-
20	<i>C. staudingeri</i> Alphéraky, 1881	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-
21	<i>C. thisoa</i> Ménétriès, 1832	-	+	+	-	-	+	+	-	-	-
22	<i>Aporia crataegi</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	-	+	+	+	-	-	+
23	<i>Metaporia leucodice</i> (Eversmann, 1843)	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+
24	<i>Pieris brassicae</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-
25	<i>P. canidia</i> (Sparrman, 1768)	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-
26	<i>P. banghaasi</i> Sheljuzhko, 1910	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-
27	<i>P. napi</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-
28	<i>P. rapae</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-
29	<i>Pontia daplidice</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-
30	<i>P. chloridice</i> (Hübner, 1808–1813)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
31	<i>P. callidice</i> (Hübner, 1800)	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-
32	<i>Argynnis pandora</i> (Denis et Schiffermüller, 1775)	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-
33	<i>A. niobe</i> (Linnaeus, 1758)	-	+	+	-	+	+	+	-	-	-
34	<i>A. adippe</i> (Linnaeus, 1767)	-	+	+	+	+	+	+	-	-	-
35	<i>A. aglaja</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	-	+	+	+	-	-	-
36	<i>Issoria lathonia</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-

№	Вид	Вертикальные пояса				Биотопы					
		I	II	III	IV	1	2	3	4	5	6
37	<i>Brenthis hecate</i> (Denis et Schiffermüller, 1775)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
38	<i>Boloria erubescens</i> (Staudinger, 1901)	-	+	+	+	-	+	+	-	-	-
39	<i>B. generator</i> (Staudinger, 1886)	-	-	+	+	-	+	+	-	-	-
40	<i>Polygonia egea</i> (Cramer, 1775)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
41	<i>Nymphalis xanthomelas</i> (Denis et Schiffermüller, 1775)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	+
42	<i>Aglais urticae</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+
43	<i>Inachis io</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+
44	<i>Vanessa cardui</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+
45	<i>Melitaea didyma</i> (Esper, 1778)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
46	<i>M. ala</i> Staudinger, 1881	-	+	+	-	+	+	-	-	-	-
47	<i>M. fergana</i> Staudinger, 1881	-	+	+	+	+	+	+	+	-	-
48	<i>M. trivia</i> (Denis et Schiffermüller, 1775)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
49	<i>M. minerva</i> Staudinger, 1881	+	+	+	-	+	+	+	-	-	-
50	<i>M. pallas</i> Staudinger, 1886	-	+	+	-	-	+	+	-	-	-
51	<i>M. sibina</i> Alphéraky, 1881	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
52	<i>M. arduinna</i> (Esper, 1793)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
53	<i>Marginarge eversmanni</i> (Eversmann, 1847)	+	+	-	-	-	+	-	-	-	+
54	<i>Melanargia parce</i> Staudinger, 1882	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
55	<i>Chortobius pamphilus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-
56	<i>C. sunbecca</i> (Eversmann, 1843)	-	+	+	-	+	+	-	-	-	+
57	<i>Paralasa kolesnichenkoi</i> Churkin et Zhdanko, 2001	-	+	+	-	+	+	-	+	+	-
58	<i>Erebia mopsos</i> Staudinger, 1886	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-
59	<i>E. mongolica</i> Erschoff, 1888	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-
60	<i>E. radians</i> Staudinger, 1886	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-
61	<i>E. progne</i> Groum-Grshimailo, 1890	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-
62	<i>Hipparchia autonoe</i> (Esper, 1783)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
63	<i>Chazara briseis</i> (Linnaeus, 1764)	+	+	-	-	+	+	-	-	+	-
64	<i>C. enervata</i> (Staudinger, 1881)	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-
65	<i>C. kaufmanni</i> (Erschoff, 1874)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
66	<i>C. heydenreichi</i> (Lederer, 1853)	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-
67	<i>Pseudochazara turkeстана</i> (Grum-Grshimailo, 1893)	+	+	+	-	+	+	-	+	+	-
68	<i>Satyrus ferula</i> (Fabricius, 1793)	+	+	-	-	+	+	-	-	+	-
69	<i>Hyponephele interposita</i> (Erschoff, 1874)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
70	<i>H. dysdora</i> (Lederer, 1870)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
71	<i>H. laeta</i> (Staudinger, 1886)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
72	<i>H. glasunovi</i> (Grum-Grshimailo, 1893)	+	+	-	-	+	+	-	-	+	-

