

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ АВТОНОМНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«КАЗАНСКИЙ (ПРИВОЛЖСКИЙ) ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

На правах рукописи

Ибрагимова Айсылу Гумеровна

ТАФОЦЕНОЗЫ CLADOCERA (BRANCHIOPODA, CRUSTACEA)
ГЛЯЦИОГЕННЫХ ОЗЁР ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

03.02.10 – Гидробиология (Биологические науки)

Диссертация на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук, доцент
Фролова Лариса Александровна

Казань – 2020 г.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	12
1.1. Роль евразийского ледяного щита в формировании современного рельефа и озёрности Европейской части России.....	12
1.2. Тафоценозы Cladocera озёр в палеореконструкциях.....	14
1.3. Видовое разнообразие, географическое распространение и экология Cladocera.....	20
1.4. Эфиппиумы Cladocera в трактовке меняющихся условий среды.....	23
Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	27
2.1. Полевые работы и лабораторная обработка проб.....	27
2.2. Статистическая обработка результатов исследования и их анализ.....	31
Глава 3. РЕГИОН ИССЛЕДОВАНИЯ.....	34
3.1. Большеземельская тундра.....	35
3.2. Фенноскандия (Кольско-Карельская провинция).....	38
3.3. Центральная часть Восточно-Европейской равнины.....	49
Глава 4. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ.....	54
4.1. Тафоценозы Cladocera ряда озёр Европейской части России.....	54
4.2. Сравнительный анализ исследованных тафоценозов Cladocera.....	101
4.3. Особенности изменений в составе тафоценозов Cladocera, отмеченные на территории Западной Европы и Европейской части России.....	110
4.4. Влияние содержания органического вещества на распределение Cladocera в озёрах Кольско-Карельской провинции.....	114
4.5. Эколого-фаунистическая характеристика доминантов и редких видов Cladocera исследованных озёр.....	117
4.6. Анализ Cladocera донных отложений как дополнение стандартного гидробиологического анализа.....	132
4.7. Идентификация эфиппиумов <i>Ceriodaphnia</i> spp.....	135
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	142

ВЫВОДЫ.....	143
СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ.....	145
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	151
ПРИЛОЖЕНИЕ 1. СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ.....	1
ПРИЛОЖЕНИЕ 2. СПИСОК СОВРЕМЕННЫХ ОБРАЗЦОВ ИЗ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ, ИСПОЛЬЗОВАННЫХ В ИССЛЕДОВАНИИ ЭФИППИУМОВ <i>CERIODAPHNIA</i> SPP.....	2
ПРИЛОЖЕНИЕ 3. АТЛАС МИКРОФОТОГРАФИЙ ЭФИППИУМОВ <i>CERIODAPHNIA</i> SPP.....	4

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования и степень ее разработанности.

Проблема изменения климата приобретает особую актуальность для человечества ввиду реальной угрозы не только для экономики, но и для жизни и благополучия населения, биологического разнообразия и глобального экологического равновесия (Макаров, 2013). «Многолетние инструментальные наблюдения фиксируют повышение средних годовых температур в последние 100 лет, повышение уровня мирового океана, протайку многолетнемерзлых пород, увеличение концентрации парниковых газов, что свидетельствует о глобальном потеплении (Демежко, 2001; Макаров, 2013; Nazarova et al., 2013)» (Фролова и др., 2018). «В результате изменения климата происходят изменения в потоках энергии и трансформации веществ в водных экосистемах, интенсифицируются биологические процессы, повышается трофность водоемов и увеличивается вероятность инвазий новых видов гидробионтов из более южных регионов (Дгебуадзе, 2002; Кашулин и др., 2013)» (Фролова и др., 2015; Ибрагимова, 2018). «Для понимания современной природной обстановки важно иметь представление о ее динамике прежде всего в голоцене (последние 11-12 тыс. лет), так как именно в это время формировались окончательные черты рельефа и гидрографической сети, фауны и флоры (Голубева, 2010)» (Ибрагимова, 2018). В настоящее время проводятся разнообразные исследования, направленные на поиск аналогов современной ситуации развития климата в прошлом, а также составляются климатические модели, благодаря которым будут выявлены тренды развития климата в будущем (Rukhovets, Filatov, 2010; Фролова и др., 2018). Создание достоверных климатических моделей требует анализа изменений природных и климатических обстановок в прошлом, а также постоянного пополнения и обновления базы данных региональных экологических реконструкций (Solovieva et al., 2005; Назарова, 2011; Frolova et al., 2014; Hoff et al., 2015).

Актуальность диссертации обусловлена недостаточной изученностью истории развития пресноводных экосистем региона исследования и

необходимостью установления закономерностей природно-климатических изменений в прошлом. «Повышенная заинтересованность в проведении данных исследований обусловлена тревогой за будущее континентальных водоемов в связи с нарастающим антропогенным воздействием, связанным в некоторых случаях с разведкой, добычей и транспортировкой угля, нефти и газа (Большеземельская тундра), а в других — с застройкой обширных территорий, повышенной рекреационной активностью, интенсивным рыбозабором (Карельский перешеек, Восточно-Европейская равнина)» (Ибрагимова, 2018). Анализ остатков Cladocera донных отложений представляет собой особый интерес для реконструкции биоты озер прошлого и анализа биотической адаптации гидробионтов к антропогенным воздействиям (Rautio, 2001).

Гляциокомплексы северо-восточной окраины Европейской части России (Большеземельская тундра) образовались раньше, чем краевые образования Скандинавского ледникового покрова и формировались в среднем неоплейстоцене (Svendsen et al., 1999; Субетто, 2009). Географическое положение и климатические условия определили ход дегляциации в конкретных регионах, в связи с чем разные регионы в разной степени испытывали влияние ледниковых вод. В формировании и изменении тафоценозов Cladocera исследованных озер прослеживаются закономерности, которые могут применяться для интерпретации эколого-климатических условий прошлого региона, что, в свою очередь, необходимо для создания достоверных глобальных климатических моделей.

Цель работы: изучить состав тафоценозов Cladocera донных отложений ряда гляциогенных озёр Европейской части России и выявить особенности их изменений в голоцене.

Задачи:

1. Изучить состав сообществ ветвистоусых ракообразных в донных отложениях 11 гляциогенных озёр Европейской Части РФ и провести анализ изменения состава тафоценозов Cladocera изученных озер в голоцене;

2. Выделить доминирующие таксоны Cladocera в тафоценозах донных отложений исследованных гляциогенных озёр Европейской Части РФ и проследить их смену в голоцене;
3. Выявить общие тенденции в изменении тафоценозов Cladocera региона в голоцене;
4. Проанализировать зависимость численностей отдельных таксонов Cladocera от содержания органического вещества на разных этапах существования озёр;
5. Изучить особенности морфологии эфиппиумов европейских видов рода *Ceriodaphnia* spp. с целью демонстрации возможности их определения до вида по эфиппиумам, сохраняющимся в донных отложениях.

Научная новизна. Изменения в составе тафоценозов Cladocera Европейской части России в период позднего неоплейстоцена - голоцена изучены недостаточно полно. Анализ Cladocera донных отложений ранее применялся для исследования отдельных озёр Европейской части России, однако по большей части такие исследования проводились в рамках комплексного зоологического анализа, без специальных попыток описания целостной картины. Тафоценозы Cladocera донных отложений большинства озёр, выбранных в качестве объектов исследования, ранее не были изучены. Более того, многолетний гидробиологический экологический мониторинг проводился только на оз. Плещеево и на озёрах Харбейской системы, данные о зоопланктонном сообществе других озёр либо отсутствуют, либо отрывочны (оз. Гахкозеро).

В рамках проведенных исследований установлен состав тафоценоза Cladocera донных отложений ряда гляциогенных озёр Европейской части России и проведен анализ его изменений в голоцене, в ряде случаев – в позднем неоплейстоцене. Дополнена имеющаяся информация об экологии и географии отдельных видов, например, впервые на территории России обнаружены остатки редкого вида, ледникового реликта – *Rhynchotalona latens*. Проведён сравнительный анализ данных многолетнего экологического мониторинга по зоопланктону оз. Плещеево с составом тафоценоза Cladocera донных отложений. Данные о современном зоопланктоне оз. Гахкозеро сопоставлены с результатами

кладоцерного анализа донных отложений. Впервые описаны общие тенденции изменения состава тафоценозов Cladocera гляциогенных озёр Европейской части России, выявлены общие черты озёр Западной Европы и Европейской части России. Впервые проанализирована зависимость состава тафоценозов Cladocera Кольско-Карельской провинции от содержания органического вещества. Впервые составлен ключ для определения эфиппиумов *Ceriodaphnia* spp. для территории Европейской части России.

Теоретическая и практическая значимость работы. Анализ Cladocera донных отложений озёр Европейской части России позволит получить новые данные об особенностях изменения тафоценозов Cladocera гляциогенных озёр в голоцене, выявить общие черты развития водных экосистем в Европейской части России и Западной Европе в послеледниковое время, дополнить региональные базы данных об эколого-климатических изменениях прошлого. Фотоматериал, подготовленный в ходе обработки и анализа образцов донных отложений, будет использован при создании определительного ключа рецентных и субфоссильных ветвистоусых ракообразных России, работа над которым ведётся в настоящее время в НИЛ «Палеоклиматологии, палеоэкологии, палеомагнетизма» ИГиНГТ КФУ. Более того, в рамках написания диссертации совместно с коллективом авторов из ИПЭЭ РАН проведена работа по созданию определительного ключа по эфиппиумам европейских видов *Ceriodaphnia* spp., использование которого позволяет идентифицировать виды данного рода исключительно по эфиппиумам, хорошо сохраняющимся в донных отложениях. Материалы диссертации могут быть использованы для пополнения данных многолетнего мониторинга водных объектов, а также при проведении курсов палеолимнологии, гидробиологии, зоологии беспозвоночных, экологии, биогеографии.

Положения, выносимые на защиту:

1. Тафоценозы Cladocera исследованных гляциогенных озёр Европейской части России и озёр Западной Европы на ранних этапах формирования представлены немногочисленными остатками северных видов. Увеличение

таксономического разнообразия отмечается в среднем голоцене, его пик приходится на период голоценового оптимума.

2. При всём разнообразии ветвистоусых ракообразных и их остатков в донных отложениях гляциогенных озёр Европейской части РФ, лишь два таксона – *Chydorus* cf. *sphaericus* и *Bosmina* (*Eubosmina*) cf. *longispina*, являлись доминантами в исследованных тафоценозах Cladocera, и их смена свидетельствует о перестройках, проходивших в экосистемах в соответствующее время.

3. Эфиippiумы *Ceriodaphnia* spp. Европейской части РФ могут быть идентифицированы до уровня вида.

Соответствие паспорту научной специальности. Содержание работы соответствует паспорту специальности 03.02.10 – «гидробиология», а именно Пункту 4 («Изучение сообществ гидробионтов (гидробиоценозов), их видовой структуры и разнообразия, межпопуляционных отношений как основы стабильности видового состава и функционирования биоценоза») и Пункту 6 («Изучение биогеографических аспектов распределения гидробионтов в водоёмах разных типов на континентах (биолимнология) и в океанах (биоокеанология)»).

Личный вклад соискателя. Автором совместно с научным руководителем определена тема диссертации. Сбор материала для диссертации проводился как при личном участии автора в экспедициях (Заонежский полуостров, Западно-Карельская возвышенность), так и в рамках научно-исследовательских работ коллег из НИЛ «Палеоклиматологии, палеоэкологии, палеомагнетизма» ИГиНГТ КФУ, Института водных проблем Севера Карельского научного центра РАН (ИВПС КарНЦ РАН), Российского государственного педагогического университета имени А. И. Герцена, Института проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН (ИПЭЭ РАН). Лабораторная подготовка образцов, микроскопическая обработка проб, пополнение информацией базы данных по ветвистоусым ракообразным Европейской части России проводилась автором в рамках исследовательской работы в НИЛ «Палеоклиматологии, палеоэкологии, палеомагнетизма». Интерпретация полученных результатов велась автором при

постоянной консультации с научным руководителем и коллегами из Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова (г. Москва), Университета Хельсинки (University of Helsinki, Finland), Исследовательского института Зенкенберга (Senckenberg Research Institute, Frankfurt, Germany). Статистический и стратиграфический анализы выполнены автором самостоятельно с применением современных специализированных программ C2 версия 1.5 (Juggins, 2007), Tilia/TiliaGraph software (Grimm, 2004), PAST (version 3.26, Hammer et al., 2001). Текст диссертации написан автором по согласованному с научным руководителем плану. Микроскопические фотографии остатков Cladocera под световым микроскопом, приведённые в работе, получены автором лично. Публикации по теме диссертации написаны автором лично или в соавторстве, в последнем случае доля личного участия автора в подготовке публикаций составила 30–70%. Имена соавторов указаны в описании соответствующих публикаций.

Степень достоверности и апробация результатов. Автором применялись общепринятые методы отбора и обработки материала (Frey, 1988; Korhola, Rautio, 2001; Смирнов, 1979). Идентификация остатков велась по современным определителям ветвистоусых ракообразных, отражающих нынешний уровень систематики (Котов и др., 2010; Kotov et al., 2016), и по общепризнанным определительным ключам субфоссильных остатков ветвистоусых ракообразных из европейских водоёмов (Szeroczyńska, Sarmaja-Korjonen, 2007), также с использованием самых современных публикаций по экологии и таксономии отдельных групп Cladocera ведущих российских и зарубежных карцинологов (Коровчинский, 2004; Kotov, 2016; Van Damme, Nevalainen, 2019 и др.). Результаты работы были представлены на всероссийских и международных конференциях, симпозиумах, школах молодых ученых, среди которых "Палеолимнология Северной Евразии" (г. Петрозаводск, 2014; г. Якутск, 2016, г. Казань, 2018), "XVI Всероссийское микропалеонтологическое совещание" (г. Калининград, 2015 г.), "XIV Рабочая встреча по изучению субфоссильных Cladocera" (Левико Терме, Италия, 2016 г.), "Всероссийская научная конференция "Пути эволюционной географии", посвящённая памяти профессора А. А.

Величко” (Москва, 2016 г.), “Международная конференция “Водные ресурсы: изучение и управление” (лимнологическая школа-практика) (Петрозаводск, Карелия, 2016 г.), “7-я Международная Научная геоконференция SGEM” (Албена, Болгария, 2017), “Неделя Арктического научного саммита” (Прага, Чехия, 2017 г.), “III Всероссийский молодежный научный форум “Наука будущего – наука молодых” (Нижний Новгород, 2017 г.), “Генеральная Ассамблея Европейского Союза Наук о Земле” (Вена, Австрия, 2018 г.), “8-я Международная Научная геоконференция “SGEM” (Албена, Болгария, 2018), “Актуальные проблемы изучения ракообразных” (Борок, Ярославская область, 2018 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 30 работ, в том числе 12 статей в рецензируемых журналах, 12 из которых рекомендованы Высшей аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки Российской Федерации, 7 из них включены в WoS, 10 – в базу данных Scopus.

Структура и объём диссертации. Содержание диссертации изложено на 206 страницах машинописного текста, основной текст изложен на 179 листах, приложение - на 27 листах. Основной текст состоит из введения, четырёх глав, заключения, выводов, списка работ, опубликованных по теме диссертации, списка литературы. Библиографический список содержит 259 источников, в том числе 175 – на иностранных языках. Текст проиллюстрирован 43 рисунками и 11 таблицами, из них 12 рисунков и 1 таблица вынесены в приложения.

Благодарности. Выражаю искреннюю благодарность своему научному руководителю Ларисе Александровне Фроловой за помощь в подготовке диссертации, ценные советы и замечания, наставничество в идентификации остатков *Cladocera* и интерпретации результатов исследования, а также организацию стажировок и консультаций у лучших практиков в области карцинологии. Благодарю НИЛ «Палеоклиматологии, палеоэкологии, палеомагнетизма» Института геологии и нефтегазовых технологий Казанского (Приволжского) федерального университета за предоставленную материально-техническую базу и возможность представить результаты исследований на многочисленных научных мероприятиях всероссийского и международного

уровней. Благодарю всех сотрудников лаборатории за участие в полевых выездах, всестороннюю помощь и участие в работе. Особую благодарность выражаю Алексею Алексеевичу Котову за оказанную поддержку, ценные консультации в области морфологии и систематики ветвистоусых ракообразных. Благодарю Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН и всех участников совместных экспедиций в Карелии, в особенности Дмитрия Александровича Субетто, Наталью Александровну Белкину, Максима Сергеевича Потахина, за их вклад в организацию и проведение экспедиций, а также совместную работу по анализу полученных результатов. Отдельная благодарность сотрудникам Российского государственного педагогического университета им. А. И. Герцена и Геологического института Кольского научного центра РАН за предоставленные образцы донных отложений. Искренне благодарю Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН за возможность пройти обучение новому методу и предоставленный материал для исследования. Выражаю отдельную благодарность Анне Николаевне Неретиной за помощь в подготовке микрофотографий эфипшиумов *Ceriodaphnia* sp., выполненных с применением сканирующей микроскопии. Благодарю Игоря Васильевича Аськеева, Артура Олеговича Аськеева и Олега Васильевича Аськеева за помощь в статистической обработке данных. Также благодарю своих родных и близких за оказанную помощь и поддержку при написании диссертации.

Работа выполнялась в рамках Программы повышения конкурентоспособности Казанского (Приволжского) федерального университета, а также при финансовой поддержке грантов РФФИ (№ 17-34-50129 мол_нр, №16-35-50067 мол_нр, № 18-35-00328 мол_а), Гранта Правительства Республики Татарстан «Алгарыш» №73-05-280715 и стипендии Правительства Российской Федерации (Приказ Минобрнауки РФ №244 от 16 марта 2016г.).

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Роль евразийского ледяного щита в формировании современного рельефа и озёрности Европейской части России

Северная Евразия в позднем неоплейстоцене была покрыта тремя полунезависимыми пластами льда, которые во время последнего ледникового максимума объединились в единый евразийский ледяной щит (Рис. 1, А). С помощью трёхмерного термомеханического моделирования было установлено, что дегляциация евразийского ледникового щита носила нелинейный и асинхронный характер, претерпевала временные изменения, паузы, или даже повторное оледенение в ответ на ряд внешних или внутренних факторов (Patton et al., 2017) (Рис. 1, Б-В).

Для периодизации климатических изменений на территории Западной Европы используется схема Блитта-Сернандера, адаптированная Мангерудом с соавторами (Mangerud et al., 1974). На севере Евразии сроки смены климатических периодов несколько разнятся (Хотинский, 1977): граница между атлантическим и суббореальным периодами в Западной Европе приходилась на время 5 тысяч лет назад, в Восточной Европе и Восточной Азии – на время 4–7 тысяч лет назад (Смирнов, 2010). Гляциологические, палинологические и изотопно-геохимические исследования разрезов континентальных и морских отложений в Северной и Западной Европе, выполненные с высоким временным разрешением (Субетто и др., 2003), а также изменения изотопно-кислородного состава ледяных кернов в Гренландии свидетельствуют о значительных климатических колебаниях внутри каждого климатического периода. Особенности формирования климата Европейской части РФ обсуждаются в многочисленных публикациях (Субетто, 2009; Борисова и др., 2013; Новенко, 2016; Ибрагимова, 2018).

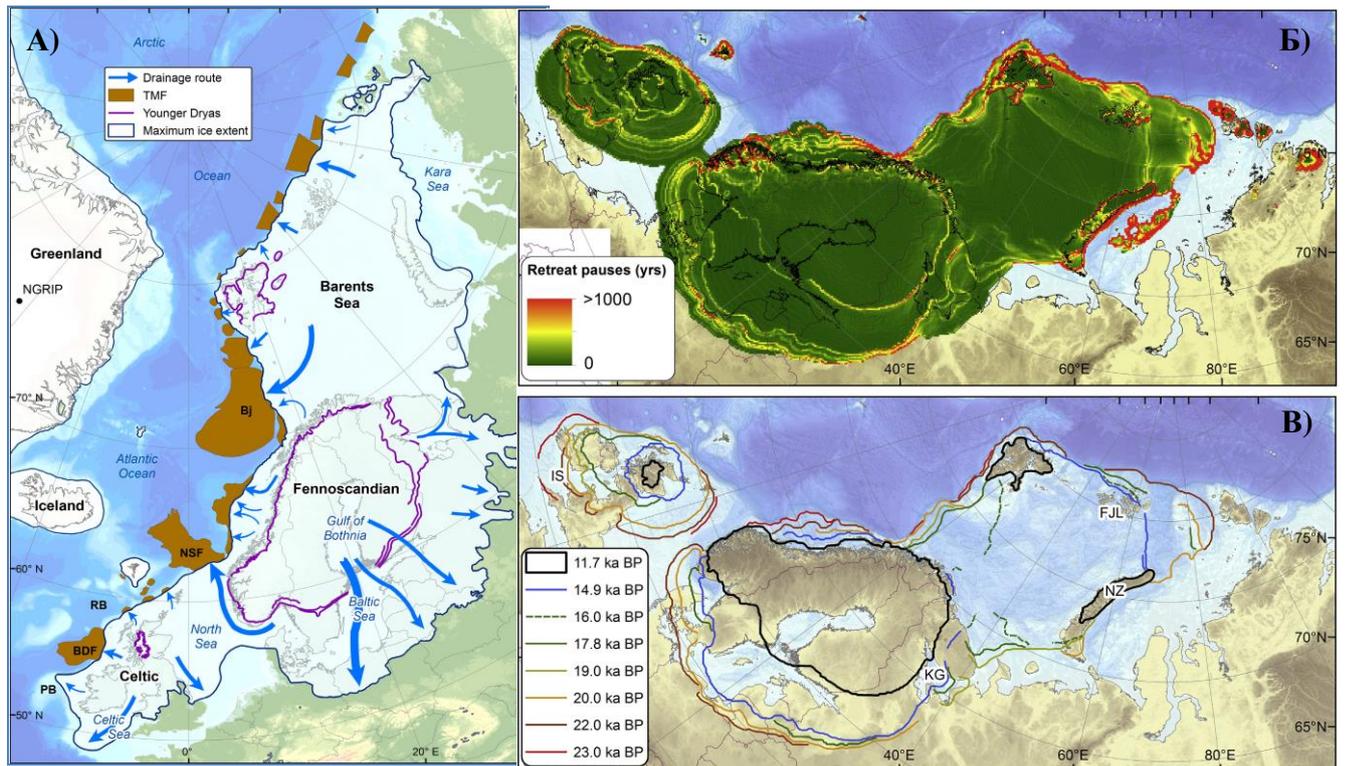


Рис. 1. А) Основные дренажные маршруты Евразийского ледяного щита; Б) продолжительные паузы в отступлении ледника во время позднего Вейхселяна (Последний ледниковый период); В) тоже, но границы обозначены с учётом того, что они впоследствии не перекрывались льдом. Большие промежутки между паузами в отступлении ледника свидетельствуют о быстром темпе дегляциации (Patton et al., 2017).

В Западной Европе в последние несколько десятилетий схема периодизации Блитта–Сернандера применяется редко, при реконструкции последовательности событий в голоцене используются датировками абсолютного возраста (Новенко, 2016). В 2018 году Международная комиссия по стратиграфии разделила голоцен на три периода: гренландий – начало 11.7 тыс. лет (до 2000 г.), нортгриппий – начало 8326 тыс. лет (до 2000 г.), мегхалаий – начало 4200 тыс. лет (до 1950 г.) (Gibbard, 2018). Наиболее близкая ко второй половине среднего голоцена и всего позднего голоцена третья часть, включающая и настоящее время, получила свое название в честь спелеотем (вторичных минеральных отложений), обнаруженных в пещерном комплексе в штате Мегхалай (Индия). Начало эпохи было привязано к возникновению продолжительной засухи примерно в 2250 году до нашей эры или

4250 кал. л.н. Если мегхалаий характеризовался сильной засухой из-за движения Мирового океана и циркуляцией воздуха, то в период нортгрппия таяли ледники, понижая тем самым температуру Земли и увеличивая объём пресной воды. В свою очередь, грнландий ознаменовал окончание ледникового периода (Welcome to., 2018).

Большинство озёр, которым посвящено наше исследование, расположено в гляциальной области севера Европейской части России. Распространение четвертичных оледенений наложило свой отпечаток на формирование рельефа и озёрности в этих регионах. Поздневалдайское оледенение характеризовалось быстрым и резким увеличением площади и объема ледников, оно началось около 25000 лет назад и имело стадильный характер отступления (I этап – 24000 – 15000 л.н.; II этап – 15000 – 13000 л.н.; III этап – 13000 – 7500 л.н.). Последний этап дегляциации характеризовался изменением динамики льда, связанным с резким потеплением климата в бёллинге-аллерёде (около 13000 л.н.) (Субетто, 2009). С конца аллерёда дегляциация приняла необратимый характер: скорость сокращения площади ледникового покрова увеличилась до 1 км в год.

1.2. Тафоценозы Cladocera озёр в палеорекострукциях

Формирование органогенных донных отложений началось в регионе со времени значительного потепления климата в конце пребореала – начале бореала (9500–9000 ¹⁴C л.н.). Органическое вещество в донных отложениях служит характеристикой различных природно-климатических условий седиментации. Существует прямая связь между содержанием органического вещества в донных отложениях и климатическими условиями в регионе: чем больше органики, тем более продуктивным был водоём в конкретный период, что связано с благоприятными климатическими условиями (Субетто, 2009; Шелехова, Лаврова, 2011). Комплексное изучение донных отложений с использованием биоиндикаторов, литостратиграфического, геохимического анализа и надёжных радиоуглеродных датировок позволяет с достаточно высокой точностью восстановить историю накопления донных отложений и выполнить

реконструкции палеоклиматических условий водосборной территории, геомагнитного поля и других событий эволюции окружающей среды за последние тысячелетия (Назарова, 2011; Ибрагимова, 2018). Среди биоиндикаторов чаще всего используются споры и пыльца растений (Rudaya et al., 2012), диатомовые водоросли (Battarbee, 1984), остатки личинок хирономид (Chironomidae) (Frey, 1988), остракод (Ostracoda) (Kienast et al., 2011) и ветвистоусых ракообразных (Cladocera) (Frey, 1986; Смирнов, 2010; Frolova et al., 2016).

Ветвистоусые ракообразные – это древняя группа палеозойского происхождения (Dumont & Negrea, 2002), хотя наиболее древние ископаемые остатки, которые могут быть с уверенностью отнесены к кладоцерам, известны из мезозоя (Смирнов, 1971; Kotov & Korovchinsky, 2006; Van Damme, Kotov, 2016). Относительно недавно были описаны ракообразные, похожие на ветвистоусых, из девонской формации Райни в Шотландии и в карбоне Йоркшира (Англия) (Womack et al., 2012), однако их описания являются настолько малоинформативными, что не позволяют отнести находки не только к отряду Cladocera, но и к какой-либо группе ракообразных (Van Damme, Kotov, 2016). Молекулярно-генетические исследования позволяют предположить, что подсемейства семейства Chydoridae (Anomopoda) обособились в среднем палеозое (примерно 400 млн лет назад), а род *Daphnia* дифференцировался не менее 200 млн лет назад (Цит. по: Forro et al., 2008).