№	Вид	Вертикальные пояса				Биотопы					
		I	II	III	IV	1	2	3	4	5	6
73	<i>H. naricina</i> (Staudinger, 1870)	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-
74	<i>H. haberhaueri</i> (Staudinger, 1886)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
75	<i>H. naubidensis</i> (Erschoff, 1874)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
76	<i>Polycaena tamerlana</i> Staudinger, 1886	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-
77	<i>Fixsenia acaudata</i> (Staudinger, 1901)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	+
78	<i>Neolycaena carbonaria</i> (Groum-Grshimaïlo, 1890)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	+
79	<i>N. sinensis</i> (Alphéraky, 1882)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
80	<i>Callophrys rubi</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	-	-	+	-	-	-	+
81	<i>Lycaena phlaeas</i> (Linnaeus, 1761)	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+
82	<i>L. thersamon</i> (Esper, 1784)	+	+	+	-	+	+	-	-	-	-
83	<i>L. solskyi</i> (Erschoff, 1874)	-	+	+	-	+	+	+	-	-	-
84	<i>L. dispar</i> (Haworth, 1802)	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-
85	<i>L. splendens</i> (Staudinger, 1881)	-	+	+	-	+	+	+	-	-	-
86	<i>L. margelanica</i> (Staudinger, 1881)	-	-	+	+	+	+	-	-	+	+
87	<i>Athamanthia dilutior</i> (Staudinger, 1881)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
88	<i>Cupido buddhista</i> (Alphéraky, 1881)	-	+	+	+	-	+	+	-	-	-
89	<i>C. prosecusa</i> (Erschoff, 1874)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
90	<i>Celastrina argiolus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+
91	<i>Glaucopsyche alexis</i> (Poda, 1761)	+	+	-	-	-	+	+	-	-	-
92	<i>G. aeruginosa</i> (Staudinger, 1881)	-	+	+	-	+	+	-	-	-	-
93	<i>Phengaris cyanecula</i> (Eversmann, 1848)	+	+	+	-	+	+	+	-	-	-
94	<i>Plebejus idas</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
95	<i>P. argivus</i> (Staudinger, 1886)	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-
96	<i>P. rogneda</i> (Groum-Grshimaïlo, 1890)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
97	<i>P. maracandicus</i> (Erschoff, 1874)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
98	<i>Rueckbeilia fergana</i> (Staudinger, 1881)	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+
99	<i>Alpherakya sarta</i> (Alphéraky, 1881)	+	+	-	-	+	+	-	-	+	-
100	<i>Glabroculus elvira</i> (Eversmann, 1854)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
101	<i>Aricia agestis</i> (Denis et Schiffermüller, 1775)	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-
102	<i>A. artaxerxes</i> (Fabricius, 1793)	+	+	+	-	+	+	+	-	-	+
103	<i>Afarsia sieversii</i> (Christoph, 1873)	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-
104	<i>Agriades pheretiades</i> (Eversmann, 1843)	-	-	+	+	-	+	+	+	-	-
105	<i>Eumedonia eumedon</i> (Esper, 1780)	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+
106	<i>E. persephatta</i> (Alphéraky, 1881)	-	+	+	-	+	+	+	-	-	-
107	<i>Cyaniris semiargus</i> (Rottemburg, 1775)	+	+	-	-	-	+	+	-	-	-
108	<i>Polyommatus amandus</i> (Schneider, 1792)	+	+	+	-	+	+	+	-	-	-
109	<i>P. ripartii</i> (Freyer, 1830)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-
110	<i>P. damon</i> (Denis et Schiffermüller, 1775)	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-

№	Вид	Вертикальные пояса				Биотопы					
		I	II	III	IV	1	2	3	4	5	6
111	<i>P. iphigenides</i> (Staudinger, 1886)	–	+	+	+	–	+	+	–	–	–
112	<i>P. samusi</i> Korb, 2017	–	+	–	–	+	+	–	–	–	–
113	<i>P. melanius</i> (Staudinger, 1886)	–	+	+	–	+	+	–	–	–	–
114	<i>P. phyllides</i> (Staudinger, 1886)	+	+	–	–	+	+	–	–	–	–
115	<i>P. thersites</i> (Cantener, 1835)	+	+	–	–	+	+	–	–	–	–
116	<i>P. venus</i> (Staudinger, 1886)	–	–	+	+	–	–	+	–	+	–
117	<i>P. icadius</i> (Groum–Grshimailo, 1890)	+	+	+	–	+	+	+	–	–	–
118	<i>P. icarus</i> (Rottemburg, 1775)	+	+	+	–	+	+	+	–	–	–
Всего		79	100	60	31	91	105	57	14	23	18

Табл. 2. Коэффициенты сходства по Жаккару фаун булавоусых чешуекрылых вертикальных поясов хребта Молдо-Тоо. Обозначения вертикальных поясов как в Табл. 1.

Вертикальный пояс	I	II	III	IV
I	1.000			
II	0.752	1.000		
III	0.212	0.386	1.000	
IV	0.101	0.140	0.500	1.000

Табл. 3. Коэффициенты сходства по Жаккару фаун булавоусых чешуекрылых ключевых биотопов хребта Молдо-Тоо. Обозначения ключевых биотопов как в Табл. 1.

Ключевые биотопы	1	2	3	4	5	6
1	1.000	–	–	–	–	–
2	0.848	1.000	–	–	–	–
3	0.336	0.438	1.000	–	–	–
4	0.051	0.054	0.145	1.000	–	–
5	0.130	0.134	0.194	0.370	1.000	–
6	0.149	0.162	0.154	0.067	0.108	1.000

вители нимфалоидного комплекса (Nymphalidae и Satyridae; часть авторов рассматривает их как подсемейства одного семейства) представлены примерно поровну и в целом составляют более двух третей (72%) всей фауны. Оставшиеся 28% фауны приходятся на 4 семейства, из которых наибольшая доля видов принадлежит белянкам, а наименьшая – риодинидам.