Ветвистоусые ракообразные рассматриваются как цельная естественная таксономическая единица ранга надотряда или подкласса в рамках класса Branchiopoda (Котов, 2013). Д. Фраем был внесён значительный вклад в систематику ветвистоусых ракообразных, особенное внимание было уделено ревизии семейства Chydoridae Dybowsky et Grochowsky (Frey, 1987). К настоящему времени известно более 850 видов ветвистоусых ракообразных, относящихся к четырём современным отрядам, Anomopoda Sars, 1865; Stenopoda Sars, 1865, Naplopoda Sars, 1865 и Onychopoda Sars, 1865. При этом наибольшее число таксонов ветвистоусых ракообразных (более 650) принадлежит к отряду Anomopoda (Котов, 2013). Однако описанное таксономическое разнообразие

Cladocera значительно недооценено, систематика многих групп видов и родов по сей день остаётся неясной и нуждается в существенной ревизии (Смирнов, 2010). Недостаточная изученность группы в целом, её отдельных макротаксонов и локальных фаун подтверждается современными находками не только новых для науки видов, но и целых семейств – Dumontiidae (Santos-Flores & Dodson, 2003).

Метод зоологического анализа донных отложений зародился в трудах В. Н. Сукачева, Н. В. Воронкова, Б. В. Перфильева, В. М. Рылова, И. И. Месяцева (Цит. по: Смирнов, 2010). Еще в 1927 г. Л. Л. Россолимо был представлен «Атлас остатков животных организмов в торфах и сапропелях», содержащий изображения остатков беспозвоночных организмов. Позже были опубликованы сведения о находках 25 видов ветвистоусых ракообразных в оз. Уиндермир (Великобритания) (Scourfield, 1943). Благодаря многочисленным работам Д. Фрая (1976, 1982) была установлена возможность определения видовой принадлежности ветвистоусых ракообразных в донных отложениях до уровня вида, что способствовало активному развитию данного направления. Н. Н. Смирновым был внесён значительный вклад в изучение современных Cladocera и их остатков в донных отложениях (Смирнов, 1971, 1984), описаны методы карцинологического анализа (Смирнов, 1979), а также проанализирована и систематизирована информация о пресноводных зооценозах озёр, различных по географии и происхождению (Смирнов, 2010). После пионерных работ начала 20-го века (Воронков, Троицкий, 1907; Россолимо, 1927) по изучению субфоссильных остатков Cladocera четвертичных озёрных отложений, были опубликованы работы по исследованию тафоценозов Cladocera озёр Европейской части России (Ласточкин (1949), Кордэ (1960, 1972, 1975), Семенович (1966), Слепухина (1976), Смирнов (1978, 1986), Матвеев (1986), Sarmaja-Kotjonen et al. (2003), Kultti et al. (2003) и др.). Были исследованы Свердловская область (оз. Малый и Большой Шарташ, оз. Карасье), Костромская область (оз. Галичское), Северо-Западный Урал (оз. Ванкавад, оз. Межгорное), Москва и Московская область (Косинские озера, оз. Нарское, оз. Глубокое, оз. Долгое, оз. Круглое, Иваньковское вдхр.), Ярославская область (оз. Неро, оз. Сомино, оз. Ущемерово),

Тверская область (оз. Пиявочное), Республика Карелия (оз. Ладожское, оз. Онежское) (Смирнов, 2010). Однако стоит отметить, что большая часть перечисленных исследований была выполнена в рамках группового учёта всех остатков животных (Кордэ, 1960) без проведения детальной идентификации остатков *Cladocera* до видов и групп видов. Отсутствие радиоуглеродных датировок донных отложений при описании полученных данных также значительно усложняет процесс изучения тафоценозов *Cladocera* для территории России. Тафоценозы *Cladocera* всего девяти озёр можно отнести к категории исследованных: оз. Карасье (Ласточкин, 1949), оз. Нарское (Полецкое), оз. Неро, оз. Глубокое, оз. Белое и оз. Святое (Косинские озера), оз. Онежское (Смирнов, 2010), оз. Ванкавад (Sarmaja-Korjonen et al., 2003), оз. Межгорное (Kultti et al., 2003). Таким образом, проанализировав список работ по изучению состава тафоценозов *Cladocera* в позднем неоплейстоцене-голоцене, можно сделать вывод о «точечном» изучении территории России в предшествующих работах (Рис. 2, А).

К настоящему моменту опубликованы многочисленные результаты исследований рецентных и субфоссильных *Cladocera* озёр Европы (Финляндия, Польша, Германия), Канады, северной части России (Szeroczyńska, Sarmaja-Korjonen, 2007; Korosi, Smol, 2012; Rautio, Nevalainen, 2013;). Сотрудники НИЛ «Палеоклиматологии, палеоэкологии, палеомагнетизма» принимают активное участие в изучении тафоценозов *Cladocera* озёр Европейской части России (Фролова и др., 2010, 2011, 2012, 2016, 2018; Фролова, Ибрагимова, 2015; Ибрагимова, 2018; Ibragimova et al., 2016, 2017 a, b, 2018; Ибрагимова и др., 2019) (Рис. 2, Б). В рамках работы лаборатории также проводятся исследования труднодоступных водоёмов Восточной Сибири (Nazarova et al., 2012; Tumanov et al., 2012; Frolova et al., 2014; Гафиатуллина и др., 2013; Фролова, Ибрагимова, 2015), проводится комплексное изучение водоёмов с применением как стандартных гидробиологических методик (Фролова и др., 2011; Nigmatullin, Frolova, 2019), так и палеобиологического анализа, включающего в себя

диатомовый (Zinnatova et al., 2018), палинологический (Nigamatzyanova et al., 2018) и клadoцерный анализы (Frolova et al., 2019).

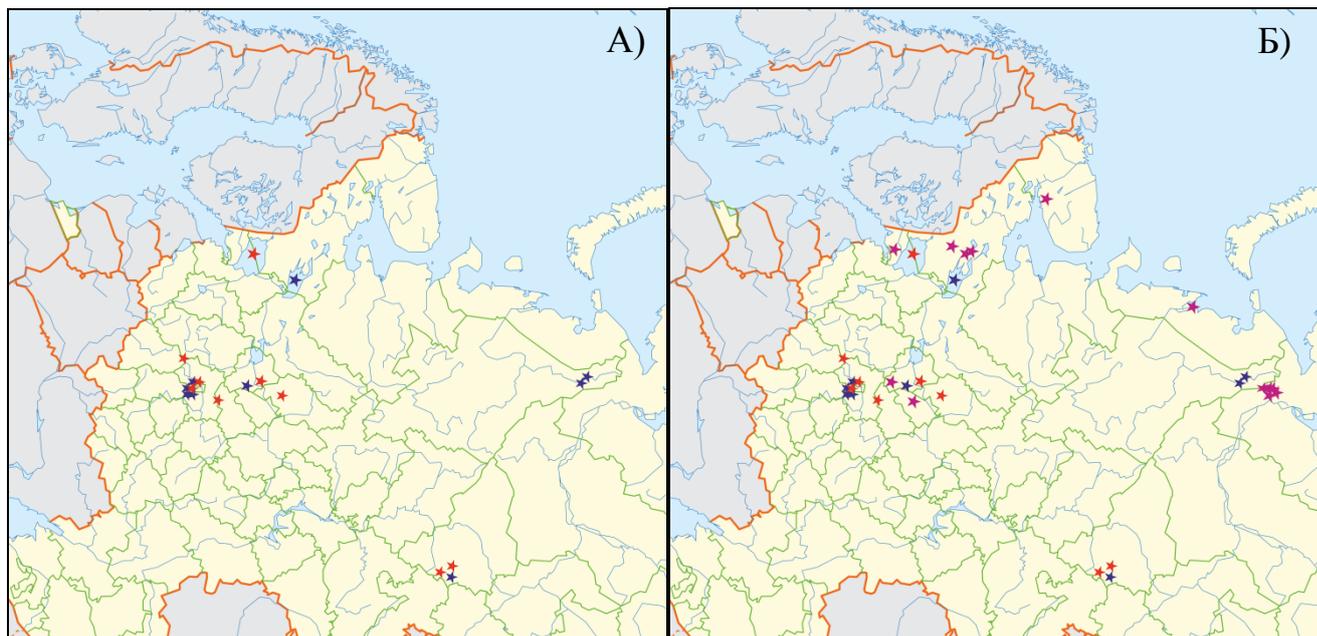


Рис. 2. А) Карта Европейской части России с условным обозначением озёр, тафоценозы *Cladocera* которых были исследованы до 2010 года (красная звезда – исследования в рамках группового учёта всех остатков животных; синяя звезда – детальное описание тафоценоза *Cladocera*; Б) Карта, дополненная исследованиями НИЛ «Палеоклиматологии, палеоэкологии, палеомагнетизма» (фиолетовая звезда – детальное описание тафоценоза *Cladocera*).

Помимо изучения *Cladocera* периода позднего неоплейстоцена – голоцена, в целях полного и достоверного описания состава *Cladocera* на современном этапе существования озёр применяется анализ поверхностных донных отложений водоёмов (Смирнов, 1979; Фролова, 2011, 2012; Фролова и др., 2012). Широкое распространение получает комплексный групповой анализ беспозвоночной фауны (Antipushina et al., 2012; Smirnov et al., 2013), который позволяет быстро выявить среднемноголетнюю биоценотическую ситуацию, доминантов и редких видов, а для некоторых групп и видового состава (Смирнов, 2010). Однако изучение поверхностных слоев донных отложений хоть и способствует получению гораздо более полной информации о таксоценозе *Cladocera* исследуемых озёр (Смирнов,

2010), не позволяет получить сведения о тафоценозах Cladocera на более ранних этапах их существования.

Ветвистоусые ракообразные – чувствительный компонент биоты водоёма, который быстро реагирует на воздействие различных факторов (температура, pH, уровень кислорода) изменением своих функциональных показателей и видового состава (Lotter et al., 1997; Hann, 1989; Korhola, Rautio, 2001). Это свойство позволяет использовать их остатки, сохранившиеся в донных отложениях, для индикации меняющихся условий среды, а также на основании их анализа сделать выводы об истории экосистем на протяжении всего голоцена (Котов, 2013; Frolova et al., 2016). Изменение долей остатков литоральных и планктонных видов применяется для идентификации изменений соотношения между мелководной и пелагической зонами водоёма в прошлом (Korhola et al., 2005; Фролова, 2011). Некоторые таксоны являются тест-объектами в токсикологических исследованиях (Цит. по: Котов, 2013).

Хитин, формирующий скелет Cladocera, является химически инертным материалом, отличающимся по составу у разных видов, он имеет различную толщину на различных участках тела, чем объясняется разная степень сохранности отдельных видов и частей их тела (Korhola et al., 2005). Остатки Cladocera, обнаруживаемые в донных отложениях, представлены частями панциря (карапакса), головными щитами, хвостовыми иглами, постабдоминальными коготками, мандибулами и эфиппиумами (модифицированными личинными шкурками представителей отряда Anomopoda, содержащими покоящиеся яйца) (Frey, 1986; Rautio, 2001). Следует отметить, что представители далеко не всех семейств Cladocera сохраняются одинаково хорошо в донных отложениях. Например, планктонные Daphniidae – ключевой компонент экосистем континентальных водоемов – сохраняются в донных отложениях редко (чаще в виде эфиппиумов) ввиду хрупкости экзоскелета, не способного противостоять процессу разложения (Фролова и др., 2012). В наилучшей сохранности в донных отложениях представлены скелетные остатки видов семейства Chydoridae и Bosminidae, благодаря чему представители этих семейств являются наиболее

ценными в палеолимнологических исследованиях (Frey, 1986; Hofmann, 1986; Hann, 1989; Смирнов, 2010; Фролова, 2011). Учитывая, что отдельные виды Cladocera проявляют низкую толерантность к изменению условий среды и предпочитают определённый тип субстрата, можно связать изменения состава тафоценоза на протяжении колонки отложений с изменениями климатических и экологических условий в определённые моменты времени в прошлом (Korhola, Rautio, 2001; Frolova et al., 2016).

1.3. Видовое разнообразие, географическое распространение и экология Cladocera

Ветвистоусые ракообразные являются одной из наиболее массовых и разнообразных по внешнему строению групп организмов, обитающих как в планктоне, так и в бентосе, нейстоне внутренних водоёмов всех континентов (в том числе оазисы Антарктиды) (Котов, 2013). Они, являясь первичными консументами, служат кормом для рыб и планктоноядных организмов (Korhola, Rautio, 2001), поэтому зачастую разводятся для целей аквакультуры. Среди них встречаются как растительноядные, так и хищные виды, например, *Polyphemus pediculus* (Linnaeus 1776), в рацион которого входят мелкие представители ветвистоусых ракообразных (Korhola, Rautio, 2001).

Распространение кладоцер, как и других обитателей континентальных водоёмов, носит разорванный характер, поскольку они обитают в изолированных друг от друга местообитаниях, водоёмах. Изолированный характер северных озёр умеренных широт, являющихся продуктами неоплейстоценового оледенения, способствует видообразованию, чего нельзя сказать о водоёмах тропиков. Тропики отличаются преобладанием речных систем, характеризующихся старичными озёрами и многочисленными временными водоёмами, а также другими водными объектами, подверженными засухе (Kerfoot & Lynch, 1987). В процессе эволюции ветвистоусые ракообразные выработали способность к расселению с помощью покоящихся яиц, а аномоподы – с помощью эфиппиумов, содержащих попящиеся яйца. Поверхность последних покрыта разнообразными

выростами, шипиками и прочими структурами, позволяющими прикрепляться к различным объектам (Приложение 3). Эта способность позволяет ветвистоусым ракообразным переноситься на огромные расстояния на оперении водоплавающих птиц и в их кишечнике и, потенциально, очень быстро колонизировать новые водные объекты (Korhola, 1990).

Наличие или отсутствие ветвистоусых ракообразных в водоёмах может быть связано как с биотическими (конкуренция, хищничество), так и с абиотическими факторами (температура, уровень кислорода, pH) (Gillooly & Dodson, 2000). Установлено, что видовое богатство ветвистоусых ракообразных не зависит от географической широты, оно наибольшее в наиболее тёплых участках умеренной и субтропической зонах обоих полушарий (Kerfoot & Lynch, 1987; Korovchinsky, 2006). В Голарктике представлены все четыре отряда Cladocera. Два отряда (Harporoda и Onychoroda), три семейства, 13 родов и около 250 видов являются эндемичными для региона. Многие таксоны - древние и филогенетически дивергентные, они монотипные или состоят из нескольких видов. Палеарктические таксоны более разнообразны, чем виды Неарктики, прежде всего, из-за присутствия многочисленных каспийских и байкальских эндемиков. Австралия богата эндемиками, однако представлены они одним семейством, одним подсемейством, одной трибой, 11 родами и 83 видами, эндемики в Восточном и Неотропическом регионах имеют еще более низкий таксономический ранг (одна триба, один род и 21+ вид, и три рода и 98+ видов, соответственно). Афротропики, хотя и плохо изучены, но считается, что они почти лишены эндемиков высокого таксономического ранга: в тропиках встречен 1 эндемичный род, 24+ вида (Chiambeng, Dumont, 2005; Van Damme et al., 2013).

В 1970-1980-х годах произошло изменение устоявшейся парадигмы о космополитическом распространении ветвистоусых ракообразных (Frey, 1982). В дальнейшем теория «континентального эндемизма» была подтверждена многочисленными морфологическими и молекулярными исследованиями (Цит. по: Forro et al., 2008).

Cladocera населяют разнообразные по типологии водные экосистемы, достигая в них массового развития. Они обитают в пресноводных водоёмах различного типа: от крупных озёр до мелких прудов, луж, канав, рек, они могут быть найдены даже в дорожных колеях, заполненных водой. Кладоцеры были найдены во мхе, растущем на деревьях в тропических лесах в нескольких метрах над землёй (Frey, 1980; Streble, 1997). Известно, что представители семейства Chydoridae населяют различные биотопы, обитая как в подводной растительности, так и в грязи, песке, на скалистых субстратах.

Для ряда видов Cladocera имеются данные об их приуроченности к определённым условиям среды, а также известны диапазоны толерантности по отношению к некоторым экологическим факторам (Crisman, 1978; Смирнов, 2010; Ибрагимова, 2018). Изменения в составе сообществ ветвистоусых ракообразных могут рассказать об изменениях трофического статуса водоёма, в связи с чем данные о численностях ветвистоусых ракообразных успешно используются в идентификации эвтрофикации озера, причиной которой могут быть как естественные факторы, так и антропогенное воздействие (Whiteside, 1970). В ходе палеолимнологических исследований неоднократно отмечались изменения в составе сообществ кладоцер при изменении величины pH в водоёме (Nilssen, Sandøy, 1990; Korhola 1992 и др.). Изменение кислотно-щелочной реакции воды в сторону увеличения кислотности в водоёме сопровождается изменениями структурно-функциональных взаимодействий в планктонном сообществе, выпадением из состава зоопланктона видов, чувствительных к ацидофильным условиям, снижением таксономического разнообразия, изменениями общих показателей численности и биомассы Cladocera (Nilssen, Sandøy, 1990). Однако некоторая отрывочность информации об экологических предпочтениях отдельных видов, представленной в литературных источниках, усложняет процесс восстановления эколого-климатических условий прошлого. К примеру, в литературе имеются сведения о том, что *Alonella nana* (Baird, 1843) является видом, толерантным к ацидофильным условиям среды (Mäemets, 1961), однако

имеется информация, противоречащая данному предположению (Sandøy, Nilssen, 1986).

Климатические переменные, в первую очередь температура воздуха и воды в течение вегетационного периода, являются наиболее значимыми факторами, влияющими на численность и биомассу зоопланктона (Rautio, 2001; Фролова, 2011), а также на его состав (Sarmaja-Korjonen et al., 2006; Frolova et al., 2014). Большое влияние на состав сообществ ветвистоусых ракообразных оказывают глубина водоёма и тип грунта (Frey, 1988; Frolova et al., 2014).

1.4. Эфиппиумы *Cladocera* в трактовке меняющихся условий среды

Как известно, ветвистоусые ракообразные размножаются двумя способами – партеногенетическим и гамогенетическим (Dumont, Negrea, 2002). В течение большей части вегетационного периода, размножение в большинстве популяций проходит партеногенетическим путем – с образованием дочерних организмов, которые развиваются непосредственно в выводковой камере, расположенной на спинной стороне (Котов, 2013). По мере ухудшения условий среды (например, перенаселенности, ограничения пищевых ресурсов, температурных колебаний, кислородного голодания), партеногенетические самки производят самцов и гамогенетических самок (или сами переходят к гамогенезу), именно последние у аномопод несут, а после копуляции откладывают, эфиппиумы. В крупных водоёмах, отличающихся относительной стабильностью условий существования, *Cladocera* размножаются преимущественно партеногенетическим путем, тогда как в мелких, пересыхающих водоёмах, характеризующихся непостоянством жизненных условий, а также в суровых условиях Арктики и высокогорий, очень часто основным способом размножения является двуполое размножение. К примеру, обилие головных щитов эфиппиальных самок *Chydorus piger* (Sars 1862) в голоценовых отложениях озера, расположенного на севере финской Лапландии, позволило Сармае-Корйонен (Sarmaja-Korjonen, 1999) предположить, что гамогенетическое размножение стало ответной реакцией вида на суровые условия на границе его северного распространения. Не так давно было показано, что

эфиппиумы возможно не только идентифицировать до вида или группы видов, но также возможно выполнять экологические реконструкции на основе анализа сохранившихся в донных отложениях эфиппиумов в качестве отдельных биоиндикаторов (Ulrich et al., 2017; 2019; Frolova & Frolova, 2017). Таким образом, не только остатки самих Cladocera являются маркерами при реконструкции эколого-климатических условий прошлого, но и их эфиппиумы (Kotov et al., 2019). Эфиппиумы устойчивы к высушиванию, изменениям температуры, биодegradации и даже радиации.

Интактные эфиппиумы сохраняют жизнеспособность несколько сотен лет (Korhola & Rautio, 2001). Они широко представлены в озёрных отложениях, а также в многолетнемёрзлых отложениях Северной Голарктики (Цит. по: Kotov et al., 2019). Эфиппиумы кладоцер, преимущественно представителей семейства Daphniidae, изучены в основном из голоценовых отложений. Эти исследования не были детальными, определение эфиппиумов затруднено, поэтому они редко применяются в палеоэкологических реконструкциях (Цит. по: Kotov et al., 2019).

Исследователи кладоцер уделяли изначально недостаточное внимание применимости признаков эфиппиумов для различения видов и макротаксонов. Только после появления сканирующей электронной микроскопии, которая позволила рассмотреть поверхностную структуру при высокой степени увеличения, интерес к их изучению заметно возрос (Цит по: Kokkinn, Williams, 1987), серьёзное внимание стало уделяться морфологии эфиппиумов Cladocera. Стало ясно, что различия в поверхностной структуре могут быть использованы для идентификации видов, в частности тех, которые являются родственными и/или таковых с запутанной систематикой. Многие современные исследователи прибегают к использованию сканирующей электронной микроскопии (например, Van Damme, Dumont, 2008; Sinev, 2009; Беккер, 2012; Котов 2013) для изучения аномопод. Ряд авторов указал на перспективность применения признаков эфиппиумов для идентификации представителей ряда родов (Kokkinn, Williams, 1987; Kotov et al., 2018). Так, были выявлены существенные различия в

орнаментации эфиппиумов австралийских дафний (Цит по: Kokkinn, Williams, 1987).

Одной из групп Cladocera с запутанной систематикой является *Ceriodaphnia* Dana, 1853 (Cladocera: Daphniidae), лишь единичные работы по этому роду появились в последние десятилетия, в основном благодаря Д. Б. Бернер (1985, 1986, 1987, 1992; Berner, Rakhmatullaeva, 2001). Хорошие иллюстрации, отражающие диагностические особенности европейских видов, были представлены Алонсо (Alonso, 1996) и Худецом (Hudec, 2010). Из этих публикаций очевидно, что *Ceriodaphnia* – это род с разнообразной морфологией эфиппиумов. При этом известно, что эфиппиумы *Ceriodaphnia* часто встречаются в отложениях озёр (Vandekerkhove et al. 2004; Szeroczyńska & Sarmaja-Korjonen 2007). Кроме того, ископаемые эфиппиумы *Ceriodaphnia* известны еще с мезозоя (Hegna & Kotov 2016; Van Damme & Kotov 2016) и встречаются в позднекайнозойских (в том числе неоплейстоценовых) отложениях (Frey 1962).

Первые попытки различать виды этого рода, основываясь на особенностях эфиппиумов, были сделаны в 70-80х годах 20 века (Bottrell & Newsome, 1976; Berner, 1985; Moritz, 1988; Greenwood et al., 1991). Наиболее интенсивное исследование с использованием растрового электронного микроскопа было проведено Jaksch (1992) для австрийских таксонов. Но до настоящего времени не было предложено никакого ключа для идентификации видов на основе морфологии эфиппиумов *Ceriodaphnia*.

В настоящее время глобальное биоразнообразие *Ceriodaphnia* плохо изучено, а таксономия рода плохо развита. Существование комплексов близких видов обсуждается разными авторами для групп *cornuta* (Berner, 1985; Котов, 2013), *dubia* (Kořínek, 2002), *quadrangula* (Berner, 1992; Kořínek, 2002), *reticulata* (Chatterjee et al., 2013), *pulchella* (Hudec, 2010). Генетические методы продемонстрировали высокое видовое разнообразие тропического комплекса *C. cornuta*, обитающего в Южной Америке и Австралии (Sharma & Kotov, 2013). Однако исследования генетического разнообразия рода на сегодняшний день начались всего в нескольких неевропейских регионах (Elías-Gutiérrez et al., 2008;

Abreu et al., 2010; Sharma, 2014). Идентификация европейских видов *Ceriodaphnia* до уровня хорошо узнаваемых видовых групп на основе морфологического анализа (Korovchinsky, 1995) довольно проста. Следует уточнить, что морфология эфиппиев некоторых неевропейских *Ceriodaphnia* отлична от описанных из Европы (Lu, 2001; Котов, 2013; Zawiska et al., 2016). Именно поэтому исследования морфологии эфиппиумов в различных популяциях по всему миру с использованием СЭМ является перспективным направлением в решении таксономических проблем. Активное развитие методов, позволяющих извлекать ДНК из субфоссильных останков яиц Cladocera, может дать новый инструмент в палеолимнологии (Kotov, 2019).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Полевые работы и лабораторная обработка проб

Исследованные нами озёра имеют гляциогенное происхождение и представлены преимущественно северными водоёмами, расположенными на обширной территории Европейской части России: «от Кольского полуострова на западе до Большеземельской тундры на востоке; южной границей региона исследования является территория Центральной части Восточно-Европейской равнины» (Ибрагимов, 2018).

Материалом диссертации послужили 336 проб донных отложений из 11 озёр Европейской части России (Табл. 1), включая 103 пробы оз. Плещеево (Ярославская область), 28 проб оз. Малое Шиброзеро и 23 пробы оз. Гахкозеро (Заонежский полуостров), 34 пробы озера Южное Хаугилампи, 36 проб оз. Медведевское (Карельский перешеек), 25 проб оз. Антюх-Ламбина (Кольский полуостров), 23 пробы озера Рубское (Ивановская область), ряда озёр Харбейской системы (Большеземельская Тундра) - 27 образцов из оз. Котово, 16 образцов озера Километровое, 11 образцов из оз. Большой Харбей, 9 проб из оз. Головка. Автор лично принимал участие в сборе материала в 2016 и 2017 гг. (Рис. 3).



Рис. 3. Процесс отбора колонки донных отложений оз. Гахкозеро и отобранная колонка (6.50–7.00 м).

Табл. 1. Морфометрические характеристики исследованных озер.