Наибольшее количество видов Hesperiiidae отмечено в низкогорном (7) и среднегорном (8) поясах. В высокогорьях количество видов тол-

стоголовок резко снижается (отмечено 4 вида), в сверхвысокогорьях оно еще меньше (2 вида). Для Papilionidae отмечена обратная картина: в низкогорье отмечен всего 1 вид, в среднегорье число видов заметно увеличивается (4 вида), а наибольшего разнообразия семейство достигает в высокогорье (6 видов). В сверхвысокогорье количество видов Papilionidae вновь падает до 4.

Число видов Pieridae в низкогорье и среднегорье примерно равно (10 и 12 видов соответственно); оно постепенно снижается с увеличением

абсолютной высоты (7 видов в высокогорье и 3 – в сверхвысокогорье). Нимфалиды, как и предыдущее семейство, обнаруживают максимальное видовое разнообразие в среднегорье (20 видов); низкогорная и высокогорная фауны Nymphalidae хребта Молдо-Тоо примерно одинаковые (14 и 13 видов соответственно). Наименьшее число видов этого семейства отмечено в сверхвысокогорье (8 видов). Сатириды в низкогорье и среднегорье по количеству видов примерно равны (17 и 18 видов соответственно), в высокогорье их число заметно падает (10), в сверхвысокогорье – снижается еще больше (6 видов).

Riodinidae, представленные на хребте Молдо-Тоо всего одним видом, отсутствуют в низкогорье и среднегорье. Lysaenidae имеют наибольшее видовое разнообразие в среднегорье (38 видов); в низкогорье отмечено 30 видов этого семейства. Количество видов голубянок в высокогорье в 2 раза меньше, чем в среднегорье (19 видов); в сверхвысокогорье их количество снова снижается более чем вдвое (до 7 видов).

Обсуждение

Распределение видов *Rhopalocera* по вертикальным поясам хр. Молдо-Тоо соответствует закономерностям, обнаруженным ранее (Корб, 2014, 2019): наибольшее видовое разнообразие наблюдается в среднегорном поясе, наименьшее – в сверхвысокогорном; при этом количество видов сначала повышается в направлении снизу вверх, а после среднегорного пояса, наоборот, понижается. Данное явление характерно как для фауны булавоусых чешуекрылых в целом, так и для фаун отдельных семейств.

Описывая взаимоотношения фаун дневных бабочек ключевых биотопов хр. Молдо-Тоо, стоит отметить, что сходство между ключевыми биотопами наблюдается только для степных и остепненных стадий и сухих лугов. Такой тип распределения свидетельствует об отсутствии связей между фаунами булавоусых чешуекрылых низкогорий – среднегорий и высокогорий – сверхвысокогорий. О.Л. Крыжановский (1965) выдвигал теорию о разных источниках происхождения фаун гор Средней Азии: никогорно-среднегорная группировка фаун имеет аллохтонное происхождение, а высокогорно-сверхвысокогорная – автохтонное. Отсутствие связей между этими группировками в нашем случае говорит в пользу данной теории.

Следует отметить, что индекс сходства фаун *Rhopalocera* высокогорий и сверхвысокогорий хр. Молдо-Тоо находится на пограничном значении между сходством и несходством (0.500). В горных хребтах Северного Тянь-Шаня сходство между высокогорными и сверхвысокогорными фаунами дневных бабочек весьма высоко; минимальное значение коэффициента сходства обнаружено

для Киргизского хр. (0.540), максимальное – для хр. Заилийский Алатау (0.810) (Корб, 2012). В горах Юго-Западного Памира индекс сходства фаун булавоусых чешуекрылых высокогорий и сверхвысокогорий находится в пределах 0.561–0.612 (Корб, 2016). Вероятно, высокое сходство фаун *Rhopalocera* высокогорий и сверхвысокогорий Северного Тянь-Шаня объясняется более сильным влиянием аллохтонных процессов на генезис фауны данной территории, поскольку она находится в начале миграционного коридора Южная Сибирь – Средняя Азия. Тем же самым можно объяснить и средние значения коэффициентов сходства фаун дневных бабочек высокогорий и сверхвысокогорий Юго-Западного Памира: они находятся примерно в середине миграционного коридора между горными поднятиями Средней Азии и Гималаев. Очевидно, что отдаленное положение хребтов Внутреннего Тянь-Шаня (хр. Молдо-Тоо) от отмеченных миграционных коридоров повышает роль автохтонных процессов в их фауногенезе.

Значение хр. Молдо-Тоо как части Нарынского аридного рефугиума состояло не только в автохтонном формогенезе законсервированных предковых форм (приведем, например, к образованию эндемика этого горного хребта, парусника *Koramius davydovi*), но и в консервации на его территории пустынных и полупустынных видов. В частности, из дневных бабочек можно отметить *Hyponphele naricina*, *Cupido prosecusa* и *Glabroculus elvira*.

Современная картина вертикального распределения булавоусых чешуекрылых на хр. Молдо-Тоо (наибольшее видовое богатство голубянок, нимфалид и сатирид в среднегорье и низкогорье; постепенное уменьшение видового богатства семейств в более высоких вертикальных поясах) предположительно связана с увеличением гумидности местообитаний при увеличении абсолютной высоты.