Озеро	Год отбора	Координаты	Абсолютная отметка уровня воды, м (БС)	S (км ²)	Глубина макс.	Глубина отбора (м)	Длина керна (м)	Кол-во образцов для анализа	Возраст	Зона
Большой Харбей	2012	67° 34'55.7"N 62°52'56.3"E	124	22,49	18,5	6,5	0,28	11	≈149 ± 13 лет	Южная тундра
Головка	2012	67°36'20.0"N 62°56'11.0"E	130	2,2	7	7	0,24	10	≈149 ± 13 лет	Южная тундра
Километровое	2012	67°36'27.78"N 62°52'08.88"E	135	0,41	9	9	0,16	16	≈ 149 ± 13 лет	Южная тундра
Котово	2012	67°32'44.5"N 62°51'37.8"E	120	0,23	4	4	0,27	27	≈149 ± 13 лет	Южная тундра
Антюх-Ламбина	2015	67°04'01.6"N 33°18'47.2"E	59,4	0,0002	4	4	3	25	10500 кал.л.н.	Северная тайга
Южное Хаугилампи	2017	63°33'13.4"N 33°20'15.7"E	153,0	0,49	2,5	2,5	3,5	34	12730 кал.л.н.	Северная тайга
Гахкозеро	2015	62°28'53.91"N 35°03'09.56"E	79,5	0,125	3,1	3,1	4,25	23	≈11 900 кал.л.н.	Средняя тайга
Малое Шиброзеро	2015	62°22'20.76"N 35°12'39.60"E	56,5	0,076	3,1	3,1	7,4	28	≈10600 кал.л.н.	Средняя тайга
Медведевское	2014	60°31'51.0"N 29°53'57.0"E	102,2	0,59	4	2.35 /4	1 /2.5	36	12300 кал.л.н.	Средняя тайга
Рубское	2015	56°43'31.6"N 40°36'23.7"E	127	2,95	16,5	2,03	4,98	23	11000 кал.л.н.	Зона смешанных лесов
Плещеево	2014	56°45'59.0"N 38°47'04.0"E	141	63,83	24,3	3	3	103	≈6000-5500 кал.л.н.	Зона смешанных лесов

Донные отложения отбирались сотрудниками Казанского (Приволжского федерального) университета (Харбейские озера, оз. Рубское, оз. Плещеево) в рамках совместных экспедиций с сотрудниками ИВПС КарНЦ РАН, университета Тарту (Эстония), РГПУ им. А.И. Герцена (оз. Гахкозеро, оз. Малое Шиброзера, оз. Южное Хаугилампи, оз. Медведевское), а также были предоставлены сотрудниками ГИ КНЦ РАН (оз. Антюх-Ламбина). «Отбор колонок грунта производили в большинстве своем с центральной части водоёма. В рамках предыдущих исследований было установлено, что остатки ветвистоусых ракообразных пассивно транспортируются от берега с различных литоральных субстратов и перемешиваются с остатками пелагических Cladocera, таким образом формируя в центральной части водоёма отложения, содержащие наиболее полную и достоверную информацию о населявших водоём организмах (Freu, 1988)»(Фролова и др., 2018).

«Образцы подготавливали для исследования в НИЛ «Палеоклиматологии, палеоэкологии, палеомагнетизма» Казанского (Приволжского) федерального университета по методике, впервые предложенной Д. Фрайем (Freu, 1986) и Б. Хэнн (Hann, 1989), а позднее усовершенствованной А. Корхолой и М. Раутио (Korhola, Rautio, 2001). В лабораторных условиях навеску влажных осадков растворяли в 10 % растворе КОН, нагревали до 75°C в течение 30 минут, перемешивая вручную с использованием стеклянной палочки, затем суспензию осадков фильтровали через сита с ячейей 125 мкм и 63 мкм (или 50 мкм). Растворение карбонатов, содержащихся в пробе, производили уксусной кислотой. Отфильтрованную суспензию окрашивали сафранино-спиртовым раствором» (Фролова, Ибрагимова, 2015).

«Пробы просматривали в НИЛ «Палеоклиматологии, палеоэкологии, палеомагнетизма» Казанского (Приволжского) федерального университета под световыми стереомикроскопами Axiostar Plus Carl Zeiss и Carl Zeiss Axio Lab A1 при увеличении x100–400. Идентификацию остатков проводили по различным хитиновым структурам Cladocera, чаще карапаксам и головным щитам, реже – по постабдоменам, постабдоминальным коготкам, покоящимся яйцам (эфиппиумам),

мандибулам и т.д. При подсчёте остатков карапаксов за один экземпляр Cladocera принимали две обнаруженные в грунте створки раковины. В каждом образце идентифицировали не менее 100 экземпляров остатков Cladocera, образцы с меньшим содержанием остатков были исключены из статистического анализа» (Ибрагимова и др., 2019). Идентификация остатков велась по современным определителям ветвистоусых ракообразных, отражающих нынешний уровень систематики (Котов и др., 2010; Kotov et al., 2016) и по общепризнанным определительным ключам субфоссильных остатков ветвистоусых ракообразных из европейских водоёмов (Szeroczyńska, Sarmaja-Korjonen, 2007), также с использованием самых современных публикаций по экологии и таксономии отдельных групп Cladocera ведущих российских и зарубежных карцинологов (Коровчинский, 2004; Kotov, 2016; Van Damme, Nevalainen, 2019 и др.). Все обнаруженные остатки Cladocera определяли до вида, группы видов или только до уровня рода, при наличии проблем с идентификацией. Эколого-фаунистическая характеристика выявленных видов кладоцер описана на основе определителей (Коровчинский, 2004; Смирнов, 2010; Orlova-Bienkowskaja, 2001 и др.) и базы данных, предложенной А.А. Котовым с соавторами (Forró et al., 2008; Kotov et al., 2013). Определения заносили в базу данных в формате Microsoft Excel 2007. Объёмную детальную фотосъёмку хитиновых остатков ветвистоусых ракообразных проводили при помощи дигитализированной оптической системы Carl Zeiss Axio Lab A1 в комплекте с камерой для микросъёмки и станцией анализа изображений (программа ZEN lite 2012 blue Service Pack 2).

Для изучения структуры эфиппиумов *Ceriodaphnia* использовали пробы из личных коллекций А.А. Котова и Н.Н. Смирнова (Приложение 2). Эти пробы были ранее отобраны в центрально-северной европейской части России с использованием небольших планктонных сеток (с размером ячеек 50 мкм) и фиксированы 2–4% раствором формальдегида или 96% раствором этилового спирта (Котов, 2013). Виды *Ceriodaphnia* в них были идентифицированы с помощью доступных определительных ключей (Korovchinsky 1995; Alonso 1996; Hudac 2010; Котов и др., 2010), главным образом основываясь на признаках

постабдомена и постабдоминальных коготков. Перед дальнейшим анализом идентификация каждой эфиппидальной самки была дополнительно перепроверена во избежание допущения ошибок, поскольку во многих образцах одновременно содержалось несколько видов *Ceriodaphnia*. Морфологию эфиппидумов исследовали под микроскопом Olympus BX41 (Olympus Corporation, Япония), оснащённым цифровой камерой INFINITY, и сканирующим электронным микроскопом CamScan MV 2300 (TESCAN Brno s.r.o., Чехия). Для световой микроскопии эфиппидальных самок *Ceriodaphnia* переносили на предметные стёкла с нанесённой на них каплей глицерина, покрывали покровными стёклами с пластилиновыми ножками. Эфиппидумы некоторых животных вскрывали, левую и правую части разделяли по спинному краю, а одну из двух частей фотографировали.

Для сканирующей электронной микроскопии эфиппидальных самок переносили в дистиллированную воду, замораживали при температуре -70°C и лиофилизировали в системе Labconco 1L (Labconco, США) (см. Котов, 2013). Высушенные образцы наклеивали на алюминиевые столики, напыляли золотом при помощи вакуумной напылительной установки S150A Sputter Coater (Edwards, Великобритания) методом ионного распыления и исследовали под сканирующим электронным микроскопом при ускоряющем напряжении 20 кВ.

2.2. Статистическая обработка результатов исследования и их анализ

Анализ изменения разнообразия биотических групп выполнен с использованием индексов, определяющих степень видового богатства, разнообразия и доминирования сообществ ветвистоусых ракообразных: индекса Шеннона–Уивера (1) (Shannon, Weaver, 1963), индекса выравненности экологических групп Пиелу (2) (Pielou, 1966).

Индекс Шеннона–Уивера (H) вычисляется по формуле:

$$H = - \sum \frac{N_i}{N} \log_2 \frac{N_i}{N} \quad (1),$$

где N_i – общая численность вида или внутривидовой разновидности; N – общая численность отмеченных особей.

Индекс выравненности Пиелу (E) вычисляется на основании индекса Шеннона–Уивера по формуле:

$$E = \frac{H}{\log_2 S} \quad (2),$$

где H – индекс Шеннона–Уивера; S – число отмеченных в водном объекте видов. При вычислении индекса Пиелу применяется логарифм с тем же основанием, что был применен при вычислении индекса Шеннона–Уивера. Для индексов биоразнообразия также была рассчитана стандартная ошибка среднего (SD_x), рассчитанная по формуле (3).

$$SD_x = \frac{b}{\sqrt{n}} \quad (3),$$

где b – стандартное отклонение; n – количество объектов исследования.

Величину попарного сходства между пробами оценивали по коэффициенту Жаккара (Jaccard, 1901) и индексу общности Чекановского–Съёренсена (Sørensen, 1948). Коэффициент Жаккара (K_j) вычисляется по формуле (4):

$$K_j = \frac{c}{a+b-c} \quad (4),$$

где a – количество (учтённых) видов первой экосистемы (или пробной площадки, территории, пробы и др.); b – количество видов второй экосистемы; c – количество общих для 1-ой и 2-ой экосистем видов.

Индекс общности Чекановского–Съёренсена вычисляется по формуле (5):

$$I_{Cs} = \frac{2a}{(a+b)+(a+c)} \quad (5),$$

где a – число общих видов, присутствующих в двух сообществах; b – число видов, имеющихся только в первом сообществе; c – число видов, имеющихся только во втором сообществе.

Индекс сапробности был установлен по методу Р. Пантле и Г. Букка (Pantle, BUCK, 1955) в модификации В. Сладечека (Sládeček, 1965), где h – относительная частота встречаемости гидробионтов, s – их индикаторная значимость:

$$S = \sum s \cdot h / \sum h \quad (6)$$

«В стратиграфический анализ были включены таксоны, относительная численность которых составила не менее 1% от общей численности Cladocera в пробе» (Фролова и др., 2018). В гидробиологии широко применяются четыре градации доминирования: доминанты, субдоминанты, второстепенные и случайные виды. При учете организмов методом выборочного обследования выявлено, что их численность (при прочих равных условиях) пропорциональна количеству собранных проб, т.е., обследованной площади (Баканов, 1987), поэтому для выделения классов доминирования по численности может использоваться шкала Любарского (Табл. 2), где N – доля вида в общей численности (%) (Розенберг, 2005). Статистический и стратиграфический анализы выполнены в программе C2 С. Джаггенса (Juggins, 2007) и пакете PAST (ССА, РСА, Сериация отсутствия-присутствия, Species packing) (version 3.26, Hammer et al., 2001), фаунистические зоны выделены с помощью кластерного анализа CONISS программы TILIA version 2.0.b.4 (Grimm, 2004).

Табл. 2. Шкала доминирования Любарского по численности.

Балл	Границы классов по численности	Степень доминирования
1	$0 < N \leq 4$	Малозначимый вид
2	$4 < N \leq 16$	Второстепенный
3	$16 < N \leq 36$	Субдоминант
4	$36 < N \leq 64$	Доминант
5	$64 < N \leq 100$	Абсолютный доминант

Рисунки и микрофотографии были подготовлены к печати с применением графических редакторов Adobe Illustrator.CC.2017, Adobe Photoshop 7.0, ZEN (Carl Zeiss, Германия), Helicon Focus 7.0.2 2018. Космоснимки озёр и регионов исследования подготовлены с использованием программы Google Earth Pro 7.3.2.5776.

ГЛАВА 3. РЕГИОН ИССЛЕДОВАНИЯ

На карте Европейской части России отмечены озёра, выбранные нами в качестве объектов исследования (Рис. 4). Регион исследования охватывает территорию Фенноскандии (Кольский полуостров, Республика Карелия, Карельский перешеек), центральной части Восточно-Европейской равнины (Ярославская и Ивановская области), Большеземельской тундры.

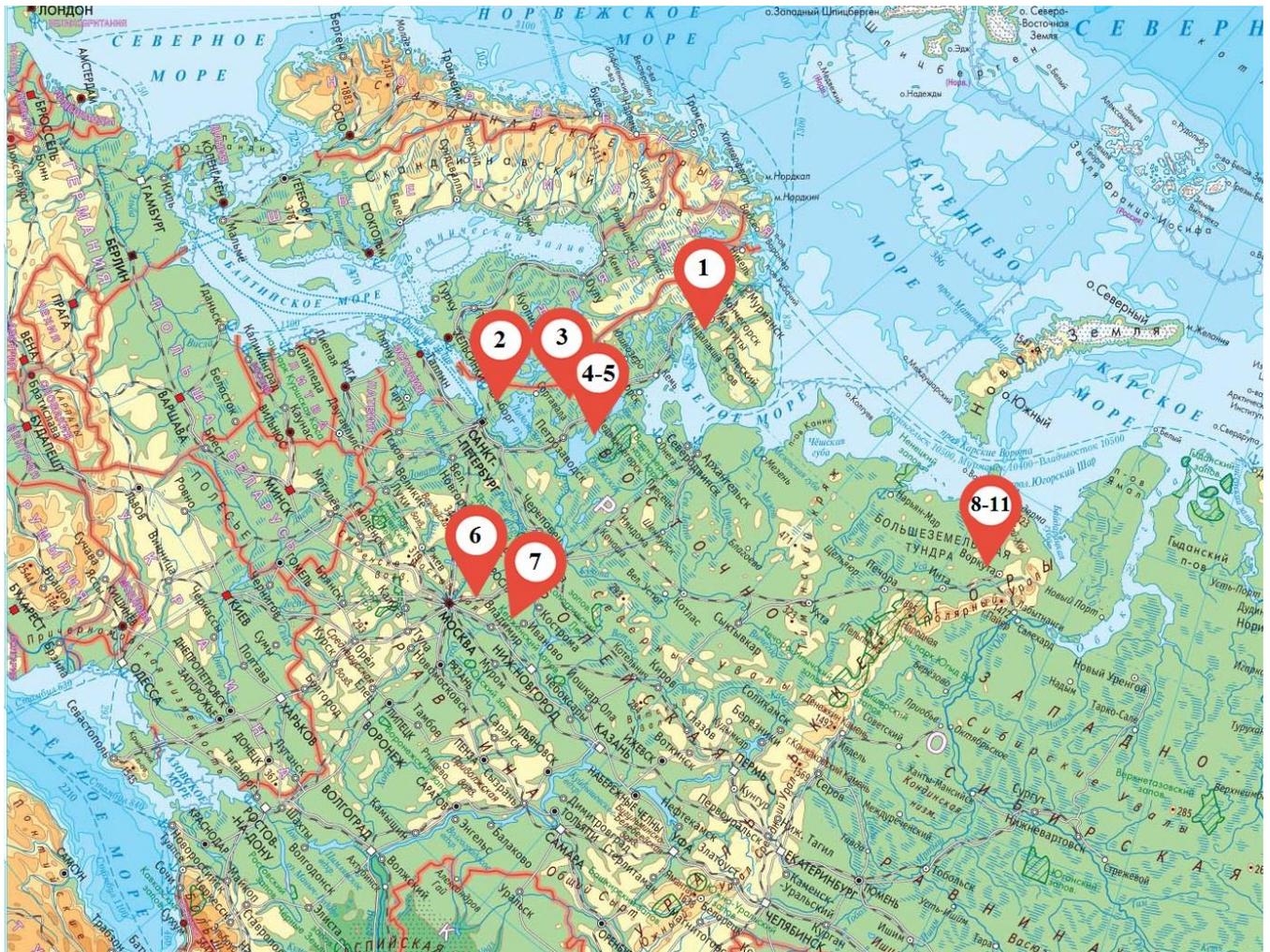


Рис. 4. Расположение исследованных озёр на карте: 1. оз. Антюх-Ламбина; 2 – оз. Медведевское; 3 – оз. Южное Хаугилампи; 4 – оз. Гахкозеро; 5 – оз. Малое Шиброзеро; 6 – оз. Плещеево; 7 – оз. Рубское; 8-11 – Харбейская система озёр (оз. Большой Харбей, оз. Километровое, оз. Котово, оз. Головка) (карта из Каталог векторных карт..., 2019 с изменениями).

3.1. Большеземельская тундра

«Большеземельская тундра ограничена на севере Пай-Хоем, на юге – реками Усой и Печорой, на западе – р. Печорой, на востоке – Уральским хребтом. Мусюры, широкие гряды с пологими склонами, располагаются преимущественно параллельно речным долинам и ориентированы в различных направлениях (Станкевич, 1962)» (Ибрагимова, 2018). Для территорий Большеземельской тундры характерно наличие криолитозоны в виде многолетнемёрзлых пород, а также большого количества озёр, что препятствует инфильтрации поверхностных вод, которые, в свою очередь, имеют низкую минерализацию (не выше 100 мг/г, чаще 20–60 мг/л), преимущественно гидрокарбонатно-кальциевого типа (Гудованный, 2011; Тетерюк, 2011).

«В прибрежье исследованных Харбейских озёр донные субстраты представлены песками и галькой, в профундали выражены илистые грунты. Регион характеризуется субарктическим, резко континентальным климатом со средней годовой температурой воздуха -7°C (Гудованный, 2011). В восточной части Большеземельской тундры продолжительность тёплого периода (с температурой воздуха выше 0°C) составляет 128 дней, продолжительность вегетационного периода (с температурой воздуха выше 5°C) – 91 день. Среднемесячная температура воздуха лета составляет 9.4°C (Гудованный, 2011). За последние десятилетия в обследованном регионе отмечается увеличение разницы между самым тёплым (июль) и самым холодным (январь) месяцами на $1,4^{\circ}\text{C}$, что свидетельствует об усилении континентальности климата (Власова, 1976). Кроме того, отмечены повышения среднемесячных температур в короткий вегетационный период, например, за последние 50 лет среднемесячная температура мая повысилась на 2.5°C , а среднеиюньская на 3.5°C (Гудованный, 2011). Система Харбейских озёр, образовавшаяся в результате поздневалдайского оледенения и расположенная в междуречье рек Коротайха и Большая Роговая, является наиболее крупной на юго-востоке Большеземельской тундры» (Фролова и др., 2015; Ибрагимова, 2018). Система представляет собой цепочку последовательно соединенных водоёмов (Головка, Большой и Малый Харбей),

которые сообщаются с мелкими озёрами (Километровое, Котово, Ленинградское) с помощью протоков (Цит. по: Тетерюк, 2011) (Рис. 5, Табл. 3).



Рис. 5. Физико-географическое положение Харбейской системы озёр. Космоснимок сделан с использованием программы Google Earth Pro 7.3.2.5776.

Табл. 3. Физические свойства исследуемых озёр Харбейской системы.

	оз. Километровое	оз. Котово	оз. Б. Харбей	оз. Головка
Координаты	N 67° 36.463' E 062° 52.148'	N 67° 32.742' E 062° 51.630'	N 67° 33.765' E 062° 54.578'	N 67° 32.742' E 062° 51.630'
Глубина (м)	9	4	9	7
Прозрачность (м)	1.3	1.3	2.9	0.7
pH	7.2	7.6	7.2	7.3
t° воды	11.5°	13.2°	16.1°	11.8°
t° Воздуха	11°	9°	15°	7°
Электропроводность (µS/cm)	37	26	27	26
O ₂ (%)	80.30	89.60	88.3	86.7
O ₂ (мг/л)	8.9	9.1	8.4	9.2

«Отбор колонок донных отложений производился сотрудниками Казанского (Приволжского) федерального университета в рамках совместной летней полевой экспедиции с Институтом биологии Коми НЦ Уральского отделения РАН в июле

– августе 2011 года. Для анализа состава тафоценозов колонки донных отложений отбирали пробоотборником фирмы UWITEC в наиболее глубокой части исследуемого озера. Замеры прозрачности выполняли стандартным методом по диску Секки, произведены замеры рН воды озера, температуры воды и воздуха, электропроводности и содержания кислорода. Для карцинологического анализа колонку донных отложений исследовали с высокой степенью разрешения, с шагом нарезки грунта в один сантиметр. Таким образом, проанализировали 27 образцов из оз. Котово, 16 образцов из оз. Километровое, 11 образцов оз. Большой Харбей и 10 образцов оз. Головка» (Фролова и др., 2015; Ибрагимова, 2018).

«В 1998 г. для региона исследований выполнили радиоуглеродное датирование осадков озёрных отложений с использованием акселераторной масс-спектрометрии (AMS-датирование) для озера Ванкавад (65°59'08 с.ш., 59°27'23 в.д). По результатам углеродного датирования в лаборатории Хельсинского университета (Финляндия) возраст колонки донных отложений мощностью 210–220 см составил 5650 лет. Аналогичное датирование, выполненное для озера Большой Харбей, позволило оценить возраст колонки донных отложений 215–217 см в 5790 лет (Цит. по: Sarmaja-Korjonen et al., 2003), т.е. скорость осадконакопления для Харбейских озёр несколько ниже, чем было установлено для оз. Ванкавад. В отличие от оз. Ванкавад, располагающегося в зоне северной тайги, система Харбейских озёр расположена севернее, в менее продуктивной зоне южной тундры. В 2013 г. в лаборатории геохронологии СПбГУ было выполнено определение средней скорости осадконакопления в озере Б. Харбей с применением ^{210}Pb -метода. При определении средней скорости осадконакопления Харбейских озёр по свинцу были получены более высокие значения средней скорости осадконакопления, по крайней мере, для верхних 27 см донных отложений исследованных озёр. Среднее значение скорости осадконакопления, рассчитанное для первых 20 см колонки, составило $1,34 \pm 0,12$ мм/год и, соответственно, возраст слоя 19–20 см – 149 ± 13 лет. Распределение содержания ^{210}Pb по глубине керна указывает на отсутствие заметных колебаний скорости осадконакопления за весь датированный интервал времени. Более глубокие слои

колонки грунта содержат незначительные количества $^{210}\text{Pb}_{\text{изб}}$, свидетельствующие о практически полном распаде радионуклида на рубеже около 150 лет, являющимся предельным возрастным значением для ^{210}Pb метода» (Фролова и др., 2015; Ибрагимова, 2018).

3.2. Фенноскандия (Кольско-Карельская провинция)

Кольский полуостров и Карелия располагаются в восточной части Балтийского щита, являвшегося одним из крупнейших центров оледенения Евразии в четвертичное время (Мильков, Гвоздецкий, 1986). Западная часть Кольского полуострова, где расположены отдельные горные массивы с плоскими вершинами, разделенные депрессиями, является наиболее высотной – вершины достигают 900–1000 м. Восточная половина Кольского полуострова имеет более спокойный волнистый рельеф с высотами 150–250 м. Территория Карелии имеет более пересеченный рельеф со средними высотами 150–200 м. Наибольшие высоты относятся к возвышенности Маанселькя, достигающей на северо-западе 657 м. Западно-Карельская возвышенность примыкает к ней на юго-востоке с максимальной отметкой 417 м (Основы геоморфологии..., 2017). Рельеф Кольского полуострова и Карелии формировался в течение длительного периода континентального развития в условиях устойчивого поднятия и сплошного распространения кристаллических пород. Траектория движения ледника совпала с направлением простиранья основных тектонических структур, что усилило его активность, однако ледник лишь шлифовал, углублял и расширял многочисленные доледниковые понижения. Интенсивные денудационные процессы, сопровождавшиеся процессами тектоническими, способствовали формированию поверхности выравнивания и привели к господству в регионе денудационно-тектонического, структурно-денудационного и денудационного рельефа. С относительно недавним освобождением территории от ледникового покрова связана невыработанность гидрографической сети региона и обилие озёр, сохранивших форму озёрных котловин, оставшуюся в наследство от ледникового периода (Основы геоморфологии..., 2017). Арктические и субарктические

регионы отличаются низкой скоростью осадконакопления. Так, в озёрах севера Фенноскандии средние скорости осадконакопления были довольно постоянны в течение последнего столетия и находились в пределах 0,3–1,2 мм/год, в среднем примерно 1 мм/год (Даувальтер, Хлопцева 2008).

Заонежский полуостров

«Заонежский полуостров – уникальный уголок Карелии, расположенный в среднетаежной подзоне Карелии на северо-западном побережье Онежского озера (Филимонова, Лаврова, 2015) (Рис. 6). Его восточные берега омываются Заонежским заливом, на севере полуостров граничит с Повенетским заливом, а на западе омывается водами залива Лижма и заливом Большой Онеги (Lindholm, 2014). Площадь Заонежского полуострова составляет 1900 км² и насчитывает на своей территории 251 озеро общей площадью 212 км², или 8%, а озёрные звенья составляют – 19%, т.е. около 30% территории Заонежья покрыто водой (Golubev et al., 2014; Ибрагимова, 2018). По происхождению большая часть водоёмов Заонежья относится к провальным-тектоническим и тектонико-ледниковым. Как правило, их отличает своеобразная очень вытянутая форма. Длина может достигать десятков километров, а ширина в отдельных местах не превышать нескольких сотен метров. Озёра подобной очень вытянутой формы достаточно редки и встречаются только в Северной Шотландии, на плато Кемберленд (северо – западная Англия) и на плато Путорана (северо-запад Средней Сибири) (Семенов, 1993). Поскольку зеркало ряда заонежских озёр находится ниже уровня Онежского озера, то водообмен между ними происходит на подземном уровне, а качество вод зависит от состава вмещающих комплексов пород (Субетто, 2009)»(Ибрагимова, 2018). «Климат Заонежья имеет свои особенности, выделяющие его в целом от других экологически ценных районов Карелии. Положение полуострова между 620 и 630 с.ш. определяет количество солнечного тепла, получаемого в течение года: около 72 ккал/см²/г, при этом около 65% в мае-августе, а 35% – в осенне-зимние месяцы. Средние годовые температуры воздуха в Заонежье положительные и составляют 2,3°C. Самый холодный месяц – февраль (среднемесячная температура -10,2°C–11,0°C), самый тёплый – июль

(среднемесячная температура $15,8^{\circ}\text{C}$ – $16,7^{\circ}\text{C}$) (Материалы комплексного..., 2013)» (Ибрагимова, 2018).



Рис. 6. Физико-географическое положение озёр Западно-Карельской возвышенности (А) и Заонежского полуострова (Б, В): А - оз. Южное Хаугилампи; Б – оз. Гахкозеро, В – оз. Малое Шиброзеро. Космоснимки подготовлены с использованием программы Google Earth Pro 7.3.2.5776 (карта из: Каталог векторных карт..., 2019 с изменениями).

«В апреле 2015 г. была организована экспедиция на Заонежский полуостров, в ходе которой русским торфяным буром произведен отбор двух колонок донных отложений озера Малое Шиброзеро (7 м – с перекрытием; 6.15 м – без перекрытия) и двух колонок оз. Гахкозеро (4.25 м – с перекрытием; 4 м – без перекрытия): колонки, отобранные с перекрытием, хранятся в депозитории ИВПС КарНЦ РАН (Петрозаводск, Республика Карелия), колонки без перекрытий

использовались для палео-исследований» (Ибрагимова, 2018). Экспедиционные работы проводились совместно с сотрудниками Института водных проблем Севера КарНЦ РАН (г. Петрозаводск), Казанского (Приволжского) федерального университета (г. Казань), Российского государственного педагогического университета им. А. И. Герцена (г. Санкт-Петербург), Университета Тарту (Эстония, Тарту). Для кладоцерного анализа в рамках полевых работ было отобрано по всей длине колонок 23 пробы озера Гахкозеро и 28 проб озера Малое Шиброзера, нарезанных по 1–3 см, с шагом в 10–20 см.

Провели литостратиграфический анализ колонок донных отложений, анализ ионного состава, газового режима, а также отобрали пробы донных отложений для палеобиологических анализов (споро-пыльцевой, диатомовый, хирономидный и кладоцерный анализы). «Согласно литостратиграфическому анализу донных отложений озера Малое Шиброзера провели описание характера седиментогенеза: тёмно-бурая органогенная однородная гиттия на глубине 6,50 м от поверхности озера приобретает более серый оттенок, что говорит об увеличении содержания минерального компонента в отложениях. На глубине 6,75 отмечается переходный интервал-слоистый серо-коричневый алеврит с включением растительных остатков (мхи), толщина слоёв разная. Серовато-бурая минерализованная гиттия, отмечающаяся на глубине 7.05 м, переходит на глубине 7.26 м в тёмно-серый алеврит, далее на глубине 7.50 м в слоистую серую опесчаненную гиттию. Переходная зона, представленная слоистым серым алевритом с чёрными прослоями органики, наблюдается на глубине 7.78 м. Серая слоистая опесчаненная глина с прослоями гидротроилита, представленная на глубине 7.82– 8.01 м, всё более опесчанивается с продвижением вниз по колонке – ширина песчаных слоёв достигает 4 см. Одновременно отмечаются алевритовые прослойки шириной до 4 см. На глубине 9.40 м слои глины светлеют и истончаются. На 9.70 – 9.95 м глубине отмечается слой розовых тонкослоистых глин, которые дальше переходят в серые четко-слоистые глины. Донные отложения оз. Гахкозеро на глубине 3.50–7.00 м представлены тёмно-бурой органогенной однородной гиттией с включением растительных остатков в верхней части

колонки и на глубине 4.90 м. Донные отложения, начиная с глубины 4.50 м уплотняются. На глубине 7.00 м – резкий эрозионный контакт. В интервале 7.00 – 7.25 м наблюдается переходный интервал в виде слоистого серо-коричневого алеврита с включением растительных остатков (мхи). Толщина слоев разная, контакт плавный. Начиная с глубины 7.25 м донные отложения представлены ленточными глинами» (Ибрагимова, 2018).

«Возраст горизонта розоватых ленточных глин («розовый горизонт»), являющегося стратиграфическим маркером отложений Онежского приледникового озера и образовавшегося при диагенетических изменениях донных осадков в ходе резкого падения уровня Онежского озера, составляет около 11 300 лет (12 300 кал. л.н.) (Демидов, 2005). «Розовый горизонт» в озере Гахкозеро отмечается на глубине ниже 447 см от дна озера, отложения которого в этом слое представлены ленточными глинами. Переход слабовыраженный, нечёткий. «Розовый горизонт» в озере Малое Шиброзеро отмечается на глубине ниже 970 см от поверхности озера, контакт резкий. Зная глубину залегания ленточных глин и среднюю скорость осадконакопления в последние 100 лет – 1 мм/год (Даувальтер, Хлопцева 2008), нами был проведен грубый расчёт примерного возраста нижней части колонки оз. Малое Шиброзеро – 10 600 кал. л.н, озера Гахкозеро – 11 900 кал. л.н. В лаборатории Национального Университета Тайвань выполнено датирование образцов донных отложений озера Гахкозеро, в результате которого установлено, что нижний слой озера Гахкозеро, содержащий остатки ветвистых ракообразных, соответствует возрасту 12955 ± 165 кал. л.н. В НИЛ «Палеоклиматологии, палеоэкологии, палеомагнетизма» выполнен послойный геохимический анализ донных отложений и анализ ППП (%) 23 проб оз. Гахкозеро и 28 проб оз. Малое Шиброзеро» (Ибрагимова, 2018).

Западно-Карельская возвышенность

Западно - Карельская возвышенность является одним из наиболее крупных и довольно сложных орографических районов Карелии. Данный район представляет собой юго-восточные отроги водораздельного хребта Маанселькя и

характеризуется преобладанием абсолютных высот от 180 до 300 м, располагается в пределах территории от оз. Верхнее Куйто на севере до оз. Янисъярви на юге, и до оз. Сегозера и Суоярви на востоке (Бискэ, 1959) (Рис. 6). Рельеф исследуемого района характеризуется как денудационно-тектонический средний и мелкий грядово-холмистый (Основы геоморфологии..., 2017). В пределах возвышенности выделяют три главные цепи гряд: западную, центральную и восточную (Бискэ, 1959).

Озеро Южное Хаугилампи находится в восточной части Западно-Карельской возвышенности, в районе сочленения центральной и восточной цепей гряд. Район исследования ограничен с северо-запада серией гряд центральной цепи (максимальные абсолютные отметки до 399 м – г. Кужарви), с северо-востока – котловиной оз. Елмозера (130 м). На юго-востоке границей является серия гряд восточной цепи (отметки высот до 262 м – г. Шалговара) и котловина оз. Сегозера (120 м), на юго-западе – котловина оз. Маслозера (124 м). Котловина озера представляет собой межморенное понижение. Согласно генетической классификации Пармузина (Пармузин, 1975), водоём относится к классу экзогенных, к типу гляциогенных котловин (подтип моренные котловины). Согласно возрастно-генетической классификации Д. Д. Квасова (Квасов, 1986), водоём можно отнести к классу озёр, возникших на рубеже позднеледниковья и голоцена (12–8 тысяч лет назад), типу озёр, образовавшихся в котловинах моренных возвышенностей. Общая мощность изученных четвертичных отложений озера Южное Хаугилампи составляет 3.5 м. Отложения представлены преимущественно сапропелем, цвет которого меняется от зеленовато-бурого до тёмно-оливкового (Рис. 7). В колонке отмечен эрозионный контакт с нижележащей толщей, выделяемый скоплением песчаного материала. На забое отмечается увеличение песчаных частиц. В слоях, где наблюдалось изменение цвета и грансостава донных отложений, отобрали образцы на геохронологический анализ по изотопу ^{14}C . Датировка слоя 570–574 см соответствует примерному возрасту 12730 кал. л.н.



Рис. 7. Физико-географическое положение (Карельский перешеек, Ленинградская область) и батиметрическая схема оз. Медведевское (по: Озеро Медведевское., 2009). Космоснимок сделан с использованием программы Google Earth Pro 7.3.2.5776. (карта из: Каталог векторных карт..., 2019 с изменениями).

Карельский перешеек

«Карельский перешеек характеризуется морским климатом, со средней температурой января -9°C , средней температурой июля $+16^{\circ}\text{C}$ и среднегодовой температурой $+3^{\circ}\text{C}$ (Сырых и др., 2015). Регион характеризуется невысокой заболоченностью, растительность соответствует среднетаежной подзоне Восточно-Европейской тайги – сосновый лес с примесью ели (Субетто, 2003)» (Фролова и др., 2018; Ибрагимова, 2018).

«Озеро Медведевское ($60^{\circ}31'51.0$ с.ш., $29^{\circ}53'57.0$ в.д., 102.2 м н.у.м., площадь – 0.44 км², 0.5 км в ширину, 1.18 км в длину, максимальная глубина около 4 м), расположенное на центральной возвышенности Карельского перешейка,

освободилось от ледника в период лужской стадии и благодаря своему высотному положению и малой площади водосборного бассейна не заливалось водами крупных приледниковых водоёмов после дегляциации (Рис. 7). Озеро ледникового происхождения сформировалось на валунных суглинках и супесях ранее 12650 кал. л.н. Дно озера песчано-каменистое с наличием заиленных участков. Вода в озере светлая, прозрачная, летнего «цветения» воды практически не отмечается. Восточный и западный берега заболочены. Озеро Медведевское дренируется небольшими ручьями, входящими в водосборную систему Ладожского озера. (Субетто, 2009; Андроников и др., 2014; Сырых и др., 2015). В ранних исследованиях донных отложений озера Медведевское было выявлено наличие тонкого прослоя вулканического пепла Ведде, возраст которого датируется 12 тыс. кал. л.н., а также были обнаружены следы метеоритного удара в позднедриасовых осадках (Subetto et al., 2002; Андроников и др., 2014)» (Фролова и др., 2018; Ибрагимова, 2018).

«Весной 2014 года со льда отобрали две колонки донных отложений длиной 1 и 2.5 м, с глубины 2.35 м и 4 м соответственно, на основе которых «собрали» композитную колонку. Отбор колонки грунта производили с центральной части водоёма. Донные отложения представлены позднеледниковыми серыми песками и глинами и голоценовыми тёмно-бурыми органогенными илами. Верхняя часть колонки 1 (0–83 см) представлена тёмно-коричневой органогенной гиттией с чёткой нижней границей, на 83–95 см илисто-глинистая гиттия приобретает зеленовато-серый цвет с буроватыми прослоями. Колонка 2 на глубине 0–88см представлена тёмно-коричневой органогенной гиттией с включениями детрита, ниже (88 – 108 см) отмечается слабая слоистость, верхняя граница нечёткая. На глубине 108–131 см донные отложения представлены зеленовато-серой илисто-глинистой гиттией с чёткой нижней границей, которая на глубине 131–180 см переходит в тёмно-серую плотную илистую глину с примесью песка. Колонки донных отложений озера, период седиментации которых охватывает позднеледниковье и весь голоцен, проанализировали на потерю массы при прокаливании (ППП, %) и датировали методом ускорительной масс-

спектрометрии (^{14}C AMS-методом) в лаборатории Ионно-лучевой физики Швейцарской высшей технической школы Цюриха (LIBF ETH, Zürich) (Табл. 4).

Табл. 4. Датирование донных отложений оз. Медведовское (Сырых и др., 2015).

Лаб. №.	Колонка	Глубина отбора, см	Глубина композит. колонки, см	^{14}C возраст (кал. л.н)	Календарный возраст (лет назад)
D50	1	25	20	1679±12	1580±20
D39	1	62	62	4015±37	4490±40
55424	1	74	74	4676±68	5406±92
55426	2	16	78	5368±71	6165±94
D2	2	68	140	7546 ±53	8360±45
55425	2	162	224	10431±152	12301±246

Результаты анализа ППП, литостратиграфического и радиоуглеродного анализов использовали для стратиграфической корреляции кернов и составления композитной колонки донных отложений с оптимальным аналитическим разрешением (Рис. 8). Для кладоцерного анализа по всей колонке донных отложений отобрали образцы с интервалом 1–6 см» (Фролова и др., 2018; Ибрагимова, 2018).

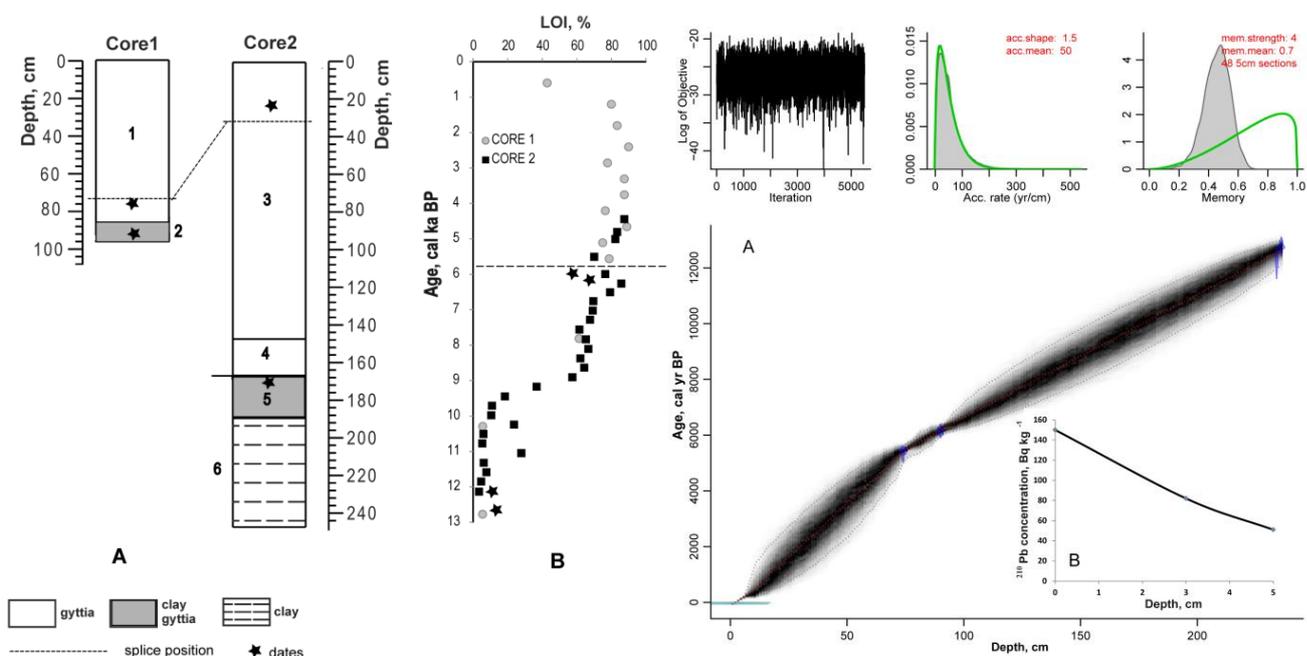


Рис. 8. Литостратиграфический анализ и временная модель коррелированной колонки донных отложений оз. Медведовское (Сырых и др., 2015).

Кольский полуостров

«Кольский полуостров – один из ключевых районов при изучении постгляциального развития Европейского Севера. Исследуемые нами субарктические водные экосистемы отличаются низкой степенью устойчивости к антропогенному воздействию и крайне медленной скоростью восстановления» (Frolova et al., 2013; Ибрагимова, 2018). Кольский полуостров характеризуется очень высокой озёрностью и хорошо развитой гидрографической сетью. Преобладают мелкие озёра площадью менее 1.0 км². «Речная эрозия и морозное выветривание в полярных условиях, характерные периоду постгляциации, внесли свой вклад в современный образ Кольского полуострова (Лаврова, 1947). Суровый климат Кольского полуострова находится под влиянием положения региона на крайнем северо-западе России. Средняя температура июля составляет 10 – 12°C средняя температура января около – 9.5° С. Годовая сумма осадков 350 – 400 мм (Мильков, Гвоздецкий, 1986). Последние десятилетия характеризуются заметным потеплением на Кольском полуострове. Среднегодовая температура воздуха в г. Мурманске для периода 1881–1990 гг. составляла 0°C. С 1991 по 2013 гг. среднегодовая температура воздуха повысилась до 1°C, а за десятилетие 2004–2013 гг. она возросла на 1.4 °C. Изменения климатических условий нельзя списать исключительно на антропогенное воздействие. Наблюдаемое потепление охватывает весь регион и практически не зависит от плотности населения и характера хозяйственной деятельности (Демин и др., 2014).

Объектом исследования выбрали озеро Антюх-Ламбина (67 06'527 с.ш., 33 31'361 в.д.; высота над уровнем моря – 59.4 м, площадь – 200 м²), расположенное в южной части Кольского полуострова, восточнее г. Кандалакша, на южном берегу озера Колвицкое (площадь зеркала – 121 км²), с которым соединено узким проливом (Рис. 9). Летом 2015 г. отечественным поршневым буром отобрали колонки донных отложений озера Антюх-Ламбина длиной 3 м, которая была использована для радиоуглеродного, литологического и палеобиологического анализов (диатомовый, споро-пыльцевой, хирономидный и кладоцерный). Радиоуглеродное датирование выполняли в лаборатории

геоморфологических и палеогеографических исследований полярных регионов и Мирового океана института Наук о Земле СПбГУ г. Санкт-Петербурга». (Ибрагимова, 2018).



Рис. 9. Физико-географическое положение оз. Антюх-Ламбина и литостратиграфический анализ колонок донных отложений. Космоснимок подготовлен с использованием программы Google Earth Pro 7.3.2.5776. (карта из: Varents sea map, 2012 с изменениями).

«Стратиграфия разреза: в нижней части представлены зеленовато-серые глины (6.95 – 6.37 м.), далее сменяющиеся чёткой переходной зоной, сформированной алевритом с гиттией (6.37 – 6.1 м.), и далее мощным слоем гиттии с большим количеством алеврита, уменьшающегося вверх по разрезу, с отчётливыми крупными макроостатками (Рис. 9). В нижней части разреза (6.37 – 6.3 м.) был взят образец на датирование, возраст которого составил ~9.3 тыс. ^{14}C лет (10.5 тыс. кал. л.н.) (Grekov, Kolka, 2016). На кладоцерный анализ из колонки грунта отобрали 25 образцов» (Ибрагимова, 2018).

3.3. Центральная часть Восточно-Европейской равнины

Для региона характерно наличие постледниковых ландшафтов, сочетающих черты моренного и эрозионного рельефа, и большого количества озёр, образовавшихся после деградации московского ледника (около 150 тысяч лет назад) (Марков, Величко, 1967; Сластенов, Марков, 2010). Антропогенная нагрузка отражается на постледниковых озёрах увеличением скорости их зарастания и заболачивания (История озёр..., 1992).

«В период валдайского оледенения ледяной щит не заходил на территорию региона, однако краевые территории оказались под влиянием приледниковых вод. Регион характеризуется умеренно континентальным климатом, на формирование которого влияет морской воздух, поступающий с северной Атлантики, и трансформированный над территорией Западной Европы. Непродолжительные оттепели, вызываемые атлантическими или средиземноморскими циклонами, свойственны зимнему периоду. Территория региона расположена в зоне нормального увлажнения, среднегодовое количество осадков варьирует в регионе в пределах от 500 до 780 мм» (История озёр..., 1992).

Ивановская область

«На территории Ивановской области насчитывается более 200 озёр, лишь у немногих из них изучена история формирования (Сластенов, Марков, 2010). При этом характер береговой линии и особенности водосбора позволяют предположить, что раньше некоторые озёра занимали значительно большие площади, и были гораздо более глубокими (Сластенов, Марков, 2010).

Озеро Рубское (56.72545° N, 40.60657° E) – крупнейшее озеро Ивановской области (длина – 2980 м, ширина – 1550 м, площадь акватории – 295 га, средняя глубина – 5,3 м, максимальная глубина – 16,5 м; длина береговой линии – 7250 м; объём воды – 15,7 млн м³) (Пелевина, 2014). Оно является проточным, поскольку через него протекает р. Смердяга (Рис. 10). Поддержание уровня воды происходит за счёт грунтового, дождевого и снегового питания (Пелевина, 2014). Озеро относится к ультрапресным олиготрофным водоёмам с минерализацией воды 30–40 мг/л сложного состава – гидрокарбонатно-сульфатно-хлоридной натриево-

кальциевой со слабокислой реакцией среды (Борисова и др., 2013; Пелевина, 2014), содержание кислорода высокое (5.8–7.1 мг/л, что составляет 62–75% нормального насыщения) (Борисова и др., 2013). Ложе озера сформировано песчаными и суглинистыми отложениями, отмечается большое количество валунного материала (Пелевина, 2014).



Рис. 10. Географическое положение озера Рубское, Ивановская область (слева) и его батиметрическая карта (справа) (по: Батиметрия..., 2018) (карта из: Каталог векторных карт..., 2019 с изменениями).

В ходе полевых работ, проведённых в 2015 г., получены сейсмоакустические профили (6 шт.) с использованием одноканального сейсмоакустического комплекса. Их анализ позволил наметить точки отбора колонок донных отложений озера. Для палеобиологических исследований (споро-пыльцевой, диатомовый и кладоцерный анализы) в июле 2015 года при помощи гидравлического донного керноотборника отобрали колонку донных отложений длиной 4.98 м (см. Core 4 на

Рис. 10). Донные отложения оз. Рубское представляют собой тёмно-коричневый, мягкий сапропель, в верхнем полуметровом слое жидкий, ниже более плотный, пластичный, однородный. Керн послойно извлекали из колонковой трубы: верхний полужидкий осадок – с шагом 10 см, более плотный осадок – с шагом 2 см (Kuzina et al., 2017). Для кладоцерного анализа отобрали 23 образца по всей длине колонки с шагом в 10 см. Радиоуглеродное датирование осадков проводили методом ускорительной масс-спектрометрии (AMS) в Институте физики элементарных частиц Федерального технологического университета Швейцарии (ETH). Доверительный интервал для возрастной шкалы определяли с использованием программы CalibETH (Niklaus et al., 1992). Изотопный возраст органического вещества образцов (кал. л.н.) рассчитывали с использованием калибровочной кривой IntCal 13 и программы OxCal 4.2 (Ramsey, 1995). По данным радиоуглеродного датирования возраст нижних слоев исследованной колонки составил 11000 кал. л.н.» (Ибрагимова и др., 2019).

Ярославская область

В период последнего валдайского оледенения северная часть Ярославской области оказалась в зоне влияния приледниковых вод. Таяния ледника сопровождалось формированием многочисленных озёр, частично сохранившихся на территории Ярославского прогиба (Новский, 1975).

Исследованием водоёмов Ярославской области начали заниматься еще в XIX веке. Так, в записках А.А. Свирелина (1863) имеются сведения о рыбном промысле на оз. Плещеево (Цит. по: Экосистема озера Плещеево, 1989). Наиболее активное изучение водоёмов пришлось на 1980-е гг. и конец 1990-х – 2000-е гг. Необходимость мониторинга водных объектов области возросла с постоянно усиливающимся антропогенным воздействием – поступление промышленных и бытовых стоков в озёра, добыча сапропеля (Цит. по: Экосистема озера Плещеево, 1989). «Озеро Плещеево (Переславское), расположенное на юге Ярославской области, имеет ледниково-моренное происхождение (Рис. 11). Глубокая рывина, сформированная не позднее 600 тыс. лет назад в районе Переславля-Залесского, последовательно расширялась и углублялась льдами днепровского и московского

оледенений. Отступление московского ледника способствовало образованию бассейна, куда поступали талые воды, формирующие древнее Плесшеево озеро. Со временем происходили изменения уровня воды (обмеление), обусловленные эволюцией рельефа, процессами осадконакопления, а также карстовыми явлениями» (История озер..., 1992).

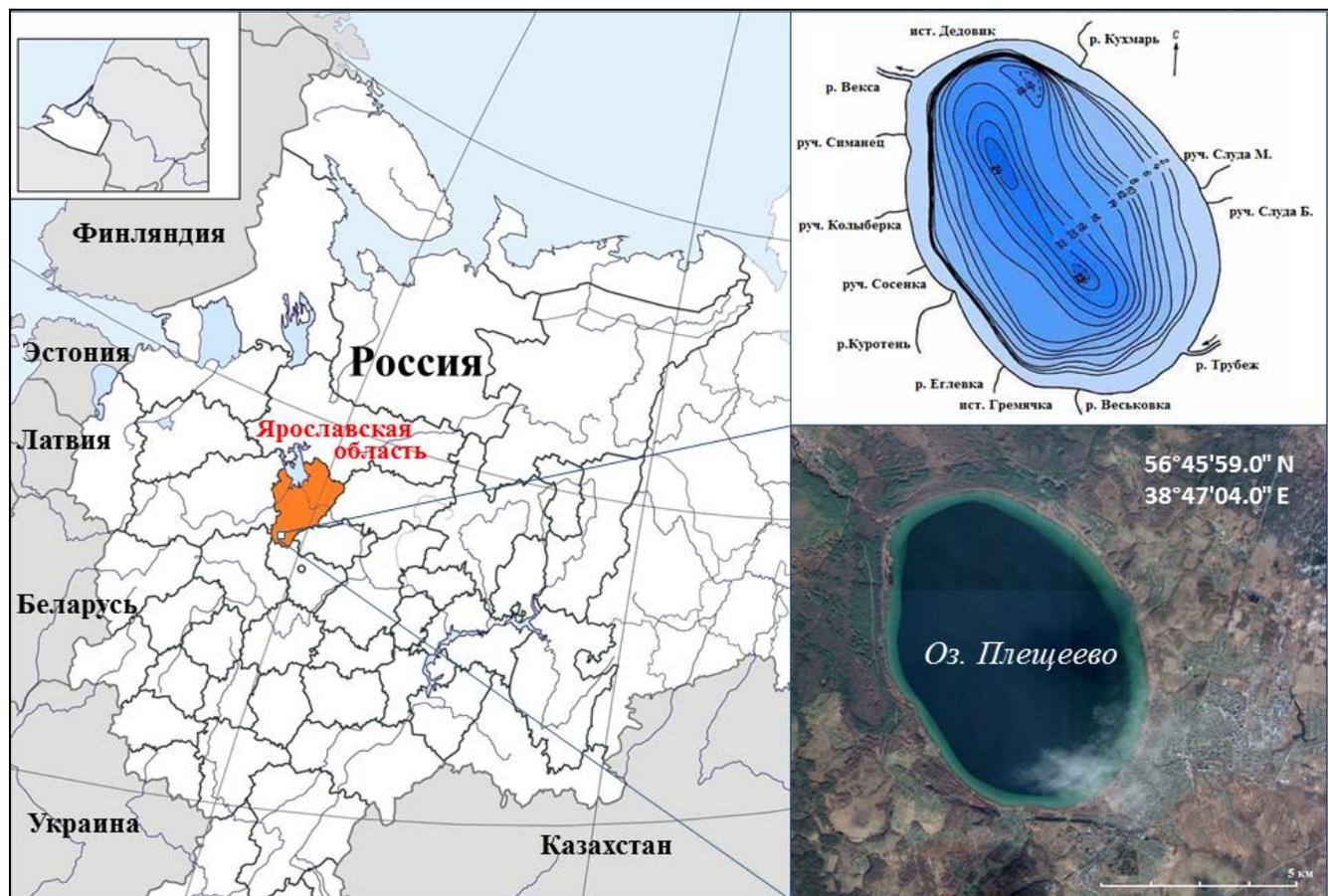


Рис. 11. Физико-географическое положение озера Плесшеево (Ярославская область) и его батиметрическая схема (по: Экосистема озера Плесшеево, 1989). Космоснимок подготовлен с использованием программы Google Earth Pro 7.3.2.5776 (карта из: Каталог векторных карт..., 2019 с изменениями).