Благодарности

Автор сердечно признателен коллегам, участвовавшим в экспедиционной работе: А.А. Шапошникову (Подольск), А.Г. Белику (Саратов), А.Н. Самусю (Волгоград), Е.В. Комарову (Волгоград), О.П. Комаровой (Волгоград). Автор также благодарен Г.А. Ануфриеву (Нижний Новгород) и Ю.Ю. Щеткину (Таганрог) за формирование интереса к проблеме изучения вертикального распределения насекомых-фитофагов на территории горной Средней Азии и за те бесценные знания, которые автору удалось почерпнуть в ходе общения с ними. Кроме того, выражаю глубокую благодарность кураторам коллекций чешуекрылых, предоставившим доступ к ним: А.В. Свиридову (Зоологический музей МГУ), С.Ю. Синёву и А.Л. Львовскому (Зоологический институт РАН), А.Г. Татарину и О.И. Кулаковой (Институт био-

логии Коми НЦ УрО РАН), Я. Куллбергу и Л. Кайле (J. Kullberg, L. Kaila, Finnish Natural History Museum), В. Маю (W. Mey) (Museum für Naturkunde).

ORCID

С.К. Корб  [0000-0002-1120-424X](https://orcid.org/0000-0002-1120-424X)

Список литературы

- Городков, К.Б., 1984. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР. В: Городков, К.Б. (ред.), *Ареалы насекомых европейской части СССР. Карты 179–221*. Наука, Ленинград, СССР, 3–20.
- Грибков, А.В., Пожидаева, Л.В., Кузменкин, Д.В., Щур, А.В., 2017. Полевой определитель ключевых биотопов и объектов, подлежащих сохранению при освоении лесосек на территории Республики Алтай. Всемирный фонд дикой природы, Красноярск, Россия, 54 с.
- Жданко, А.Б., 1979. Вертикальное распределение дневных бабочек (Lepidoptera, Rhopalocera) Заилийского Алатау. *Новости энтомологии Казахстана*. Алма-Ата, СССР, 79–84.
- Жданко, А.Б., 1983. Вертикальное распределение дневных бабочек (Lepidoptera, Papilionoidea) в горах Северного Тянь-Шаня и Южного Алтая. *Энтомологическое обозрение* **62** (4), 716–727.
- Зими́на, Р.П., 1964. Закономерности вертикального распространения млекопитающих. Наука, Москва, СССР, 158 с.
- Корб, С.К., 1994. Вертикальное распределение булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) на Киргизском хребте. *Зоологический журнал* **73** (7, 8), 123–129.
- Корб, С.К., 2000. Очерк фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Северного Тянь-Шаня. *Зоологический журнал* **79** (7), 824–832.
- Корб, С.К., 2010. Булавоусые чешуекрылые (Lepidoptera, Rhopalocera) Суусамырской долины (Кыргызстан): обзор фауны с описанием двух новых видов. *Алтайский зоологический журнал* **2009** (3), 31–42.
- Корб, С.К., 2012. Зоогеографический анализ поясной структуры фауны булавоусых чешуекрылых Северного Тянь-Шаня (Lepidoptera: Rhopalocera) и вопросы генезиса фауны Центральной Азии. *Кавказский энтомологический бюллетень* **8** (2), 283–296.
- Корб, С.К., 2015. Вертикальное распределение булавоусых чешуекрылых на хребте Терской Ала-Тоо (Северный Тянь-Шань) (Lepidoptera, Papilionoformes). *Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича* **14**, 255–266.
- Корб, С.К., 2016. Сравнительный анализ вертикального распределения булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) в горах Юго-Западного Памира (Таджикистан). *Кавказский энтомологический бюллетень* **12** (2), 289–296.
- Корб, С.К., 2019. Закономерности вертикального распределения булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) Средней Азии. *Кавказский энтомологический бюллетень* **15** (1), 187–202.
- Крыжановский, О.Л., 1965. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии. Наука, Москва – Ленинград, СССР, 419 с.
- Песенко, Ю.А., 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. Наука, Москва, СССР, 288 с.
- Семенов, П.П., 1858. Первая поездка на Тянь-Шань или Небесный хребет до верховья системы р. Яксарта или Сыр-Дарьи в 1857 году. *Вестник Императорского Русского Географического общества* **23**, 1–25.
- Korb, S.K., 2018. Butterfly fauna of Dzhumgal-Too mountain ridge in Kyrgyzstan (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea). *Acta Biologica Sibirica* **4** (2), 53–60.
- Korb, S.K., Bolshakov, L.V., 2016. A systematic catalogue of butterflies of the former Soviet Union (Armenia, Azerbaijan, Belarus, Estonia, Georgia, Kyrgyzstan, Kazakhstan, Latvia, Lithuania, Moldova, Russia, Tajikistan, Turkmenistan, Ukraine, Uzbekistan) with special account to their type specimens (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea). *Zootaxa* **4160**, 1–324.