Озеро Плесшеево имеет овальную форму, берега ровные, низменные, заболоченные (площадь – 50.8 км², средняя глубина – 11.2 м, максимальная глубина – 24.3 м, объем воды – 0.58 км³). Озеро является единственным крупным глубоководным водоёмом центрального региона Русской равнины. Донные отложения больших глубин представлены чёрным илом, после 13 м происходит

постепенный переход в оливковые илы с дальнейшим переходом в область песка. Между изобатами 2 и 12 м находится зона ракуши. Питание озера происходит благодаря поступлению в озеро стоков р. Трубеж и атмосферных осадков, а также с подземными водами (Кузнецова и др., 2012. «Воды озера являются среднеминерализованными (от 200 до 300 мг/л), относятся к гидрокарбонатному классу группы кальция, отличаются высокой прозрачностью (5.1 – 5.75 м), однако при интенсивном развитии фитопланктона происходит её снижение до 1.8 м (Федорова, 1967). Водообмен озера Плещеево замедленный, благодаря чему оно сильно восприимчиво к антропогенному воздействию. Согласно предыдущим исследованиям, в начале XX в. среднее содержание бикарбонатов составило 150 мг/л, сульфатов и хлоридов – не более 3 – 4 мг/л, тогда как к 1980-м годам их концентрации составляли, соответственно, 175, 20 – 30 и 10 мг/л. Известно, что в озере Плещеево регулярно отмечается наличие анаэробного гипolimниона, существующего на протяжении 3–4 месяцев в году (7–8 м летом и 2–3 м зимой), что является причиной образования сероводорода в озере. В озере имеется зона макрофитов (около 6 % площади озера), наибольшему зарастанию водной и воздушно-водной растительностью подвержены его западная и северо-западная части (Кузнецова и др., 2012)» (История озёр..., 1992).

В ходе экспедиции 2014 г, организованной Институтом геологии и нефтегазовых технологий Казанского (Приволжского) федерального университета, отобрали непрерывную колонку донных отложений озера с глубины 25 м (56°46'08,5"N; 38°46'36,7"E). Согласно радиоуглеродному датированию, нижние слои колонки соответствуют возрасту 6000 – 5500 кал. л.н.

ГЛАВА 4. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

4.1. Тафоценозы *Cladocera* ряда озёр Европейской части России

Кладоцерный анализ Харбейских озёр Большеземельской тундры.

Тафоценоз *Cladocera* озера Километровое.

В составе зоотафоценоза озера Километровое идентифицировано 16 таксонов *Cladocera* (Ibragimova et al., 2018). «Наибольшее количество обнаруженных таксонов принадлежит семейству *Chydoridae*, представители семейства *Daphniidae* и *Bosminidae* представлены в общей сложности пятью таксонами. Из числа доминантов озера Километровое следует назвать *Chydorus* cf. *sphaericus*, средняя относительная численность которого по всему керну составляет 53.1% и *B. (Eubosmina)* sp. (31.0%). Среди второстепенных таксонов отмечается *Bosmina longirostris*. К категории малозначимых видов принадлежат *Alona affinis*, *Alona quadrangularis*, *Eurycercus* sp..

На протяжении исследованной истории озёр кардинальных изменений в составе кладоцерных сообществ не происходило. *Chydorus* cf. *sphaericus* был доминантом в оз. Километровое на протяжении всего исследованного периода (Рис. 12). Палеарктический вид *Chydorus* cf. *sphaericus* часто развивается в массовых количествах, является доминантом и супердоминантом в кладоцерных сообществах озёр (Смирнов, 2010). Также в группу доминирующих видов озёр постоянно входили *B. (Eubosmina)* sp., *Alona affinis*, *Bosmina longirostris*. В ходе анализа принадлежности зоопланктонных организмов к определённым биотопическим зонам было установлено, что большинство обнаруженных видов принадлежало к литорально-пелагическим видам. Что касается изменений в кладоцерных сообществах во временном аспекте, отмечается снижение относительной численности крупного литорального рачка *Eurycercus* sp. Это может объясняться как увеличением прессинга рыб, первостепенно выедающих именно крупные формы зоопланктона (длина тела до *Eurycercus* sp. до 6 мм) (Brooks & Dodson, 1965; Nilssen, 1978), так и уменьшением количества

предпочитаемых таксоном биотопов. Представители этого рода обитают преимущественно в литорали, как правило, среди густых зарослей макрофитов (Flössner, 2000). В целом, данные анализа современного зоопланктона и рецентных отложений сходны: *Chydorus* cf. *sphaericus* выделяется как доминантный вид, отмечается увеличение доли босмин на современном этапе изучения (Фефилова и др., 2014)» (Фролова и др., 2015; Ибрагимова, 2018).

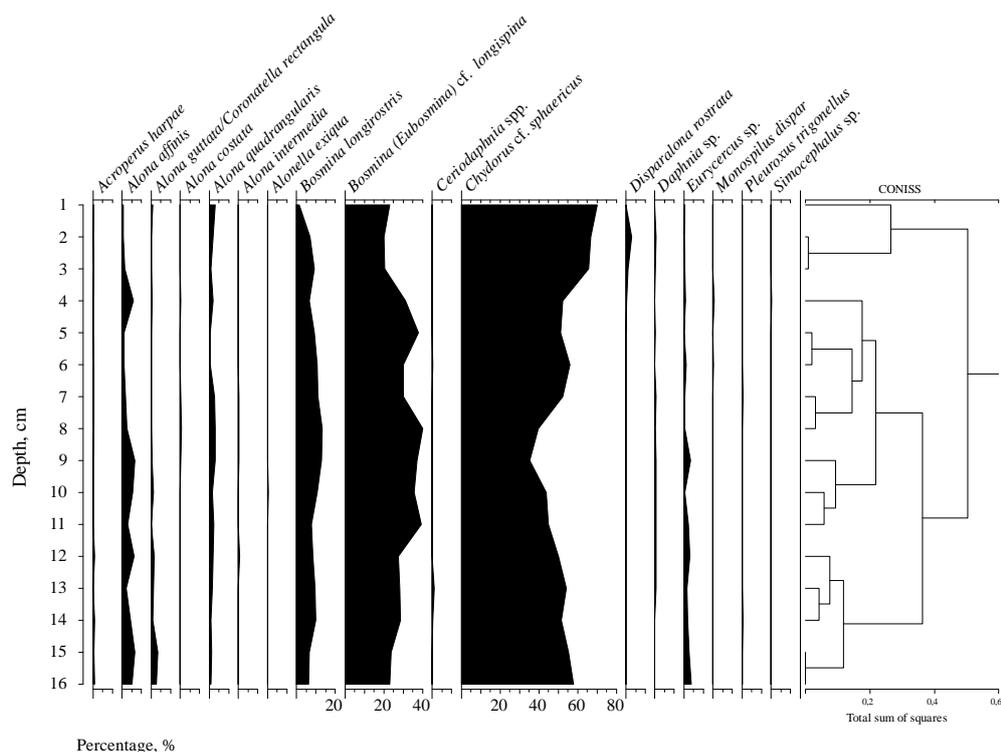


Рис.12. Тафоценоз Cladocera озера Километровое.

«Значения индекса Шеннона в озере Километровое варьировали в пределах 1.4 – 2.7, что позволяет отнести воды озера к классу умеренно-загрязненных вод. Индекс выравненности Пиелу оз. Километровое в среднем составляет 0.59 ± 0.01 , что свидетельствует о неравномерном распределении видов в структуре сообщества. Согласно данным стратиграфического анализа, относительная численность *Chydorus* cf. *sphaericus* увеличилась в последние 60 лет, что может свидетельствовать об эвтрофикации озера, об активном развитии в озере зон макрофитов. Доминирование рода *Bosmina* свидетельствует о наличии хорошо развитой пелагиали в водоёме. Большинство видов, обнаруженных в озере Километровое, предпочитают стоячие водоёмы и проявляют толерантность к

широким пределам изменения температуры воды и pH» (Фролова и др., 2015, 2018; Ибрагимова, 2018).

Тафоценоз Cladocera озера Котово

В составе зоофауны озера Котово выявлено 17 таксонов, принадлежащих к четырем семействам (Chydoridae, Eurycercidae, Daphniidae, Bosminidae) и 10 родам (Рис. 13) (Фролова, Ибрагимова, 2015; Ibragimova et al., 2018). «В озере Котово явных доминантов выявлено не было, роль субдоминантов выполняли *Chydorus* cf. *sphaericus*, *Alona affinis* и *Bosmina (Eubosmina)* cf. *longispina*» (Фролова и др., 2015). Второстепенными таксонами озера являются *Eurycercus* sp., *Alona quadrangularis*. В верхних слоях донных отложений нами было также обнаружено небольшое количество остатков Copepoda, которые, как правило, плохо сохраняются в донных отложениях из-за тонких членистых покровов.

«На протяжении всей колонки кардинальных изменений в составе кладоцерного сообщества не происходило (Рис. 13). Представители рода *Bosmina*, входящие в группу субдоминантов сообщества озера Котово, являются типичными обитателями пелагиали, хотя встречаются и в литорали водоёмов. *Bosmina (Eubosmina)* sp. играла более значимую роль в донных отложениях оз. Котово, чем *Bosmina longirostris*, что вполне соответствует характеристике *Bosmina (Eubosmina)* cf. *longispina* как холодноводного таксона с температурным оптимумом в пределах 4–12°C, характерным для олиготрофных и умеренно-эвтрофных водоёмов (Flössner, 2000)» (Фролова и др., 2015; Ибрагимова, 2018). «Доля литоральных видов в составе тафоценозов озера Котово достаточно высокая, что объясняется небольшими размерами и глубинами водоёма. Представители родов *Alona*, *Acroperus*, *Eurycercus*, *Camptocercus* привязаны к растительному субстрату и предпочитают обитание в зарослях водной растительности» (Фролова, Ибрагимова, 2015). «Что касается изменений в кладоцерных сообществах во временном аспекте, в озере Котово, как и в озере Километровое, можно отметить снижение относительной численности крупного

литорального рачка *Eurycerus* sp.» (Фролова и др., 2015). Нижняя часть колонки характеризуется преобладанием остатков литоральных представителей рода *Alona* (*A. affinis*, *A. quadrangularis*), которое сменяется доминированием *Chydorus* cf. *sphaericus* на глубине 9 см, что ассоциируется с увеличением органической составляющей в озере и процессом эвтрофикации (Смирнов, 2010). На глубине 19 см отмечается снижение доли холодноводного *Acroporus harpae*, преимущественно обитающего среди растительности, редко на каменистых субстратах или на песке (Fryer, 1968).

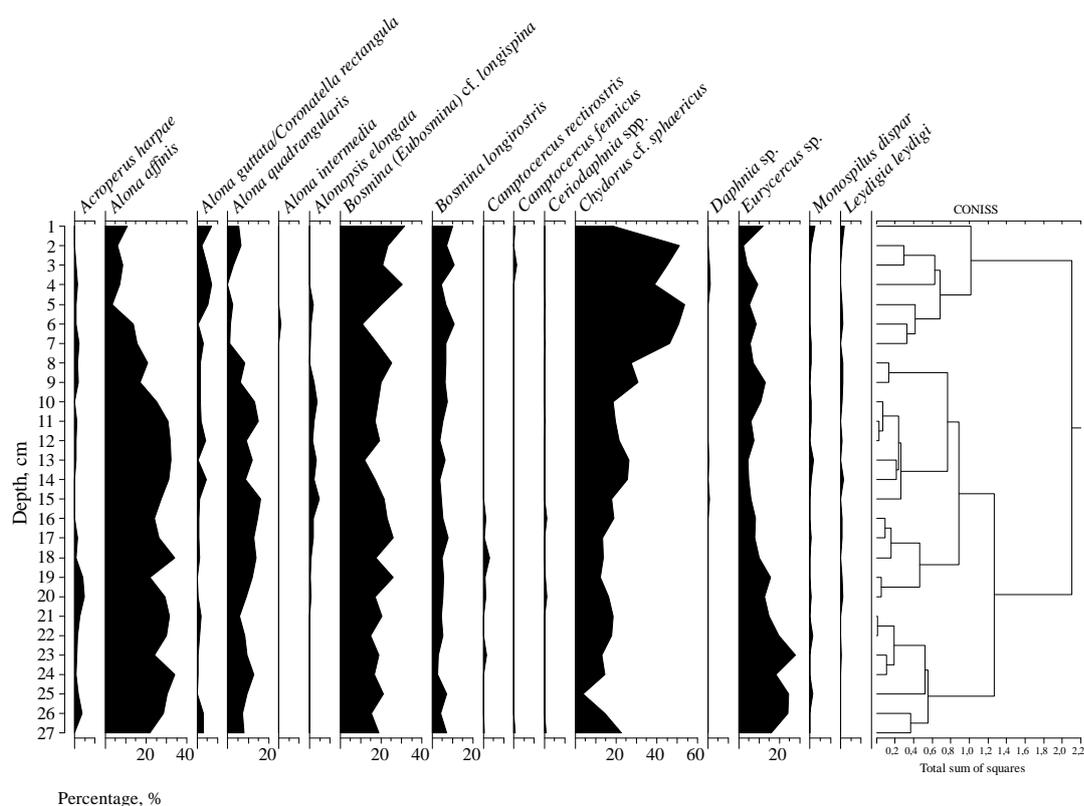


Рис. 13. Тафоценоз Cladocera оз. Котово.

В соответствии с результатами кладоцерного анализа значительные изменения в составе Cladocera донных отложений наблюдаются в верхних 0–3 см донных осадков, увеличивается доля планктонных видов при уменьшении относительной численности кладоцер – обитателей литоральной заросшей зоны. Изменение соотношений в сторону планктонных видов может говорить об изменении соотношений литоральных и пелагических участков в водоеме в результате климатических изменений, а именно, из-за увеличения глубины

сезонного протаивания грунта, сопряжённого с возрастанием среднемесячных температур региона в короткий вегетационный период (Фролова, Ибрагимова, 2015). «Значения индекса Шеннона-Уивера в озере Котово соответствуют интервалу 2.34–3.16, составляя в среднем 2.77. Таким образом, воды озера можно отнести к классу умеренно-загрязнённых водоемов. Индекс выравненности таксономических групп Пиелу варьирует в пределах 0.65-0.88 (среднее значение – 0.79 ± 0.02), что свидетельствует о достаточно равномерном распределении видов в структуре сообщества. Согласно зоогеографическому районированию, видовое разнообразие озера Котово обуславливали всеветно-распространенные и северные виды» (Ибрагимова, 2018).

Тафоценоз Cladocera озера Большой Харбей

«При обработке проб, отобранных на территории оз. Большой Харбей, было обнаружено 1173 экземпляра Cladocera, относящихся к четырем семействам и 12 видам. Согласно шкале Любарского (Розенберг, 2005), представители рода *Bosmina* являются доминирующими по количеству среди остатков озёрного седимента (62.84 %), что свидетельствует о хорошо развитой пелагической части водоёма. Субдоминантом сообщества является *Chydorus* cf. *sphaericus* (13.44%). Второстепенным видом в пробах является *Alona affinis* (6.68%). По зоогеографическому районированию основную массу видов составили виды, характеризовавшиеся голарктическим и палеарктическим ареалом» (Ибрагимова, 2018). На стратиграфии распределения таксонов Cladocera в оз. Большой Харбей (Рис. 14) можно отметить увеличение доли *Chydorus* cf. *sphaericus* в последние 56 – 60 лет, что указывает на увеличение трофического статуса озера (Смирнов, 2010). Стабильное доминирование рода *Bosmina* свидетельствует о хорошо развитой открытоводной части водоёма. Согласно обнаруженным остаткам *Daphnia pulex* в донных отложениях последних десятилетий, на современном этапе происходит увеличение пелагической части водоёма. Одновременно отмечается увеличение численности *Alona affinis* и появление близкородственного *Alona quadrangularis*, что свидетельствует о развитии предпочитаемых биотопов.

Развитие *Alona affinis* может быть связано со способностью выживать в водах средней глубины, где они питаются детритом, что в озёрной среде дает им значительное преимущество перед другими видами (Цит. по: Nevalainen et al., 2013).

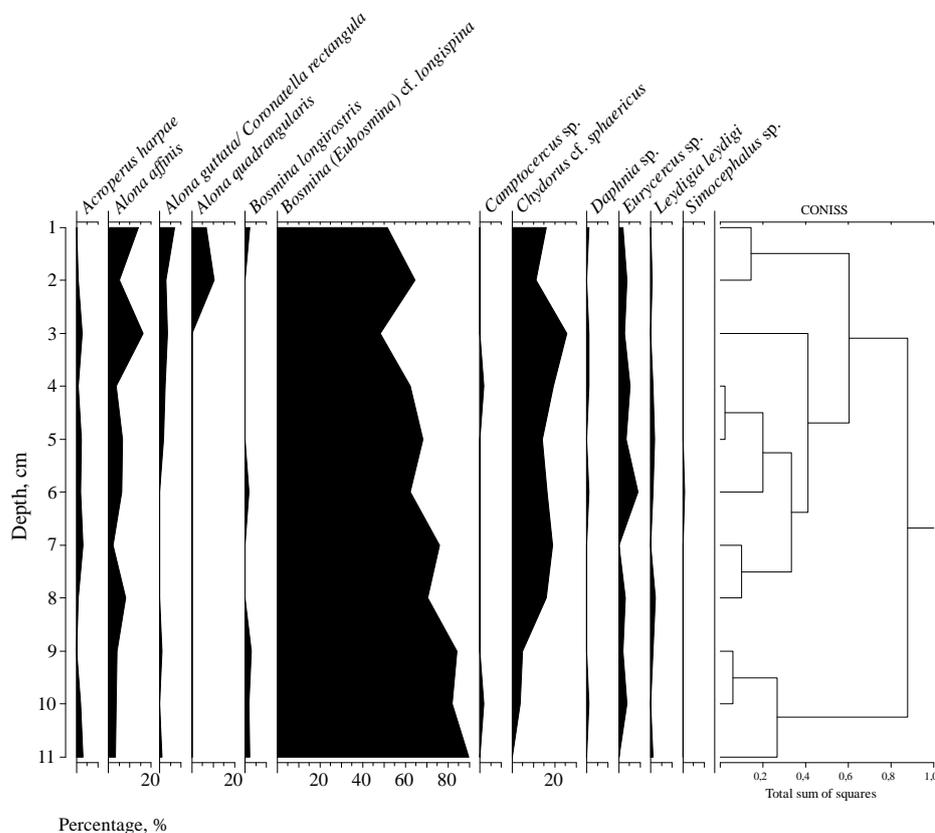


Рис. 14. Тафоценоз Cladocera озера Большой Харбей.

«Значения индекса Шеннона колеблются от 1.59 до 2.72, что свидетельствует об относительном разнообразии сообщества ветвистоусых ракообразных, характеризуют исследованные воды как загрязнённые. Среднее значение индекса Шеннона – Уивера составило 2.28. Высокие значения индекса Пиелу (среднее значение – 0.74 ± 0.03) определяют структуру тафоценоза оз. Большой Харбей как достаточно устойчивую и выровненную» (Ибрагимова, 2018).

Тафоценоз Cladocera озера Головка

В рамках кладоцерного анализа оз. Головка было идентифицировано 1107 особей, принадлежащих к 15 таксонам. Согласно шкале Любарского (Розенберг, 2005), *Chydorus* cf. *sphaericus* (65.19%) является абсолютным доминантом

клагоцерного тафоценоза оз. Головка. Роль субдоминанта выполняют представители рода *Bosmina* sp. (18.83 %), *Alona affinis* (5.58%) является второстепенным видом. «По зоогеографическому районированию основную массу видов составили виды, характеризовавшиеся палеарктическим ареалом географического распространения» (Ибрагимова, 2018). Большинство обнаруженных видов приурочены к литоральным биотопам (Рис. 15).

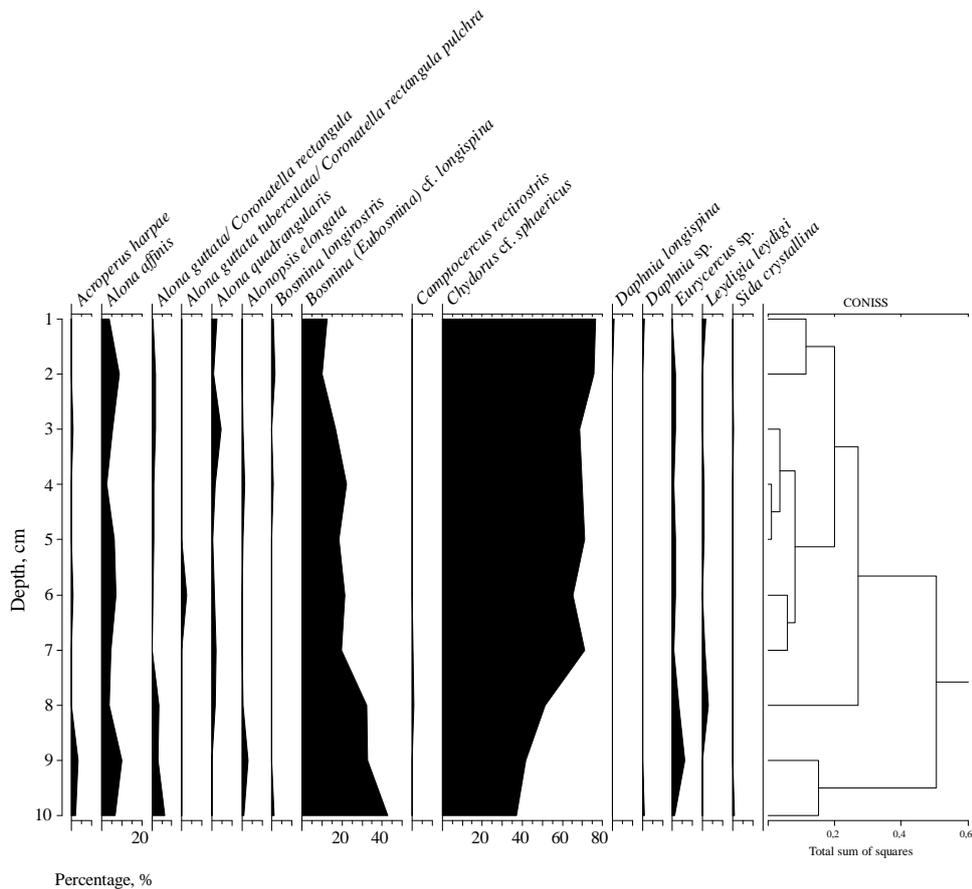


Рис. 15. Тафоценоз Cladocera оз. Головка.

Доминирование *Chydorus cf. sphaericus* свидетельствует о высоком трофическом статусе озера (Смирнов, 2010). Таксон может массово размножаться в планктоне при наличии взвешенных органических частиц (Fryer, 1968). Таким образом, доминирование *Chydorus cf. sphaericus* в тафоценозе оз. Головка можно объяснить развитием его в планктоне (Смирнов, 2010). Численность пелагических видов невысокая, отмечается некоторое уменьшение количества *Bosmina* sp. с продвижением вверх по колонке. Однако в последние десятилетия отмечается появление в донных отложениях остатков хитиновых структур (эфиппиумы,

постабдоминальные коготки) представителей пелагического рода *Daphnia* – *Daphnia* cf. *longispina* и *Daphnia* cf. *pulex*, что свидетельствует о развитии незаросшей части водоёма. «Значения индекса Шеннона колеблются от 1.71 до 3.18, что свидетельствует об относительном разнообразии сообщества ветвистоусых ракообразных, характеризует исследованные воды, как умеренно-загрязнённые, что согласуется с результатами гидробиологического анализа. Высокие значения индекса Пиелу говорят о достаточно устойчивой и выровненной структуре сообществ (среднее значение – 0.64 ± 0.02).

Согласно данным об исследованиях зоопланктона Харбейской системы озёр (Кононова и др., 2014), *Chydorus* cf. *sphaericus* является доминантом кладоцерных сообществ. Чтобы вычислить степень единообразия данных видового состава озёр, полученных по результатам палеоэкологических исследований, и зоопланктонного анализа озер Харбейской системы, мы воспользовались индексами видового сходства (Экологический энциклопедический словарь, 1989). Индекс видового сходства Жаккара равен 0.7, а индекс Чекановского–Съёренсена равен 0.8, что свидетельствует о высоком сходстве палеолимнологических и зоопланктонных анализов» (Ибрагимова, 2018).

Сравнительный анализ состава *Cladocera* донных отложений озёр Харбейской системы.

«В результате исследования озёр Харбейской системы было выявлено 24 таксона. Согласно значениям индекса Шеннона – Уивера, воды озёр Котово и Головка ближе к классу чистых вод, когда воды озёр Километровое и Большой Харбей следует отнести к классу умеренно загрязнённых. Достаточно высокие показатели индекса Пиелу свидетельствуют о равномерном распределении видов в структуре сообщества. Отмечено сходство водоёмов по составу видов-доминантов. Близость территориального расположения, единство занимаемых природных зон, сходные гидрологические условия водоёмов обуславливают относительное единство видового состава исследуемых озёр» (Ибрагимова, 2018). Исследованный регион характеризуется наличием водоёмов умеренно

загрязнённых и чистых. Кладацерный анализ озёр Харбейской системы указывает на начальные этапы эвтрофикации, вызванные протаиванием многолетнемерзлых пород (ММП) и поступлением органического материала в озёра. Установлено, что на территории Большеземельской тундры в настоящее время повышение температуры ММП достигло критических значений, что привело к формированию новых несквозных таликов, а также к углублению уже существующих (Анисимов, 2012).

«Все исследованные озёра представляют собой водоёмы с развитой литоральной зоной. Однако стоит отметить, что число таксонов в мелких озёрах выше по сравнению с крупными» (Ибрагимова, 2018). «Так, при сравнении клладацерных сообществ в рецентных донных отложениях озёр отмечено, что в меньшем по размеру и неглубоком оз. Котово, где хорошо выражена мелководная зона, выше доля литоральных видов (*Alona affinis*, *A. quadrangularis*, *Acroperus harpae*, *Alonopsis elongata*). Аналогичная ситуация отмечена для зоопланктона оз. Километровое (Фефилова и др., 2014)» (Фролова, Ибрагимова, 2015). В донных отложениях озёр Километровое и Головка, расположенных севернее оз. Большой Харбей и в некотором удалении от него, на протяжении всей колонки отмечается доминирование *Chydorus* cf. *sphaericus*, развитие которого свидетельствует об эвтрофикации. Увеличение доли индикаторного таксона происходит в последние десятилетия в озере Котово. В оз. Большой Харбей доминируют представители рода *Bosmina*, однако также отмечается увеличение численности *Chydorus* cf. *sphaericus*» (Согласно исследованиям, проведенным с применением стандартных гидробиологических методов, установлено, что в современном зоопланктоне озера Большой Харбей доминируют коловратки и веслоногие, а ветвистоусые ракообразные составляют лишь небольшую долю организмов (Фефилова и др., 2012). В озере Километровое Cladocera составили 18.4% общей численности зоопланктона, в озере Котово – 3.2%. В состав руководящего комплекса зоопланктона озера Километровое входили *Chydorus* cf. *sphaericus* и *Sida crystallina* (Фефилова и др., 2014)» (Фролова, Ибрагимова, 2015).

Результаты клладацерного анализа Харбейской системы озёр подтверждаются

данными палинологического и хирономидного анализов оз. Большой Харбей. Данные хирономидного анализа указывают на увеличение общего числа таксонов хирономид в верхних слоях, что, как правило, в северных регионах свидетельствует о потеплении. Растёт численность ацидофильных и теплолюбивых и фитофильных таксонов. На современном этапе в регионе исследования отмечается снижение обилия хвойных, развитие березняков и открытых кустарниковых сообществ. Увеличение содержания спор папоротников и сфагнома в палиносpectрах оз. Большой Харбей может свидетельствовать о заболачивании озера, а согласно результатам хирономидного и кладоцерного анализов – о расширении литоральной зоны, распространении водной и прибрежно-водной растительности при общем потеплении климата (Назарова и др., 2014).

Тафоценозы Cladocera пяти озёр Кольско-Карельской провинции

Тафоценоз Cladocera озера Малое Шиброзеро

«В результате кладоцерного анализа в 28 пробах донных отложений обнаружено 3297 остатков хитинового экзоскелета ветвистоусых ракообразных, которые были идентифицированы до родовой (*Eubosmina* sp., *Eurycercus* sp., *Pleuroxus* sp., *Simocephalus* sp., *Ceriodaphnia* sp.) и видовой принадлежности» (Ibragimova et al., 2017b; Ибрагимова, 2018). Установлено, что остатки Cladocera принадлежат представителям 37 таксонов, относящихся к шести семействам (*Chydoridae*, *Daphnidae*, *Polyphemidae*, *Sididae*, *Leptodoridae*) (Рис.16). Согласно шкале Любарского, доминантом кладоцерного сообщества является *Bosmina* (*Eubosmina*) cf. *longispina* (43.8 %). Среди второстепенных видов можно выделить *Chydorus* cf. *sphaericus* (11.67 %), *Bosmina coregoni* (8.92 %), *Alonella nana* (5.7 %), *Alona quadrangularis* (5.61 %), *A. affinis* (5.06 %), *Chydorus gibbus* (3.88 %). Видовое разнообразие высокое, преобладают северные виды.

«На глубине 796 – 686 см (предположительно 10560 – 9460 кал. л.н.) встречаются остатки *Camptocercus liljeborji*, обитателя литорали неглубоких

водоёмов, небольших озёр, рек, речных затонов, в которых вид встречается преимущественно в зонах, поросших водной растительностью» (Ибрагимова, 2018). Вид обитает в Германии, Румынии, Словении, Швеции и Северной части Европейской России (Hudec, 2010). Появление *C. lilljeborgi*, возможно, говорит о снижении температуры воды (Szeroczyńska, Zawisza, 2011). «На глубине 686 см вид полностью заменяется на *Camptocercus rectirostris*, обитающего в более тёплых водах (Milan et al., 2017) и отмечающегося на протяжении всей колонки донных отложений озера Малое Шиброзеро. В нижней части колонки донных отложений отмечается наибольшее количество остатков *Alonopsis elongata*» (Ибрагимова, 2018). Этот вид типичен для северных регионов, преимущественно для скандинавских стран (Hessen and Walseng, 2008). Присутствуют *Alona affinis*, *Alonella nana*, *Oxyurella tenuicaudis* (Sars 1862), *Monospilus dispar*, толерантные к низким температурам (Guilizzoni, Oldfield, 1996; Смирнов, 2010).

Доминирование остатков *B. (E.) cf. longispina*, типичного для северных регионов (Скандинавия и Гренландия) и горных озёр, свидетельствует о хорошо развитой зоне пелагиали, низком содержании органики в воде и холодном климате (Цит. по: Szeroczyńska, Zawisza, 2011). На протяжении всей колонки донных отложений встречаются представители рода *Pleuroxus* (*P. uncinatus*, *P. trigonellus*, *P. laevis*), наиболее многочисленным среди представителей рода является *P. uncinatus*. «Развитие *Alonella nana*, являющегося одним из первых вселенцев озера, происходило без резких колебаний численности, вид в озере играет второстепенную роль» (Ибрагимова, 2018). Известно, что *A. nana* населяет разнотипные северные водоемы от олиго-дистрофных до эвтрофных (Chengalath et al., 1984; Nevalainen, 2008; Смирнов, 2010). Также постоянно в водоёме присутствовала фитофильная холодноводная *Alona guttata/ Coronatella rectangula*. (Guilizzoni, Oldfield, 1996). Интересно отметить, что *Alona guttata/ Coronatella rectangula* встречается во всех пробах, тогда как *Alona guttata/ Coronatella rectangula tuberculata* обнаруживается в пробах, начиная с глубины 686 см. «На глубине 650 – 653 см отмечается частичная замена *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina* на *Bosmina cf. coregoni*, более крупного рачка, что также

сопровождается появлением еще одного представителя рода – *Bosmina longirostris*» (Ибрагимова, 2018). «Подвиды» *Bosmina coregoni*, по Паталасу (Patalas, 1971) характерны для озёр разной трофности и могут присутствовать равно как в олиготрофных, так и в эвтрофных водоёмах (Смирнов, 2010). Например, в ряде озёр Германии – оз. Гроссер-Пленер-Зе, оз. Зегебергер и оз. Шозе *Bosmina longispina* замещалась *B. coregoni kessleri*, а затем *B. coregoni coregoni* по мере эвтрофирования (Hofmann, 1978). Некоторые авторы связывают сильное увеличение обилия таксона с эвтрофикацией (Цит. по: Смирнов, 2010). Данное наблюдение подтверждается увеличением значимости *Chydorus* cf. *sphaericus*, индикатора эвтрофикации и увеличения трофического статуса водоёма. Увеличивается и доля *Chydorus gibbus*, обитателя песчано-илистых грунтов побережья крупных водоёмов, встречающихся в сфагновых болотах (Смирнов, 1971; Flössner, 2000). Увеличивается значимость литоральных видов, обитающих в зарослях макрофитов – *A. guttata/rectangula*, *A. costata*, *Alonella nana*, *A. exigua*, *A. excisa*. Согласно исследованиям, проведенным на озерах северной Финляндии (Szeroczyńska, Zawisza, 2011), *Bosmina longirostris* предпочитает более высокие температуры и сокращает свою численность при наступлении неблагоприятных условиях. Его появление может рассматриваться, как улучшение условий среды и повышение температуры воздуха. Уменьшение доли *Alonopsis elongata* в колонке донных отложений выше 686 см может быть связано как потеплением, так и с повышением концентрации Ca^{2+} (Ибрагимова, 2018). Известно, что вид предпочитает подкисленные воды с рН выше 4,45 и низкой концентрацией Ca 0,4 – 2,2 мг дм⁻³ (Bledzki, Rybak, 2016). Согласно результатам геохимического анализа донных отложений, концентрация Ca^{2+} на глубине до 686 см в среднем составляет 2,34 мг дм³, тогда как выше по колонке концентрация возрастает до 3.3 мг/дм³. Отмечается уменьшение значимости *Bosmina* cf. *coregoni*, начиная с глубины 468 см, и доли *Bosmina longirostris*, вплоть до полного ее исчезновения. В наиболее верхних слоях колонки, начиная с глубины 413-416 см, отмечается возрастание количества обнаруженных остатков *Alona affinis*, *Alona quadrangularis*, *Leydigia leydigi*, *L. acanthocercoides*.

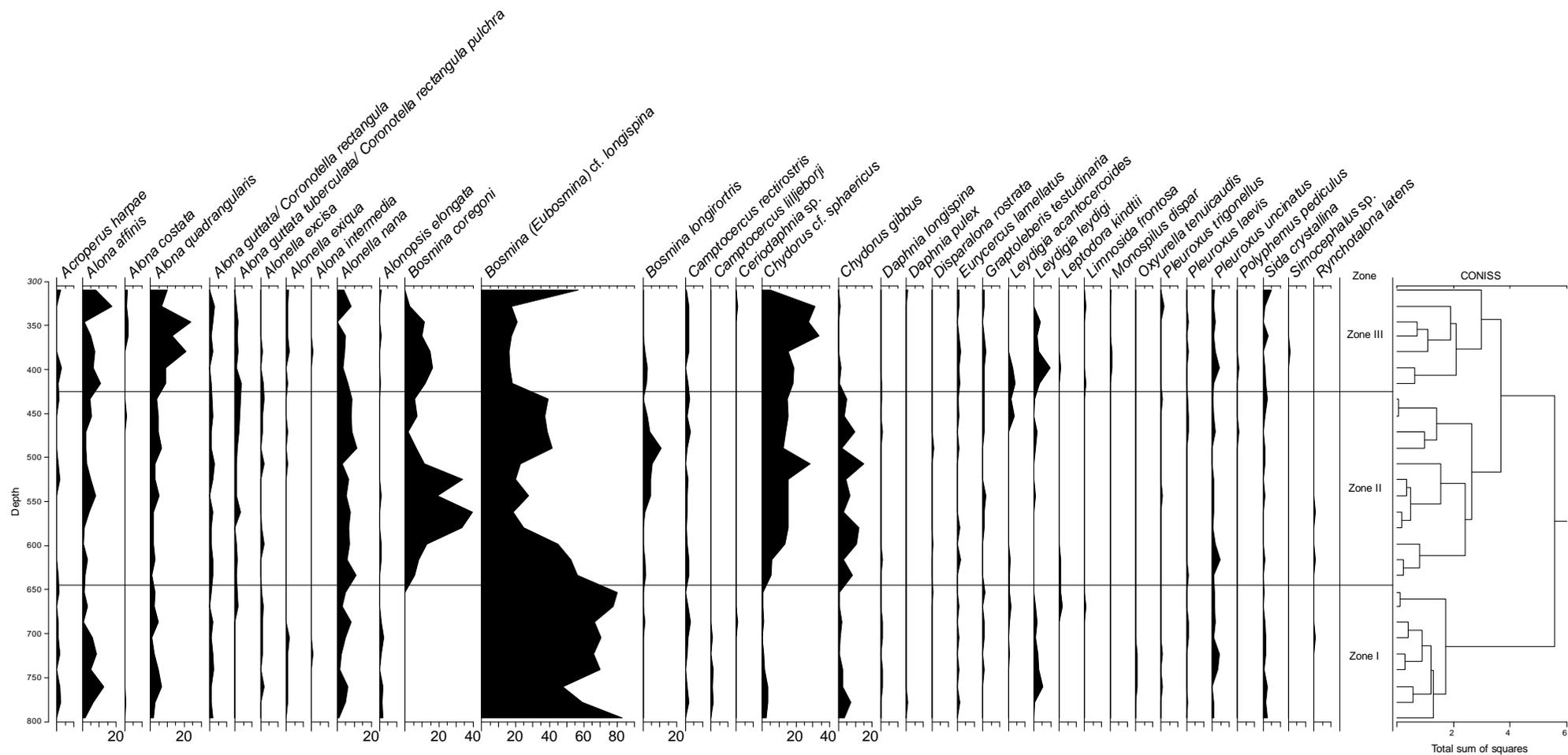


Рис. 16. Стратиграфическое распределение основных таксонов Cladocera в колонке донных отложений озера Малое Шиброзера.

Увеличение значимости *Alona affinis* может быть связано с понижением температуры и увеличением предпочитаемых биотопов. «Известно, что с увеличением трофического статуса водоёма в биоценозах появляются или значительно увеличивают свою численность представители рода *Leydigia* (Фролова, 2011). Выявленные изменения могут указывать на уменьшение пелагической зоны озера» (Ибрагимова, 2018).

По результатам гидрохимического анализа оз. Малое Шиброзера классифицируется как гидрокарбонатное группы магния, кальция. «Водоём соответствует среднещелочным слабокислым нейтральным водам, в надилловом горизонте – среднещелочным нейтральным слабощелочным. Результаты анализа показали, что от поверхности ко дну наблюдался рост концентрации углекислого газа, органического вещества, ионов аммония, нитратов, железа, марганца и кремния. Содержание биогенных элементов указывает на мезотрофный статус водоёма (Белкина, неопубликованное).

Средний индекс Шеннона в озере Малое Шиброзера составляет 2.65 ± 0.1 , что позволяет отнести водоём к категории умеренно загрязнённых водоёмов, что согласуется с результатами гидрохимического анализа. Значения индекса колеблются в пределах 1.19 – 3.62. Индекс Пиелу меняется в пределах 0,36 – 0,82, составляя в среднем $0,65 \pm 0,01$, что характеризует структуру кладоцерного сообщества как недостаточно выровненную. Индекс сапробности озера составляет 1,54 и определяет трофический статус водоёма, как β -мезосапробный» (Ибрагимова, 2018).

Тафоценоз Cladocera озера Гахкозеро

Озеро характеризуется богатым тафоценозом – в пробах обнаружено 40 таксонов (Ibragimova et al., 2017a). «Доминантом сообщества ветвистоусых ракообразных озера является *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina*, составляющий 48.47% от общего количества обнаруженных остатков (Рис. 17). В результате кладоцерного анализа установлено, что в оз. Гахкозеро по качественным показателям преобладают виды, населяющие голарктическую (41.5%) и палеарктическую (34.1%) зоогеографические зоны. Однако по количеству

обнаруженных остатков доминируют палеарктические виды (58.9%), меньшую часть составляют виды-космополиты (22.4%) и обитатели голарктической зоны (18.7) (Ибрагимова, 2018). Наибольшее количество обнаруженных остатков принадлежит пелагическим видам (51.9%), что свидетельствует о хорошо развитой открытой части водоёма. Наличие фитофильных видов говорит о присутствии зарослей макрофитов в озере. На глубине 737-738 см обнаружен один головной щит *Alona guttata/ Coronatella rectangula* и одна створка раковины *Alona affinis*» (Ибрагимова, 2018).

«В нижних слоях исследуемой колонки (719 – 702 см; примерно 12955±165 кал. л.н. по радиоуглеродному датированию; 11900 – 11750 кал. л.н. по маркировке «розового горизонта») тафоценоз бедный: субфоссильное сообщество представлено, в основном, литоральными видами. Данный факт может быть свидетельством низкого уровня воды на начальных этапах образования озера и постепенного его обводнения в процессе дегляциации. Стоит отметить, что первыми вселенцами образующегося водоёма являются типичные северные виды (*Chydorus* cf. *sphaericus*, *Acroperus harpae*, *Alonella nana*, *Alona affinis*). Доминантом сообщества на данном этапе является *Chydorus* cf. *sphaericus*, который выступает в роли «вида-генералиста», приспособленного к колеблющимся и непредсказуемым условиям (Goulden, 1969; Whiteside, 1970; Смирнов, 2010). Начиная с глубины 685 см, отмечается увеличение доли *Bosmina* (*Eubosmina*) cf. *longispina* – обитателя пелагиали, доминирование которого наблюдается и на современном этапе развития водоёма. Субдоминантом сообщества является литоральная *Alona affinis*; многочисленны остатки *Alonella nana*, *Alona quadrangularis*, *Eurycercus* sp., *Pleuroxus uncinatus*. Остатки *Chydorus* cf. *sphaericus* обнаруживаются в незначительном количестве (Рис. 17)» (Ибрагимова, 2018).

В срединной части колонки донных отложений (555-447 см) обнаруживается пик развития *Ceriodaphnia* spp., предпочитающего прибрежную часть и верхние прогреваемые слои водоёма (Черевичко, 2010).

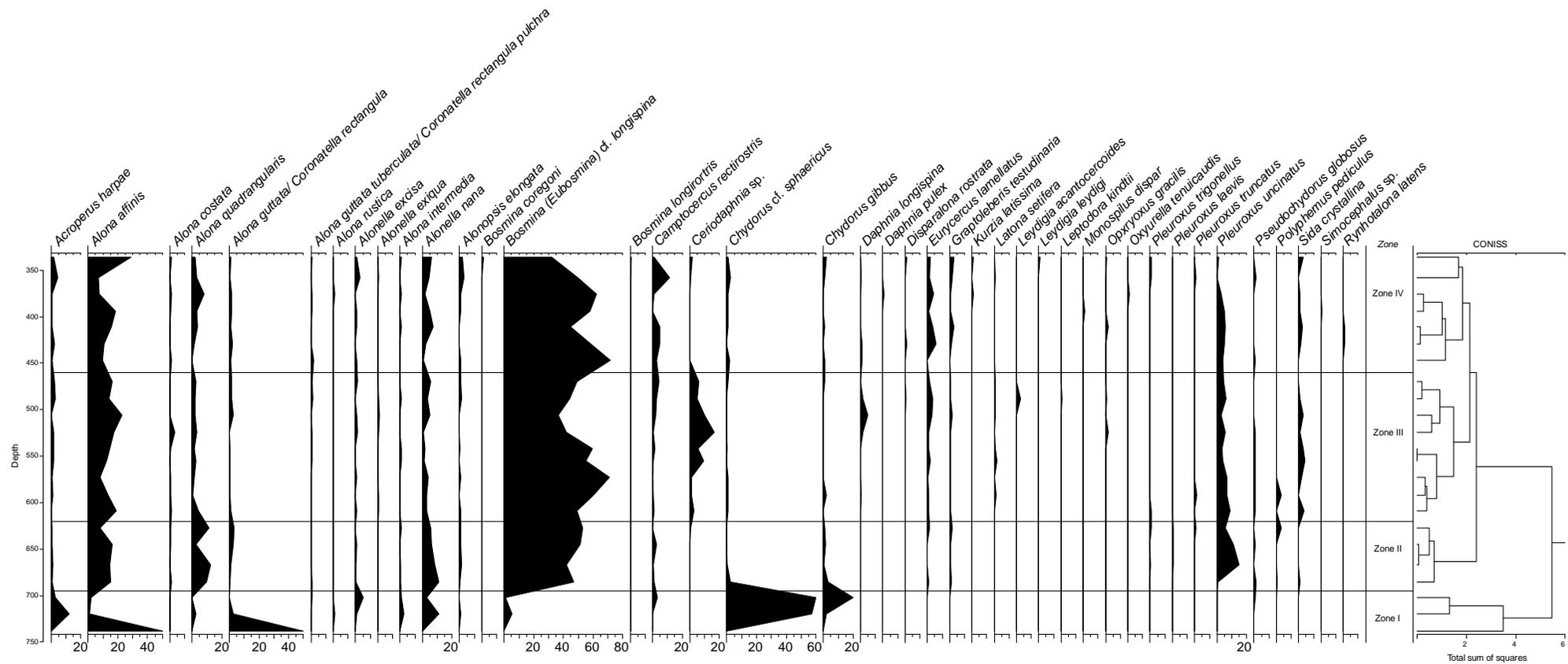


Рис. 17. Стратиграфическое распределение основных таксонов Cladocera в колонке донных отложений озера Гакозеро.

«Тепловодный фильтратор *Sida crystallina*, наибольшее число остатков которого обнаружено также в срединной части колонки, распространён в прибрежье озёр, водохранилищ и рек среди макрофитов (Кудрин, 2016)» (Ибрагимова, 2018). Также в этот период обнаруживается максимальное количество остатков экзоскелета *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina*, количество которых уменьшается, начиная с глубины 503 – 506 см (Ибрагимова, 2018). Тафоценоз наиболее верхней части колонки представлен многочисленными остатками литоральной фауны – *Alonella nana*, *Eurycercus* sp., *Alona quadrangularis*, представителей рода *Pleuroxus* (*P. uncinatus*, *P. trigonellus*, *P. laevis*, *P. truncatus*), *Camptocercus rectirostris*, *Acroperus harpae*.

Согласно гидрохимическому анализу, в ионном составе среди анионов преобладают гидрокарбонаты (48.2 мг/л, 40 %-экв), среди катионов – кальций (2.26 мг/л, 45 %-экв). По значению щёлочности и величине pH (6,62) воду озера можно отнести к среднещелочным нейтральным слабощелочным водам. В воде придонного слоя можно отметить повышенное содержание углекислого газа, нитратов, марганца и кремния (Белкина, неопубликованное).

«Индекс Шеннона – Уивера колеблется в пределах 1.06 – 3.11, составляя в среднем 1.97 ± 0.1 . Индекс наиболее низкий в пробах, соответствующих началу образования и развития водоёма, с продвижением вверх по колонке значение индекса увеличивается. Индекс Пиелу в среднем составляет 0.5 ± 0.01 и характеризует структуру сообщества, как недостаточно выровненную. Согласно значениям индекса Шеннона – Уивера, озеро относится к категории умеренно-загрязнённых водоемов. Тафоценоз Cladocera оз. Гахкозеро, образовавшегося в следствие таяния ледника и заполнения котловины озера талыми водами, сильно изменился с момента формирования озера Малое Шиброзеро» (Ибрагимова, 2018).

**Сравнительный анализ кладоцерных сообществ исследованных озёр
Заонежского полуострова.**

Заключительные этапы валдайского оледенения характеризовались значительными изменениями климата. Переход от холодного и сухого климата позднего неоплейстоцена к относительно тёплым и влажным условиям голоцена привел к изменению природной обстановки как на водосборах озёр, так и в водных экосистемах (Субетто, 2009). Согласно результатам радиоуглеродного датирования, возраст колонки донных отложений озера Гахкозеро составил 12955 ± 165 кал. л.н. Возраст нижнего слоя оз. Гахкозеро по маркировке «розового горизонта» составил 11900 – 11750 кал. л.н., озера Малое Шиброзеро 10560 – 9460 кал. л.н.

Озёра Гахкозеро и Малое Шиброзеро, расположенные в одной географической зоне, благодаря различному положению относительно уровня моря и поступлению в них талых вод в процессе дегляциации, сформировали различные клadoцерные таксоценозы. Озеро Гахкозеро, имеющее более высотное положение по сравнению с оз. Малое Шиброзеро, предположительно, не заливалось водами приледниковых водоёмов. Об этом свидетельствует массовое развитие на начальном этапе формирования клadoцерного таксоценоза литорального *Chydorus cf. sphaericus* (Рис. 17). Широкий диапазон толерантности *Chydorus cf. sphaericus* позволил таксону в массе развиваться в неблагоприятных постнеоплейстоценовых условиях, пришедшихся на ранние этапы формирования биоты озера Гахкозеро (Смирнов, 2010). Напротив, в оз. Малое Шиброзеро численность таксона увеличивается, начиная с глубин 650 – 653 см, в то время как на более ранних этапах таксон представлен в незначительном количестве. В истории водоёма не было длительного периода его существования как отдельного мелководного водоёма, озеро отделилось от более крупного водоёма - Онежского озера. Донные отложения зоны I озера Гахкозеро относятся к раннему дриасу, тафоценоз представлен типичными северными видами, ассоциированными с низкими температурами.

Пребореальный период начался с существенного потепления, во время которого максимальная температура июля была ниже современной на 2 °С, января – на 6 °С, года – на 4 °С, осадков меньше на 150 мм/год. Уровень воды в

Онежском озере снижался, причём с чередованием трансгрессий и регрессий. Резкая смена доминантов в тафоценозе Cladocera отмечается в оз. Гахкозеро: доминирование хидоруса сменяется на доминирование босмин. Нижняя часть колонки донных отложений озера Малое Шиброзеро соответствует пребореальному периоду и отличается доминированием *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina*. Количество видов в тафоценозе оз. Гахкозеро выросло по сравнению с предыдущей зоной, в оз. Малое Шиброзеро тафоценоз представлен 27 видами Cladocera. Для бореального периода, начавшегося при достаточно низких температурах, было характерно существенное потепление климата (Субетто, 2009). В максимуме бореала (8500 л. н.) температурные показатели в бассейне Онежского озера были близки к современным или несколько превышали их (Филимонова, Климанов, 2005). Уровень Онежского озера на протяжении бореального периода изменялся: трансгрессии несколько раз сменялись регрессиями. Во время последней из них он снизился до 43 м н. у. м. (Субетто, 2009). Предположительно, зона II оз. Малое Шиброзеро и зона III оз. Гахкозеро приходятся на атлантический период – время климатического оптимума, на протяжении которого температуры превышали современные значения, а среднегодовое количество осадков было больше на 50–75 мм/год. На стратиграфических диаграммах озёр Заонежья атлантический период выделяется активным развитием *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina*. В озере Гахкозеро отмечается развитие *Ceriodaphnia* spp. и *Sida crystallina*. Тафоценозы озер содержат остатки наибольшего числа видов. Суббореальный период начался с резкого похолодания и уменьшения влажности климата до минимальных значений 4500 л. н. В это время, согласно климатическим реконструкциям по семи спорово-пыльцевым диаграммам из бассейна Онежского озера (Елина и др., 1984; Филимонова, Климанов, 2005 и др.), $t^{\circ}\text{C}$ июля были на 0,5–1 $^{\circ}\text{C}$, января – на 1–2 $^{\circ}\text{C}$ и количество осадков – на 50 мм/год меньше, чем в настоящее время. Регрессию Онежского озера и более мелких водоёмов, уменьшение уровня грунтовых вод связывают с похолоданием и уменьшением количества осадков в начале суббореального периода (Филимонова, Лаврова, 2017). Субатлантический

период характеризовался дальнейшим похолоданием климата: в самом начале его $t^{\circ}\text{C}$ июля были на 1°C , января на 2°C ниже современных, осадков выпадало меньше на 50 мм/год. В озере Гахкозеро отмечается увеличение доли холодноводного *Alona affinis*, появлением в пробах *Chydorus gibbus*, полностью исчезнувшего в предыдущей зоне. Температурный режим в течение субатлантического периода неоднократно менялся. Наиболее значительные потепления происходили в «эпоху викингов» (1800–800 л. н.) и в «малый климатический оптимум средневековья» (1100–1000 л. н.), когда $t^{\circ}\text{C}$ июля были на $1,5^{\circ}\text{C}$ и января – на 2°C выше современных, а количество осадков было больше на 75 и 50 мм/год соответственно (Климанов, Елина, 1984; Филимонова, Климанов, 2005 и др.). Этим этапам соответствует увеличение доли *Camptocercus rectirostris* в верхних слоях колонки оз. Гахкозеро (357–358 см). В озере Малое Шиброзеро отмечается увеличение доли *Chydorus* cf. *sphaericus*, *Bosmina* (*Eubosmina*) cf. *longispina*, крупных форм *Alona* и *Leydigia leydigi* в верхней части колонки донных отложений.