Article

Butterflies (Lepidoptera: Hesperioidea and Papilionoidea) of the Moldo-Too Range (Inner Tien-Shan): faunistic analysis and vertical distribution

Stanislav K. Korb 

Russian Entomological Society, Nizhny Novgorod Branch, PO Box 97, Nizhny Novgorod, 603009 Russia

stanislavkorb@list.ru

Abstract. Data on the fauna and vertical distribution of butterflies of the Moldo-Too Mountain Range (Inner Tien Shan) are presented. The material for research was collected during 12 summer seasons at 9 points of the ridge. The fauna of this mountainous region includes 118 species of Rhopalocera: 9 species of Hesperidae, 7 species of Papilionidae, 15 species of Pieridae, 21 species of Nymphalidae, 23 species of Satyridae, 1 species of Riodinidae and 42 species of Lycaenidae. The vertical distribution of this fauna on the Moldo-Too Range is as follows: 79 species in low mountains, 100 species in middle mountains, 60 species in high mountains and 31 species in ultrahigh mountains. The distribution of this fauna on the key habitats is as follows: 91 species in steppes, 105 species in dry meadows, 57 species in wet meadows, 14 species in screes, 23 species in rocks and rocky places and 18 species in the bushes. It is shown that the faunas of the low and middle mountains, high and ultrahigh mountains are similar, and that the faunas of two of the six key biotopes (steppes and dry meadows) are similar; possible causes of this similarity are discussed.

Keywords: butterflies, fauna, Central Asia, Kyrgyzstan.

Corrigendum

Влияние факторов среды на межгодовые изменения макрозообентоса пойменных озер

А.А. Прокин, Д.Г. Селезнев, А.И. Цветков

Трансформация экосистем 2021, **4** (2), 65–77

В статье обнаружена ошибка в формуле.

В разделе «Материалы и методы», с. 67, формулу:

$$C_s = \frac{2 \cdot (C_n + C_f)}{2 \cdot k + n \cdot (n - 1)}$$

следует читать:

$$C_s = \frac{2 \cdot k \cdot (C_f + 1)}{2 \cdot k + n \cdot (n - 1)}$$

Правила для авторов

1. Общие требования к содержанию статей.

1.1. К публикации в журнале принимаются статьи, представляющие результаты оригинальных научных исследований, заметки, сообщения, а также библиографические обзоры и рецензии на новейшие отечественные и зарубежные исследования по проблемам естественных и антропогенных изменений в экосистемах, фундаментальным и прикладным аспектам экологии и оценке экологического состояния пресноводных, морских и наземных экосистем.

1.2. Журнал печатает только оригинальные научные работы, ранее нигде не публиковавшиеся и не содержащие некорректных или чрезмерных заимствований.

1.3. Присылаемые материалы должны соответствовать тематике журнала, представленной следующими направлениями:

03.02.08 – Экология

03.02.14 – Биологические ресурсы

1.4. Присылаемые материалы должны отличаться научной новизной и фундаментальностью.

1.5. Рукописи, которые не соответствуют тематике журнала или подготовлены без учета требований журнала по их оформлению, не рассматриваются на предмет публикации.

2. Общие требования к оформлению статей.

2.1. Подача материалов для публикации в журнале осуществляется в электронной форме. Авторы предоставляют в редакцию журнала на электронный адрес ecosyst.trans@gmail.com следующие материалы:

а) Файл с текстом статьи в форматах .doc, .docx, .rtf.

б) Иллюстративный материал с разрешением не менее 300 dpi для фотографий и 600 dpi для векторных рисунков. Рекомендуемые форматы изображений: .tif (LZW compression) либо .jpg высокого качества для фотографий, .jpg высокого качества или .png для графиков, схем и рисунков. Формат иллюстраций должен соответствовать печатной области журнала. Горизонтальное измерение должно составлять 90 мм (для печати на одну полосу) или 190 мм (для печати на всю ширину листа). Вертикальное измерение – не более 280 мм. Иллюстрации могут даваться как по отдельности, так и скомпонованными в таблицы. Названия файлов с иллюстрациями должны включать номера рисунков и, по желанию автора, уточняющие пометки (fig1.tif; fig 1 Карта.tif). Иллюстрации публикуются в цветном виде в электронной версии журнала и в черно-белом – в печатной. Количество иллюстраций на одну статью специально не регламентируется, однако Редакция оставляет за собой право отклонить материал, имеющий несоразмерно большой объем иллюстраций. В случае необходимости приведения обширного иллюстративного материала он может быть опубликован в виде онлайн-приложения к статье.

в) Таблицы в форматах .doc, .docx, .xls, .xlsx. Названия файлов должны включать номера таблиц (table1.doc). Размеры таблиц должны соответствовать печатной области журнала. Таблицы большего формата могут быть опубликованы в виде онлайн-приложения.

г) Дополнительные материалы к статье (фотографии высокого разрешения, дополнительный иллюстративный материал, видеофайлы, крупные таблицы, базы данных и пр.) могут быть опубликованы на сайте журнала в виде приложений к работе. Приложения ко всем статьям публикуются в открытом доступе.

е) Отсканированная копия заполненного лицензионного договора.

Файлы, инфицированные вирусами, не обрабатываются и не принимаются к опубликованию.

В случае, если получение рукописи не было подтверждено Редакцией в течение трех дней, необходимо повторить отправку рукописи по адресу: aeschna@yandex.ru.

2.2. В исключительных случаях возможна подача материалов в бумажном виде: при личном предоставлении в редакцию либо по почте.