В обоих озёрах широко представлены литоральные виды. (*Alona affinis*, *Alona quadrangularis*, *Eurycercus* sp., *Pleuroxus uncinatus*). Согласно анализу ППП (%), на глубине 682 см в оз. Гахкозеро резко возрастает количество органического вещества (8.09 % до 50.1%), увеличение доли органики происходит в оз. Малое Шиброзеро более постепенно и достигает приближённого значения 52.88 % на глубине 650–653 см. В озёрах отмечается переход от доминирования литоральных форм к доминированию пелагических форм, и наоборот. Так, на глубине 682 см от поверхности озера Гахкозеро отмечается смена доминирования хидоруса на доминирование босмин, тогда как обратная ситуация наблюдается в озере Малое Шиброзеро на глубине 650 см. Вероятно, скорость осадконакопления в озере Гахкозеро была несколько выше, чем в озере Малое Шиброзеро, в связи с развитием растительности на начальных этапах развития озера, что подтверждается развитием фитофильной фауны в этот период. Индекс Шеннона – Уивера колеблется в пределах 1.06–3.11, составляя в среднем 1.97 ± 0.1 для сообщества Гахкозера, тогда как значения индекса для сообщества озера Малое

Шиброзера колебались в пределах 1.2–3.62 со средним значением 2.65 ± 0.1 , характеризуя оба озера как умеренно-загрязнённые. Индекс Пиелу для озера Гахкозеро составляет в среднем 0.5 ± 0.01 , а для озера Малое Шиброзера 0.65 ± 0.01 , что характеризует структуру сообщества Малое Шиброзера как более выровненную. Таким образом, озеро Малое Шиброзера является менее загрязнённым и отличается более выровненной структурой сообщества Cladocera. Изменения при развитии биоты озёр, находящихся в одном регионе под влиянием сходных климатических изменений, не всегда однонаправленны, что мы и наблюдаем на примере озёр Гахкозеро и Малое Шиброзера.

Тафоценоз Cladocera озера Южное Хаугилампи

В результате клadoцерного анализа донных отложений озера Южное Хаугилампи выявлено 35 таксонов. Доминантов клadoцерного сообщества не выявлено, субдоминантом сообщества является *Alona affinis* Leydig, 1860 (20.49 %). Среди второстепенных видов в клadoцерном тафоценозе идентифицированы *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina* (14.08 %), *Chydorus cf. sphaericus* (9.1 %), *Chydorus piger* (6.8 %), *Acroperus harpae* (Baird, 1834) (6.74%), *Camptocercus rectirostris* (5.47 %), *Alona quadrangularis* (5.21 %), *A. guttata* Sars, 1862 / *Coronatella rectangula* (Sars, 1862) (5.19 %). На стратиграфической диаграмме клadoцерного сообщества оз. Южное Хаугилампи выделяются три фаунистические зоны (Рис. 18).

Зона I (12639 – 11745 кал. л.н.; 580 – 540 см), сформированная плотными глинистыми отложениями, переходящими вверх по колонке в менее плотный органогенный светло-оливковый ил, отличается низким разнообразием клadoцерного тафоценоза. «В нижних слоях колонки обнаружены преимущественно холодолюбивые виды, что весьма характерно для формирования фауны в послеледниковый период» (Golden, 1969)» (Ибрагимова и др., 2019). Субдоминантами сообщества являются *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina* (32.3 %) и *Chydorus cf. sphaericus* (21.35 %).

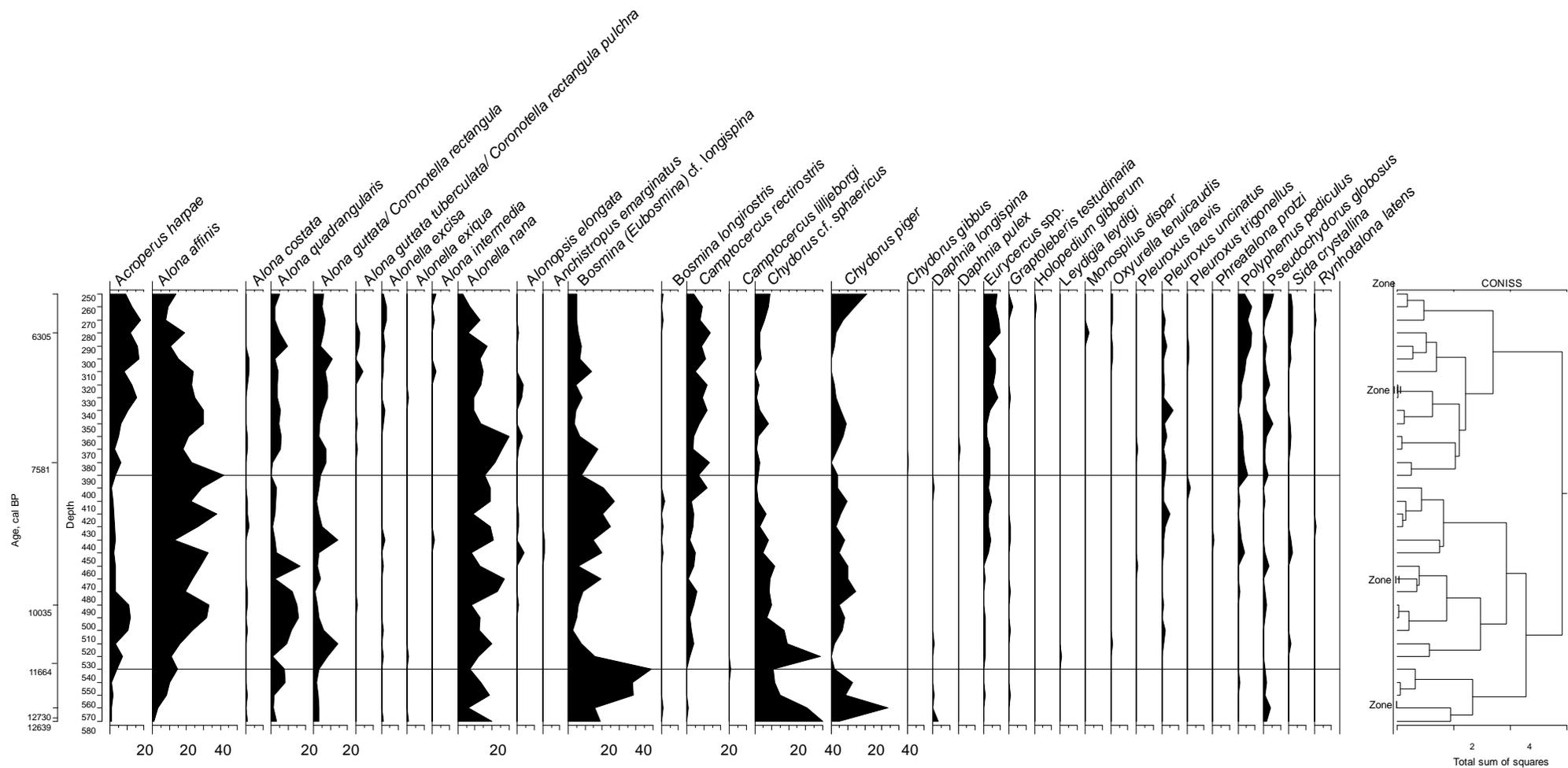


Рис. 18. Распределение остатков ветвистоусых ракообразных в колонке донных отложений оз. Южное Хаугилампи.

Второстепенными видами являются *Alonella nana* (13.08 %), *Paralona pigra* (12.3 %), *Alona affinis* (7.5 %), *Alona quadrangularis* (4.4 %). «Индекс разнообразия Шеннона минимальный в зоне I и составляет в среднем 2.54 ± 0.05 . Индекс выравненности Пиелу также самый низкий в образцах нижней части колонки и составляет в среднем 0.46 ± 0.01 » (Ибрагимова, 2018). Согласно данным хирономидного анализа, видовое разнообразие в нижней части зоны (590–520 см) невелико, постепенно увеличивается. Отмечается резкая смена доминантов, которая указывает на развитие процесса эвтрофикации водоёма. Климат для данной зоны реконструирован как умеренный (Сырых и др., неопубликованное).

Зона II (11745 – 7703 кал. л.н.; 540 – 390 см) представлена чередующимися органогенными илами от светлого до бурого, менее плотного по структуре, чем в Зоне I. Вверх по колонке количество видов *Cladocera* возрастает, что свойственно донным отложениям озёр ледникового происхождения. В зоне II субдоминантами сообщества являются *Alona affinis* (25.95 %), *Alonella nana* (15.97 %), что может быть связано с увеличением доли предпочитаемых биотопов. Второстепенными видами являются *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina* (13.95 %), *Acroperus harpae* (4.56%), *Alona quadrangularis* (6.45 %), *A. guttata / Coronatella rectangula* (4.89 %), *Camptocercus rectirostris* (4.11 %). Резкое снижение значимости доли *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina* в период 11745 – 9666 кал. л.н. и преобладание в этот период остатков *Chydorus cf. sphaericus* и типичных литоральных (*A. guttata / Coronatella rectangula*, *Acroperus harpae*, *Alona quadrangularis*) может свидетельствовать об изменении уровня озера и развитии литорали. Данные изменения отражаются и на литостратиграфии колонки донных отложений: отрезок 4.85 – 5.33 м отличается более плотной структурой тёмно-оливкового цвета. С продвижением вверх по колонке 9666 – 7703 кал. л.н. увеличивается доля *B. (E.) cf. longispina*, на этом отрезке донных отложений отмечается наибольшее видовое разнообразие, что позволяет говорить о кладоцерном температурном оптимуме в данный период. «Здесь обнаружены створки *Anchistropus emarginatus* Sars, 1862. Вид присутствует в современных водоёмах в небольшом количестве, в связи с чем остатки его редко встречаются в донных отложениях (Van Damme,

Dumont, 2007)» (Ибрагимова и др., 2019). В незначительных количествах в Зоне II были обнаружены остатки редко встречающегося, но отличающегося широкой географией, вида *Phreatalona protzi* (ранее *Alona protzi* (Hartwig 1900)). Согласно данным хирономидного анализа, в нижней части зоны (520–360 см) увеличивается количество таксонов, которые ассоциируются с водной растительностью и зарастанием прибрежной зоны. По всей зоне наблюдается чередование тепловодных и холодноводных таксонов, а также изменяются показатели видового разнообразия и выравненности сообществ, что говорит о динамике природно - климатических условий (Сырых и др., неопубликованное).

Зона III (7703 кал. л.н. – наст. время; 390–250 см), сформированная оливково-коричневым илом, также отличается богатым видовым разнообразием. Субдоминантом сообщества является *Alona affinis* (19.39 %). Второстепенными видами являются *Acroperus harpae* (10.78%), *Alona quadrangularis* (4.2 %), *A. guttata* / *Coronatella rectangula* (6.37 %), *Camptocercus rectirostris* (8.75 %), *Alonella nana* (14.3 %), *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina* (7.8 %), *Chydorus piger* (5.36 %), *Eurycercus* sp. (5.63 %), *Polyphemus pediculus* (4.07 %). По сравнению с предыдущей зоной отмечается увеличение доли видов, устойчивых к холодным температурам: *Acroperus harpae*, *Eurycercus* sp., *Polyphemus pediculus*, *Pseudochydorus globosus*. Уменьшается значимость *Chydorus cf. sphaericus* и *Paralona pigra*, с некоторым увеличением доли последнего в верхней части колонки. Увеличивается количество обнаруженных остатков *Camptocercus rectirostris*, что обычно связывают с потеплением климата. Одновременно происходит снижение доли *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina*, вероятно связанное с уменьшением пелагической части водоёма. В зоне III наиболее высокие индексы разнообразия и выравненности: индекс Шеннона–Уивера в среднем составляет 3.44 ± 0.06 , среднее значение индекса Пиелу 0.84 ± 0.01 . Хирономидный анализ установил, что в выделенной зоне (360–250 см) доминируют таксоны, являющиеся индикаторами тёплых условий, а также встречаются виды – индикаторы развития прибрежной растительности и заболачивания прибрежной территории (Сырых и др., неопубликованное).

«Индекс Шеннона–Уивера на всём протяжении колонки варьирует в пределах 2.39–3.77 бит/экз., в среднем составляя 3.1 ± 0.06 . Значения индекса выровненности экологических групп Пиелу в среднем составляет 0.81 ± 0.01 , что свидетельствует о высокой степени выровненности структуры сообщества» (Ибрагимова, 2018).

Согласно гидрохимическому анализу, воды озера Южное Хаугилампи соответствуют мезогумусному среднещелочностному нейтральному слабощелочному гидрокарбонатному типу вод группы кальция и имеют эвтрофный статус. Высокое содержание фосфора в надилловом слое указывает на его поступление из донных отложений обратно в воду, что закономерно для эвтрофных озер (Белкина, неопубликованное).

Тафоценоз Cladocera озера Антюх-Ламбина (Кольский полуостров)

В составе кладоцерного сообщества донных отложений озера Антюх-Ламбина выявлено 35 таксонов (Ibragimova et al., 2016). Доминантом является *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina* (66%). Значительного развития в озере достигают виды, обитающие в литорали и в зарослях макрофитов: представители рода *Alona* (*A. affinis*, *A. quadrangularis*, *A. guttata* / *Coronatella rectangula*, *A. rustica* (Scott 1895)), *Alonella* (*A. excisa*, *A. exigua*, *A. nana*) (Van Damme K., Dumont H.J., 2008), что свидетельствует о наличии в нём как хорошо развитой зоны открытой воды, так и мелководных зон и участков, заросших макрофитами. На основе кладоцерного анализа были выделены четыре фаунистические зоны (Рис. 19).

Зона I (10800 – 8700 кал. л.н.; 233 – 198 см). В тафоценозе представлены 78.2% видов Cladocera, обнаруженных в колонке донных отложений. «Доминируют представители рода *Bosmina* sp. (*Bosmina (Eubosmina) cf. longispina* (68.3%), *B. cf. coregoni* (1%), *B. longirostris* (0.9%), что свидетельствует о наличии хорошо развитой пелагической части водоёма (Hofmann, 1978). На этом этапе отмечается наличие значительного количества остатков таксонов, предпочитающих растительные субстраты: представители рода *Alona* (10.2%) и *Alonella* (7.3%) (Sinev, 2009; Смирнов, 2010). Обнаруживается максимальное в

сравнении с другими палеозонами количество остатков *Alona rustica* (85.6% всех остатков), *A. quadrangularis* (78.8%), *A. guttata* / *Coronatella rectangula* (70.1%)» (Ибрагимова, 2018).

«По результатам хирономидного анализа также отмечается увеличение значимости фитофильных видов в этот период (Syrykh, 2016). В пробах зоны I обнаруживаются виды с разным диапазоном толерантности к температурным условиям среды. Так, *Acroperus harpae*, *Alona quadrangularis*, *Alonella nana* являются типичными северными видами, а многочисленные мелкие формы рода *Alona* и *Alonella* имеют космополитное распространение (Sinev, 2002, 2009, 2014). Среднее значение индекса Шеннона составляет 2.1 ± 0.18), индекса выравненности Пиелу – 0.4. Индекс сапробности составляет 1.25 – олигосапробный водоём.

Зона II (8700-4400 кал. л.н.; 198–109 см). Происходит уменьшение относительного количества *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina* с дальнейшим увеличением значимости вида до 75%. Уменьшается представленность *Chydorus cf. sphaericus*, *A. guttata* / *Coronatella rectangula*. Для *Alona quadrangularis* и *A. rustica* происходит постепенное уменьшение количества обнаруженных остатков вплоть до полного их исчезновения. В данной зоне фиксируется пик развития крупных литоральных форм *Camptocercus rectirostris* (70.7% всех остатков, обнаруженных в колонке донных отложений), *Eurycercus* sp. (54.3%) при одновременном развитии мелкой *Alonella nana* (28.1%). В верхней части зоны число остатков северных видов снижается, обнаруживаются остатки *Ceriodaphnia* sp. (1.2%) и *Daphnia* gr. *longispina* (0.8%). Отмечается уменьшение значения индекса Шеннона до 1.83 ± 0.1), индекс выравненности Пиелу в среднем составляет 0.54. Индекс сапробности составляет 1.25, что позволяет отнести озеро к категории олигосапробных водоёмов.

Зона III (4400 кал. л.н. до настоящего времени; 109-0 см.). Происходит уменьшение количества *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina* (64%). Возрастает частота встречаемости фрагментов экзоскелета *Eurycercus* sp. – 37% от числа обнаруженных остатков вида во всех пробах. Тафоценоз представлен палеарктическими таксонами.

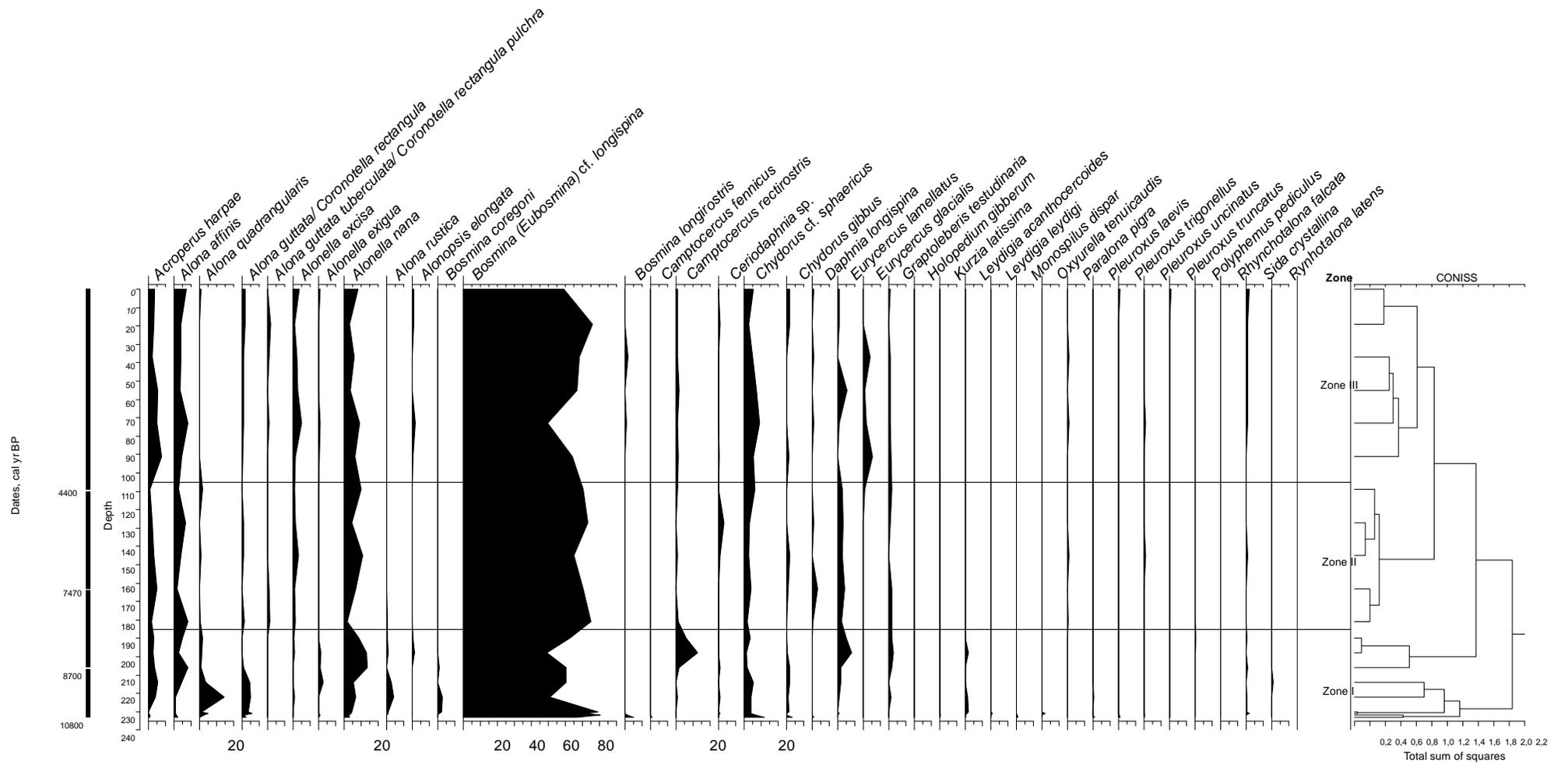


Рис. 19. Тафоценоз донных отложений озера Антюх-Ламбина.

Хирономидный анализ установил доминирование холодноводных видов в данной зоне (Syrykh, 2016). Отмечается увеличение значимости *Chydorus* cf. *sphaericus*, что свидетельствует о начальных этапах эвтрофикации (Смирнов, 2010). Индекс Шеннона колеблется в пределах от 1.65 до 2.79 (2.15 ± 0.2), средний индекс выравненности Пиелу составляет 0.49. Индекс сапробности по-прежнему составляет 1.25, что позволяет отнести озеро к категории олигосапробных водоёмов. Полученные данные подтверждаются исследованиями зоопланктона малых озёр Кольского полуострова, проведёнными в период с 2007 по 2012 гг., в ходе которых установлено, что по шкале трофности водоёмы могут быть отнесены к олиготрофным. Среди доминантов кладоцерного сообщества выделены представители рода *Bosmina*, *Daphnia*. Зоопланктон исследованных озёр носил коловраточно-копеподидный характер с преобладанием коловраток в количественном соотношении. Индекс видового разнообразия Шеннона варьировал в пределах 1.08–2.51 бит/экз.

По результатам палеобиологического анализа среднее значение индекса Шеннона исследуемого озера составило 1.99 ± 0.09 , значения индекса Пиелу варьировали в пределах от 0.49 до 0.54 (в среднем – 0.52 ± 0.01), что свидетельствует о недостаточно устойчивой и выровненной структуре сообществ. Среднее значение индекса сапробности составляет 1.25, что характеризует озеро как олигосапробный водоём. Кладоцерный анализ озера Антюх-Ламбина подтверждается данными, полученными в ходе хирономидного анализа: в течение эволюции озера дважды происходят изменения климатических обстановок. Отмечается тенденция к увеличению трофности водоёма на современном этапе (Syrykh, 2016)» (Ибрагимова, 2018).

Тафоценоз Cladocera озера Медведевское (Карельский перешеек)

«В ходе кладоцерного анализа в колонке донных отложений озера Медведевское было обнаружено 7802 остатка Cladocera, которые были идентифицированы до родовой (*Eubosmina* sp., *Eurycercus* sp., *Pleuroxus* sp., *Simocephalus* sp., *Ceriodaphnia* sp.) и видовой принадлежности (Фролова и др.,

2019). В составе остатков ветвистоусых ракообразных донных отложений было выявлено 36 таксонов. В тафоценозе преобладают виды Cladocera, свойственные зонам палеарктики (44.7 %) и голарктики (39.5%), космополитами являются 15.8% сообщества. Тафоценоз Cladocera оз. Медведевское представлен как видами, населяющими пелагическую часть водоёма, так и литоральными видами. Обнаружены представители семи семейств Cladocera (*Bosminidae*, *Holopedidae*, *Chydoridae*, *Daphnidae*, *Polyphemidae*, *Macrotrichidae*, *Sididae*). Наиболее многочисленны по всей колонке седиментов остатки представителей семейства *Chydoridae* (75.28%) и *Bosminidae* (22.67%). В колонке донных отложений многочисленны пелагические представители рода *Eubosmina* sp. (22.5%), что, скорее всего, связано с хорошо развитой открытой частью водоёма. Согласно шкале Любарского, доминанты в озере отсутствуют. Субдоминантами кладоцерного сообщества являлись *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina* (15.79%) и *Alonella nana* (15.82%), населяющие олиготрофные северные водоёмы, в случае *Alonella nana* – разнотипные водоёмы от олиго-дистрофных до эвтрофных (Chengalath et al., 1984; Nevalainen, 2008; Смирнов, 2010). Доминирование *Alonella nana* свойственно некоторым озёрам Финляндии (Sarmaja-Korjonen, 2006 и др.). В литературе имеются сведения о том, что вид является толерантным к ацидофильным условиям среды (Mäemets, 1961), однако есть и опровержения данного предположения (Sandøy, Nilssen, 1986). Второстепенными видами в палеосообществах являлись *Acroperus harpae* (12.67%), *Chydorus cf. sphaericus* (11.99 %), *Alona affinis* (8.67 %), *Alonella excisa* (7.8%), *Camptocercus rectirostris* (6.28 %), *Eurycercus sp.* (4.77 %). Многообразие литоральных форм в тафоценозе Cladocera свидетельствует о наличии мелководных участков в озере (Ибрагимова, 2018; Фролова и др., 2018). Органическая составляющая колонки донных отложений увеличивается параллельно со скоростью осадконакопления (Сырых и др., 2015). Согласно результатам кладоцерного анализа выделено пять фаунистических зон (Рис. 20).

В нижних слоях колонки донных отложений, соответствующих возрасту 12300–9900 кал. л.н. (Зона I), тафоценоз бедный, доминируют типичные северные

виды. Первыми вселенцами озера Медведовское были *Acroperus harpae*, *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina*, *Alonella nana*, *Alonella excisa*, *Camptocercus rectirostris*, *Alona affinis*, *Eurycercus* sp. Доминирование пелагического рода *Eubosmina* sp. характеризует озеро как чистый, олиготрофный, холодноводный водоём (Nevalainen, 2008). Однако наличие многочисленных хитиновых остатков таксонов Cladocera, тесно связанных с растительным субстратом (заросли макрофитов, водоросли, погруженная растительность), свидетельствует о преобладании в водоёме мелководных, сильно заросших участков. В составе хирономидных сообществ доминирующими также являются таксоны-индикаторы холодных температур, видовое разнообразие хирономид в данной зоне невелико (Сырых и др., 2015). Индекс Шеннона–Уивера в выделенной зоне составляет в среднем 2.55 ± 0.31 , классифицируя статус озера как переходный от мезотрофного к олиготрофному. Средний показатель индекса Пиелу составляет 0.48 ± 0.08 , что свидетельствует о доминировании отдельных видов в кладоцерном сообществе.

Зона II (9900 – 8600 кал. л.н.). В этой зоне отмечаются значительные изменения в составе кладоцерного сообщества, меняется комплекс доминирующих видов, что является показателем смены эколого-климатической обстановки в озере. Отмечается резкое увеличение доли таксона *Chydorus cf. sphaericus*, данные об экологии которого свидетельствуют о том, что таксон обладает широкой экологической пластичностью, однако увеличение его численности в сообществе считается надёжным показателем увеличения трофического статуса водоёма, эвтрофирования (Korhola, Rautio, 2001; Смирнов, 2010; Frolova et al., 2014;). Увеличение представленности *Alonella excisa* ассоциируется с мягкими и более продуктивными условиями среды (Catalan et al., 2009), что подтверждается изменениями анализа ППП (Сырых и др., 2015). Одновременно происходит резкое снижение в сообществе доли субдоминантного холодноводного, олигосапробного таксона *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina*. В хирономидном сообществе в зоне II наблюдаются значительные изменения в структуре сообщества, холодолюбивые таксоны сменяются обитателями умеренных и мезотрофных водоёмов, отражая климатические изменения (Сырых

и др., 2015). Индекс Шеннона–Уивера в выделенной зоне возрастает до 3.1 ± 0.14 , средний показатель индекса Пиелу – 0.74 ± 0.01 . Значения индексов свидетельствуют о наличии достаточно выровненного сообщества.