2.3. Объем рукописей не должен превышать 2 авторских листов (80 000 знаков с пробелами). Рекомендуемый объем предоставляемой к публикации статьи – 1 авторский лист (40 000 знаков с пробелами).

2.4. Параметры страницы: 210 x 297 мм (формат А4), ориентация книжная. Поля страницы – все по 20 мм. Шрифт обычный, Times New Roman. Размер шрифта: 12 пунктов в основном тексте, 10 пунктов в сносках. Междустрочный интервал: полуторный. Текст без автоматической расстановки переносов. Название статьи: полужирным шрифтом по центру страницы.

2.5. Текст рукописи предоставляется в виде единого файла. Рукопись условно делится на три блока: первый – включает УДК, информацию об авторе, аннотацию, ключевые слова, текст статьи, список использованной литературы; второй – полностью на английском, включает сведения об авторе, аннотацию (необязательно), ключевые слова (необязательно), список использованной литературы (References); третий – подписи к иллюстрациям и таблицам, примечания для переводчика и прочую техническую информацию. Каждый блок начинается с новой страницы.

2.6. При использовании таксономических названий авторы должны руководствоваться требованиями кодексов биологической номенклатуры. Названия таксонов родового и видового уровня приводятся курсивом (*Tanychora petiolata* Townes, 1973; *B. bufo* L., 1758). Названия ранга семейства и выше курсивом не выделяются.

2.7. В тексте статьи сокращения (кроме стандартных) в случае необходимости их использования поясняют при первом упоминании. Применяется международная система единиц измерения СИ.

2.8. Десятичным разделителем служит точка (3.1415). Разделителем групп разрядов (используется по желанию автора) служит неразрывный пробел (Ctrl+Shift+Space: 101 325). При указании диапазонов значений числа разделяются знаком тире (не путать с дефисом и минусом!) без пробелов (13–21).

2.9. Не следует использовать знаки пробела или табуляции для выделения новой строки (для этого используются настройки абзаца и ползунки на верхней линейке в MS Word). Также не следует пользоваться пробелом для создания разреженного шрифта (используйте настройку Шрифт-Дополнительно-Интервал). Для вставки новой страницы следует использовать команду Вставка-Разрыв страницы.

3. Структура и правила оформления русскоязычного блока.

3.1. УДК

3.2. Название статьи.

3.3. Информация об авторах статьи: ФИО автора – полностью, ученая степень (если имеется), ученое звание (если имеется), должность, место работы/учебы (полностью, с указанием адреса организации), ORCID. Один из авторов устанавливается ответственным за переписку (corresponding author), для него необходимо указать действительный адрес электронной почты.

3.4. Аннотация объемом 400–800 печатных знаков должна быть информативной и содержательной (т.е. максимально точно отражать содержание статьи, ее структуру и выводы). Следует избегать в аннотации элементов анонса содержания работы, заменяя их на изложение результатов работы в сжатом виде. Например, фраза «Проведен фаунистический анализ зоопланктона Дургунского водохранилища» не несет в себе результатов работы, а лишь отсылает читателя к тексту статьи. Такую формулировку следует заменить на более информативную: «В ходе фаунистического анализа зоопланктона Дургунского водохранилища на разных участках было выявлено от 11 до 26 видов беспозвоночных, преимущественно Rotifera и Cladocera». Подробнее об основах составления эффективных аннотаций можно прочитать в соответствующих статьях, например:

<https://www.aje.com/arc/make-great-first-impression-6-tips-writing-strong-abstract/>

<https://www.wiley.com/network/researchers/preparing-your-article/how-to-write-a-scientific-abstract>

3.5. Ключевые слова (8–10 слов). Ключевые слова не должны повторять слов, указанных в названии работы.

3.6. Текст статьи. Рекомендуется структурировать статью по принципу IMRaD (Introduction, Methods, Results and Discussion):

а) введение;

- b) материал и методы;
- c) основная часть (результаты);
- d) выводы (обсуждение результатов).

3.7. Благодарности. Благодарности людям и организациям, внесшим интеллектуальный, организационный и иной нематериальный вклад в подготовку работы.

3.8. Финансирование. Ссылки на источники финансирования (гранты, фонды, госпрограммы).

3.9. Список литературы.

4. Правила оформления внутритекстовых ссылок.

4.1. Внутритекстовые ссылки оформляются в соответствии с **Harvard reference style 2**.

4.2. Внутритекстовые ссылки берутся в круглые скобки. В них указывается:

- a) для статей с одним автором – (фамилия автора, год);
- b) с двумя авторами – (фамилии авторов через «и»/«and», год);
- c) с тремя и более авторами – (фамилия первого автора и др./et al., год).

Примеры: (Иванов, 2017); (Иванов и Петров, 2017); (Иванов и др., 2017); (Johnson et al., 2017); ...согласно Иванову (2017)...

4.3. При цитировании более одной статьи в одном блоке:

- a) ссылки разделяются точкой с запятой (Иванов, 2017; Петров, 2017);
- b) при указании нескольких работ одного автора его фамилия не повторяется, а годы издания перечисляются через запятую. При наличии в списке работ одного автора, выпущенных в одном году, они снабжаются буквенными индексами: a, b, c и т.д.;
- c) упорядочивание ссылок внутри блока соответствует таковому в списке литературы: сначала – по фамилии автора (русскоязычные спереди), потом – по году издания.

Примеры: (Иванов, 1991, 1992a, b, 2017; Иванов и Петров, 1992; Иванов и др., 2017a, b; Петров 1991, 1992; Johnson et al., 2017).

5. Правила оформления списка литературы.

5.1. Список литературы оформляется в соответствии с **Harvard reference style 2**.

5.2. Список литературы должен полностью соответствовать внутритекстовым ссылкам.

5.3. Список группируется по алфавиту, в начале – источники на языках с кириллической письменностью (русский, украинский, белорусский и т.д.), затем – на иностранных языках (ссылки на работы на языках с нелатинской письменностью даются в английской транслитерации). Вначале список упорядочивается по фамилиям первых авторов, потом – по фамилиям соавторов, затем – по году издания. При цитировании двух и более работ, опубликованных одним авторским коллективом в один год, они снабжаются буквенными индексами (2017a, 2017b и т.д.).

5.4. При наличии в списке работы, опубликованной на русском и иностранном языках, в русскоязычном блоке приводится ссылка на русскоязычную публикацию.

5.5. При расхождении между электронной и печатной версией цитируемой публикации (могут отличаться диапазоны страниц и год издания) приоритет следует отдавать печатной версии.

5.6. При указании ссылок на электронные ресурсы (URL) указывается дата обращения к электронному ресурсу (accessed: 25.11.2017).

5.7. Для оформления списков литературы Редакция рекомендует авторам использовать специализированные расширения для текстовых редакторов (например, Zotero). Во избежание некорректного

отображения ссылок на других устройствах перед подачей рукописи в печать необходимо удалить метаданные, встраиваемые программой в текст (команда Remove field codes).

5.8. Правила составления библиографических описаний.

5.8.1. Общие правила оформления.

а) В списке литературы приводится перечень авторов с указанием фамилий и инициалов. Для работ, имеющих не более семи авторов, приводится их полный перечень; в случае большего количества авторов цитируемой работы приводятся только первые пять имен с последующим «и др.» (“et al.”). Список авторов разделяется запятыми. Инициалы отделяются запятой (Иванов, И.И., Петров, П.П., Сидоров, С.С.);

б) Год публикации указывается после списка авторов, отделяется от списка авторов запятой;

с) Названия журналов приводятся полностью, без сокращений;

д) При наличии, в конце ссылки указывается DOI. DOI оформляется в виде URL (с добавлением префикса <https://doi.org/> перед кодом DOI).

5.8.2. Порядок библиографического описания статей из периодики:

ФИО автора (авторов), Год издания. Название статьи. *Название журнала (полностью, курсивом)* **Том** (номер), Диапазон страниц. DOI.

Гагарин, В.Г., Гусаков, В.А., 2013. Два вида дорилаймид (Nematoda, Dorylaimida) из водоемов Вьетнама. *Биология внутренних вод* **3**, 9–16. <https://doi.org/10.7868/S0320965213030054>.

Nardoto, G.B., Silva, S., Kendall, C., Ehleringer, J.R., Chesson, L.A. et al., 2006. Geographical patterns of human diet derived from stable-isotope analysis of fingernails. *American Journal of Physical Anthropology* **131** (1), 137–146. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20409>

5.8.3. Порядок описания книг:

ФИО автора (авторов), Год издания. Название книги. Издательство, Место публикации, Общее количество страниц.

Hodek, I., Emden, van, H.F., Honěk, A., 2012. Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae). John Wiley & Sons, Chichester, UK, 600 p.

5.8.4. Порядок описания главы из книги:

ФИО автора (авторов), Год издания. Название главы. В: Редактор (ред.), *Название книги (курсивом)*. Издательство, Место публикации, Диапазон страниц. DOI.

Canard, M., 2001. Natural food and feeding habits of lacewings. In: McEven, P., New, T.R., Whittington, A.E. (eds.), *Lacewings in the crop environment*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 116–123.

5.8.5. Порядок описания тезисов конференций:

ФИО автора (авторов), Год издания. Название статьи. *Тезисы докладов конференции... (полностью, курсивом)*. Место проведения, Диапазон страниц. DOI.

Муравьева, А.П., 2011. Развитие экологического сознания. *Тезисы докладов XVIII научно-практической конференции Гуманитарно-Экологического Института «Экология. Человек. Общество.»*. Киев, Украина, 4–5.

5.8.6. Порядок оформления описания диссертаций и авторефератов:

ФИО автора, Год издания. Название. *Диссертация (автореферат диссертации) на соискание ученой степени ... (полностью, курсивом)*. Место публикации, Общее количество страниц. URL.

Николин, О.А., 2008. Третий в водных экосистемах уральского региона. *Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Екатеринбург, Россия, 21 с.

5.9. Ссылки на законодательные акты, ГОСТы, отчеты организаций без указания авторства, инструкции к приборам и программному обеспечению, равно как и на анонимные ресурсы в сети Интернет

(GenBank, Росгидромет, Google Maps и т.д.) не следует выносить в список литературы. Ссылки на них необходимо давать непосредственно в тексте работы или в подстрочных сносках.

6. Структура и правила оформления англоязычного блока.

6.1. Название статьи на английском языке.

6.2. Информация об авторах статьи (аналогично информации в русскоязычном блоке). ФИО автора указываются полностью, транслитерацией (для автоматической транслитерации рекомендуется пользоваться сайтом <http://translit.net/>; необходимо настроить стандарт LC в центральном меню сайта, раздел «Варианты...»). Следует избегать различных вариантов транслитерации фамилии авторов в разных изданиях!

6.3. Аннотация и ключевые слова – перевод соответствующих разделов из русскоязычного блока. Во избежание ошибок, авторам рекомендуется составить эти разделы самостоятельно. В противном случае это делает профессиональный переводчик издания.

6.4. References (список литературы).

7. Правила оформления раздела References.

7.1. Состав списка публикаций полностью идентичен списку литературы на русском языке.

7.2. Список группируется по алфавиту. Фамилии авторов русскоязычных работ даются в английской транслитерации и упорядочиваются наравне с иностранными.

7.3. При наличии в списке работы, опубликованной на русском и английском языках, в англоязычном блоке приводится ссылка на англоязычную публикацию.

7.4. Порядок оформления ссылок аналогичен таковому в русскоязычном списке литературы.

7.5. При цитировании русскоязычных работ, не имеющих переводных английских версий, название работы дается в английской транслитерации и дублируется переводом названия на английский в квадратных скобках (Biosfera i Noosfera [Biosphere and Noosphere]). Аналогичным образом оформляются русскоязычные названия журналов (Ekologiya cheloveka [Human Ecology]). Названия издательств приводятся в английской транслитерации без указания перевода (Nauka). В конце ссылки, перед указанием DOI, в скобках добавляется информация о языке оригинала (In Russian).

Chebotina, M.Y., Nikolin, O.A., 2004. Tritii v vozduшной среде i osadkakh raiona Beloiarskoi AES na Urals [Tritium in air and precipitation in the environment of Beloyarsk NPP, Urals]. *Ural'skii geofizicheskii Vestnik [Urals Geophysical Bulletin]* 1 (6), 107–111. (In Russian).

Bashirova, R.M., Maksimov, G.G., Akhmetova, L.A., 2009. Osnovy ekotoksikologii [Basics of Ecotoxicology]. Bashkir State University, Ufa, Russia, 120 p. (In Russian).

8. Дополнительная информация.

8.1. В конце рукописи приводится список подписей к иллюстрациям и объяснения к таблицам. Примеры оформления:

Рис. 1. Скелет полевки *Microtus arvalis*: **A** – череп; **B** – грудной отдел; **C** – конечности.

Таблица 1. Суточная активность полевки *Microtus arvalis*.

8.2. Примечания для переводчика. Рекомендуется дать перевод сложных или малоизвестных названий и терминов.

CONTENTS

<i>Stepanyan L.G., Ghukasyan E.Kh.</i> Nutrient enrichment and its effect on the phytoplankton community of Hrazdan River in the Yerevan District, Republic of Armenia	3
<i>Gvozdareva M.A.</i> Quantitative indicators and trophic structure of zooplankton in different types of shallow water zone in Meshinsky Bay (Kuibyshev Reservoir)	13
<i>Malin M.I., Zhdanova S.M., Kosolapov D.B., Malina I.P., Kosolapova N.G., Sabitova R.Z., Krylov A.V.</i> Unusual vertical distribution of zooplankton and fish in the pelagic zone of Lake Sevan during summer stratification	27
<i>Strelnikova A.P., Berezina N.A.</i> Diversity of food spectra of vendace in the water bodies of Eurasia	42
<i>Korb S.K.</i> Butterflies (Lepidoptera: Hesperioidea and Papilionoidea) of the Moldo-Too Range (Inner Tien-Shan): faunistic analysis and vertical distribution	57
Corrigendum	68
Instructions for authors	69

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Степанян Л.Г., Гукасян Э.Х.</i> Обогащение биогенными веществами и его влияние на сообщество фитопланктона р. Раздан на территории г. Ереван, Республика Армения	77
<i>Гвоздарева М.А.</i> Количественные показатели и трофическая структура зоопланктона разнотипных участков мелководной зоны Мешинского залива Куйбышевского водохранилища	87
<i>Малин М.И., Жданова С.М., Косолапов Д.Б., Малина И.П., Косолапова Н.Г., Сабитова Р.З., Крылов А.В.</i> Нетипичное вертикальное распределение зоопланктона и рыб в пелагиали оз. Севан в период летней стратификации	100
<i>Стрельникова А.П., Березина Н.А.</i> Разнообразие пищевого спектра ряпушки в водоемах Евразии	115
<i>Корб С.К. Е.А.</i> Булавоусые чешуекрылые (Lepidoptera, Hesperioidea et Papilionoidea) хребта Молдо-Тоо (Внутренний Тянь-Шань): фаунистический анализ и вертикальное распределение	130
Corrigendum	141
Правила для авторов	142
Contents / Содержание	147

Цена свободная

Подписано в печать 19.08.2021. Формат 60x90 1/8. Усл. печ. л. 18.50.

Тираж 60 экз. Заказ № 21103.

Выход в свет 14.09.2021

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