Зона III (8600 – 7000 кал. л.н.) характеризуется дальнейшим увеличением биологического разнообразия: растёт значимость литоральных видов (*Alonella nana*, *A. excisa*), значительно сокращается количество обнаруженных остатков индикатора холодных температур *Acroperus harpae* (Błędzki, Rybak, 2016). Одновременно происходит увеличение доли хищного *Polyphemus pediculus*, пик развития которого приходится на этот период. Увеличение значимости *Alona affinis*, предпочитающего застойные водоёмы, связывают с увеличением трофического статуса водоёма (Buczko et al., 2012). На данном этапе развития озера происходит смена седиментации, сопровождающаяся увеличением органической составляющей в донных отложениях, что, вероятно, связано с изменением природных обстановок на водосборе. С повышением температур постепенно увеличивается биоразнообразие, увеличивается трофность водоёма (Сырых и др., 2015). Значения индексов меняются незначительно по сравнению с предыдущей зоной: среднее значение индекса Шеннона–Уивера -3.21 ± 0.08 , индекса Пиелу – 0.74 ± 0.02 .

В зоне 7000 – 4000 кал. л.н. (Зона IV) преобладают таксоны *Alonella nana*, *Acroperus harpae*, *Camptocercus rectirostris*, *Eurycercus* sp. Вновь возрастает значимость обитателя открытой воды *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina*, остатки которого составляют 17.07 % из числа всех остатков Cladocera, обнаруженных в палеозоне. Отмечается резкое уменьшение количества литорального вида *Alona affinis*, активно развивающегося в предыдущей зоне. В верхней части горизонта отмечается увеличение относительного количества *Chydorus cf. sphaericus*, что может быть связано с увеличением трофности озера» (Ибрагимова, 2018; Фролова и др., 2018).

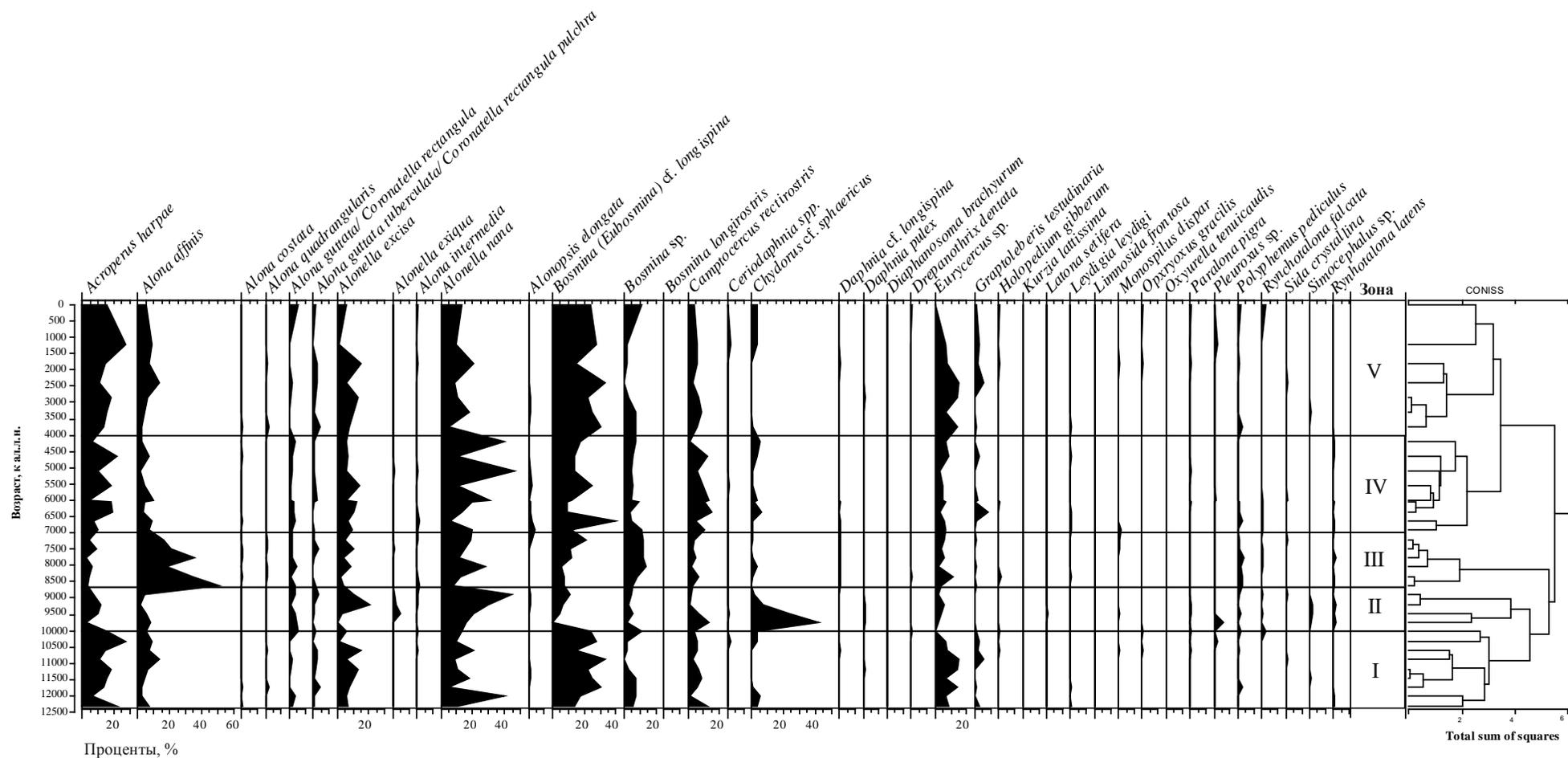


Рис. 20. Стратиграфическое распределение основных таксонов Cladocera в колонке донных отложений озера Медведевское.

«По результатам хириноmidного анализа на данном этапе эволюции водоёма происходит уменьшение количества кислорода в водоёме и повышение его трофического статуса (Сырых и др., 2015). Индекс видового богатства и разнообразия Шеннона–Уивера кладоцерных сообществ постепенно уменьшается и доходит в среднем до 3.05 ± 0.19 , среднее значение индекса Пиелу – 0.73 ± 0.04 .

В отложениях, датированных возрастом после 4000 кал. л.н., наблюдается увеличение доли холодноводных видов, таких как *Acroperus harpae* и *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina*. Стоит отметить, что *Acroperus harpae* является толерантным к ацидофильным условиям среды (Błędzki, Rybak, 2016), что актуально для озера Медведовское с рН, колеблющимся в настоящее время в пределах 5.1–5.3 (Трифоновна и др., 2014). На современном этапе изучения в фитопланктоне озера преобладают рафидофитовые водоросли, свойственные стоячим водоёмам и болотам. Озеро на современном этапе развития можно отнести к категории слабозагрязнённых водоёмов (Трифоновна и др., 2014). Хириноmidный анализ выявил доминирование теплолюбивых обитателей литоральной зоны озера на современном этапе развития водоёма и некоторое похолодание в регионе исследования (Сырых и др., 2015). Индекс Шеннона–Уивера возрастает до 3.17 ± 0.09 , индекс Пиелу составил в среднем 0.7 ± 0.04 .

Значения индекса Шеннона – Уивера в озере Медведовское варьируют в пределах от 1.45 до 3.57, минимальные значения индекса приходятся на момент образования водоёма, среднее значение – 2.89 ± 0.1 , что позволяет отнести озеро к категории олиготрофных водоёмов. Средние значения индекса Пиелу составили 0.73 ± 0.03 , что характеризует кладоцерное сообщество водоёма как достаточно выравненное. Индекс сапробности на всех этапах озера колебался незначительно, составляя в среднем 1.22, характеризуя озеро как олигосапробный водоём (Ибрагимова, 2018).

Изменение эколого-климатических условий отражается на структуре кладоцерного сообщества Cladocera: происходит замена холодноводных видов теплолюбивыми. Выраженные доминанты отсутствуют, что характеризует структуру сообщества как достаточно выравненную. Водоём, на начальном этапе

своего развития являющийся олиго-мезотрофным, эволюционировал как олиготрофный, сохраняя свой статус до настоящего времени. Однако на современном этапе в озере прослеживается тенденция к эвтрофикации и накоплению минеральных веществ (Трифорова и др., 2014; Сырых, 2015)» (Ибрагимова, 2018; Фролова и др., 2018).

Изучив тафоценоз Cladocera остатков донных отложений озёр Кольско-Карельской провинции в голоцене, можно выделить общие черты и особенности конкретных областей. Исследованные озёра Кольско-Карельской провинции отличаются разнообразием таксонов Cladocera в тафоценозе (оз. Гахкозеро – 40, оз. Малое Шиброзеро – 37, оз. Медведовское – 36, оз. Южное Хаугилампи – 35, оз. Антюх-Ламбина – 36). «Донные отложения, относящиеся к периоду раннего дриаса, содержат остатки холодолюбивых видов, что весьма характерно для формирования фауны в послеледниковый период (Golden, 1969)» (Ибрагимова и др., 2019) (Рис. 16, 18, 20). В пребореальный период (10 300–9300 л. н.) тафоценозы Cladocera озёр Кольско-Карельской провинции бедные, по-прежнему преобладают северные таксоны, толерантные к неблагоприятным условиям среды. В озере Южное Хаугилампи отмечается снижение значимости доли *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina*, преобладание остатков *Chydorus cf. sphaericus* и типичных литоральных таксонов (*A. guttata/ Coronatella rectangula, Acroperus harpae, Alona quadrangularis*). Массовое развитие на начальном этапе формирования кладоцерного таксоценоза литорального *Chydorus cf. sphaericus* отмечается и в озере Гахкозеро. В озёрах Карелии переход в бореальный период ознаменовался резким увеличением доли *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina*. Количество таксонов Cladocera в тафоценозах увеличивается благодаря развитию литорального комплекса. «В озере Медведовское отмечается увеличение доли *Chydorus cf. sphaericus*. Увеличение представленности *Alonella excisa* ассоциируется с мягкими и более продуктивными условиями среды (Catalan et al., 2009)» (Фролова и др., 2018). На стратиграфических диаграммах исследованных озёр атлантический период выделяется активным развитием *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina*. В этот период во всех озёрах отмечается наибольшее видовое

разнообразии, что позволяет говорить о кладоцерном температурном оптимуме. Повсеместно увеличивается значимость крупных литоральных форм *Camptocercus rectirostris*, *Eurycercus* sp. при одновременном развитии мелкой формы – *Alonella nana*. В суббореальный период (4900– 2500 л. н.; 5500-3500 кал. л.н.) в озере Антюх-Ламбина и Южное Хаугилампи отмечается уменьшение доли *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina* с увеличением значимости *Chydorus cf. sphaericus*. Субатлантический период характеризуется увеличением доли холодноводных видов (*Bosmina (Eubosmina) cf. longispina*, *Alona affinis*) и видов, толерантных к ацидофильным условиям среды (оз. Медведевское).

Cladocera донных отложений двух озёр Центральной части Восточно-Европейской равнины

Тафоценоз Cladocera озера Рубское

«В колонке идентифицировано 2810 экземпляров Cladocera, относящихся к 38 таксонам (Ибрагимова и др., 2019). Наиболее многочисленными в отложениях были остатки представителей семейств Chydoridae (77.1%) и Bosminidae (19.5%). При этом, согласно шкале Любарского, в кладоцерном сообществе донных отложений озера Рубское в целом и на отдельных этапах его развития не выявлено доминантов. Роль субдоминантов принадлежит *Chydorus cf. sphaericus* (29.18%) и *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina* (19.07%). Среди второстепенных видов в кладоцерном тафоценозе идентифицированы *Alona affinis* (Leydig 1860) (12.2%), *Alona guttata/ Coronatella rectangula* (G.O. Sars 1862) (7.9%), *Acroperus harpae* (Baird 1837) (5.48%) и *Alona quadrangularis* (O.F. Müller 1776) (4.7%). Индекс Шеннона–Уивера на всем протяжении колонки колеблется в пределах 1.66–3.37, в среднем составляя 2.56 ± 0.08 , что позволяет классифицировать качество вод озера как умеренно-загрязнённые. Значения индекса выровненности экологических групп Пиелу находится в пределах 0.49–0.8 со средним значением 0.66 ± 0.01 , что свидетельствует о недостаточной выровненности структуры сообщества. На стратиграфической диаграмме кладоцерного сообщества озера Рубское выделяются четыре фаунистические зоны (Рис. 21)" (Ибрагимова и др., 2019).

«Зона I (11000 – 7500 кал. л.н.). Нижняя часть колонки характеризуется крайне низким разнообразием видов в тафоценозе Cladocera: литорально-бентосные представители семейства Chydoridae (*Chydorus*, *Alona*, *Pseudochydorus*, *Paralona*, *Pleuroxus*) с незначительным присутствием пелагических таксонов семейства Bosminidae (2.19 %) и Daphniidae (1.43 %). Явные доминанты в сообществе отсутствуют, *Chydorus* cf. *sphaericus* и *Alona guttata/ Coronatella rectangula* играют роль субдоминантов, составляя 38.2 % и 15.6 % соответственно от общего количества идентифицированных остатков Cladocera. В образцах колонки донных отложений, датированных возрастом 10500–10000 кал. л.н., локально увеличивается доля остатков *Bosmina (Eubosmina)* cf. *longispina* (18.18 %), в целом обнаруживаемых в Зоне I в незначительном числе (0.54%). Очевидно, что условия, сложившиеся как на ранних этапах формирования водоёма, так и в период 10000–6500 кал. л.н., не были благоприятными для развития Bosminidae. *Bosmina (Eubosmina)* cf. *longispina* практически отсутствуют в образцах последнего периода, однако близкородственный вид *Bosmina longirostris*, хоть и в малых количествах, присутствует в образцах этой зоны, исчезая на более современных этапах развития озера

Доля *Paralona pigra*, являющегося одним из пионерных видов для озера Рубское, максимальна в самых нижних слоях колонки (15.76 %). Таксон классифицируется как второстепенный вид в Зоне I (4.89 %) и встречается исключительно в образцах древнее 10500 кал. л.н. В образцах нижней части колонки (11000–10500 кал. л.н.) присутствуют также виды, обитающие на открытой литорали – *Pleuroxus uncinatus* (Baird 1850) (4.04 %) и *Disparalona rostrata* (Koch 1841) (0.67 %) (Смирнов 2010). Причём если остатки экзоскелета первого таксона обнаруживаются и на более современных этапах развития озера (до 6500 кал. л.н.), что позволяет классифицировать таксон как второстепенный в Зоне I, то остатки *D. rostrata* встречаются только на начальном этапе его формирования» (Ибрагимова и др., 2019).

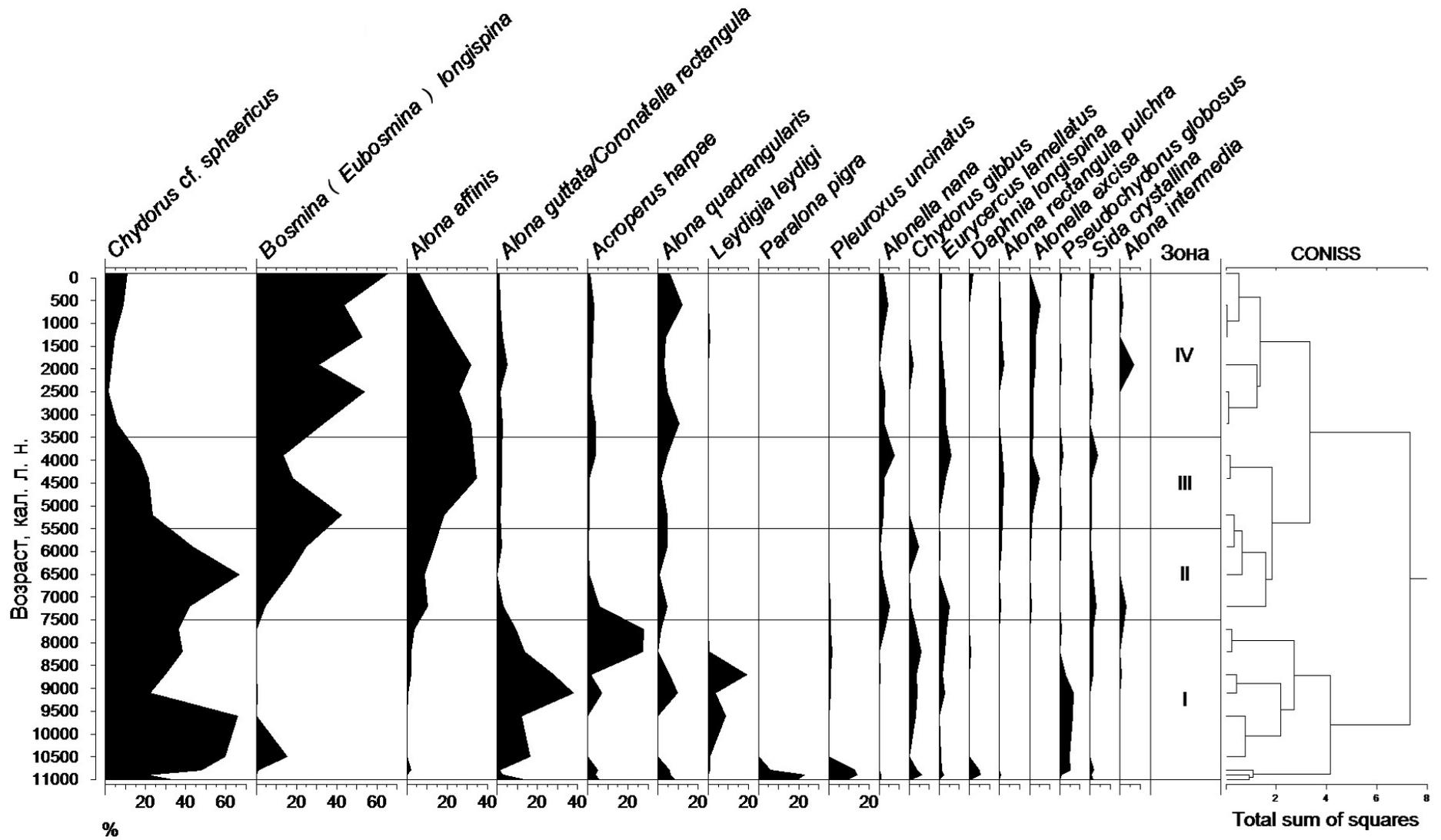


Рис. 21. Распределение остатков ветвистоусых ракообразных в колонке донных отложений озера Рубское.

«К категории второстепенных видов относится также *Acroperus harpae* (10.03 %), пик развития которого приходится на период 8000–7500 кал. л.н., и *Alona quadrangularis* (4.05 %). Бентосный вид *Leydigia leydigi* (Schödler 1863) (3.88%), численность которого достигает своего максимума в образцах, датированных возрастом 8700 кал. л.н., *Chydorus gibbus* (3.7 %) и *Pseudochydorus globosus* (Baird 1843) (2.87 %), классифицируются как малозначимые. Их численность в целом снижается с продвижением вверх по колонке. Значения индекса Шеннона–Уивера составляют 1.7–3.36 со средним значением 2.6 ± 0.24 . Значения индекса Пиелу находятся в пределах 0.3–0.59 и составляют в среднем 0.46 ± 0.04 .

Зона II (7500–5500 кал. л.н.) характеризуется увеличением таксономического разнообразия Cladocera в тафоценозе. *Chydorus* cf. *sphaericus* приобретает статус доминанта сообщества, составляя 48.74% от общего числа обнаруженных остатков Cladocera в зоне II, тогда как доля *Alona guttata/ Coronatella rectangula* (1.89%) значительно снижается, классифицируя этот "таксон" как малозначимый, согласно шкале Любарского. Постепенно происходит увеличение численности пелагического вида *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina* (17.02%) – субдоминанта сообщества, и крупного литорального рачка *Alona affinis* (11.34%), выполняющего роль второстепенного вида в Зоне II. Происходит увеличение доли кладоцер, ассоциированных с высшей водной растительностью, например, появляется *Sida crystallina* (Müller 1776). (Рис. 22, а). Интересно отметить, что представители *Alona* s.lat. в этот период в целом представлены по большей части мелкими формами (*Alona guttata/ Coronatella rectangula*, *A. intermedia*. (Sars 1862), *A. guttata/ Coronatella rectangula pulchra*). Встречаются остатки хитиновых структур мелких представителей рода *Alonella* (*A. nana*, *A. exigua* (Lilljeborg 1853), *A. excisa* (Fischer 1854)) и крупного рачка *Alonopsis elongata*. (Sars 1861). Значения индекса Шеннона–Уивера уменьшаются по сравнению с предыдущей зоной и составляют 1.65–3.18 (среднее значение 2.41 ± 0.38). Значения индекса Пиелу также уменьшаются, находясь в пределах 0.29–0.57 (среднее значение 0.43 ± 0.07) (Ибрагимова и др., 2019).

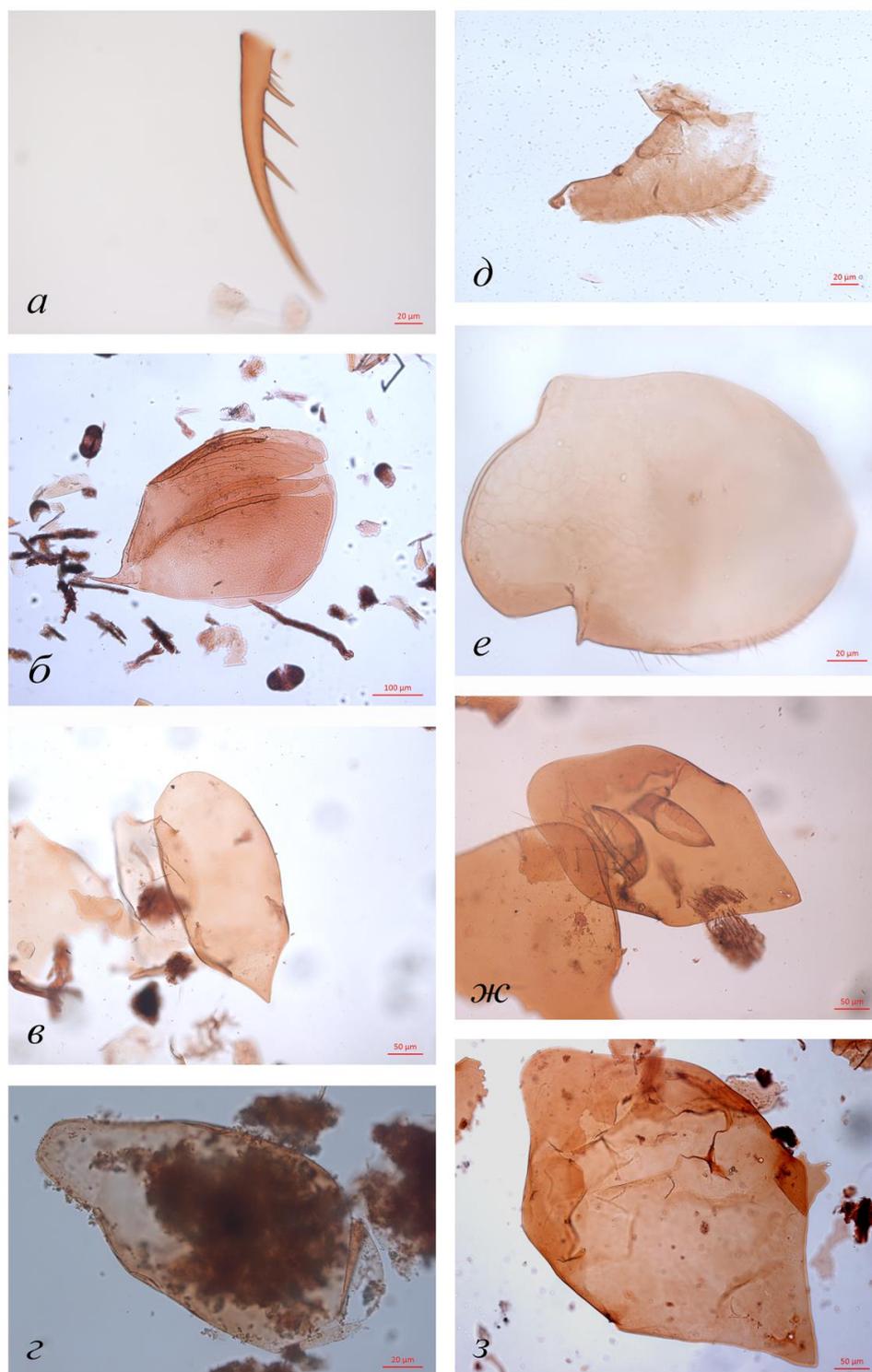


Рис. 22. «Остатки ветвистоусых ракообразных из донных отложений озера Рубское, Ивановская область РФ, относящиеся к представителям семейств Sididae (a), Bosminidae (б), Chydoridae; подсемейство Chydorinae (в–г) и Aloninae (г–з): а – *Sida crystallina*, атипичный постабдоминальный коготок с дополнительным пятым шипом; б – *Bosmina (Eubosmina) longispina*, эфиппиум; в–г – *Chydorus cf. sphaericus*, головной щит самки и самца; д – *Pleuroxus uncinatus*, постабдомен самца; е – *Anchistropus emarginatus*, створка; ж–з – *Alona affinis*, головные щиты с двумя главными порами и одной порой» (Ибрагимова и др., 2019).

«Зона III (5500–3500 кал. л. н.). Согласно шкале Любарского, в выделенной зоне отсутствуют доминанты, роль субдоминантов кладоцерного сообщества играют *Alona affinis* (28.47%), *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina* (25.55%) (Рис. 22, б), *Chydorus cf. sphaericus* (20.68%) (Рис. 22, в-г). Последний сокращает свою численность начиная с 7200 кал. л.н. Увеличение встречаемости *Alona affinis* сопровождается уменьшением или даже полным исчезновением мелких литоральных форм рода *Alona* (которые были обычны в Зоне II). Так, *Alona intermedia* не обнаружена в образцах в период 6500–2500 кал. л.н., но присутствует в образцах, датированных возрастом выше 2000 кал. л.н., когда отмечается уменьшение числа остатков *A. affinis*.

Число видов уменьшается по сравнению с предыдущим этапом развития озера. В Зоне III из тафоценоза оз. Рубское выпадают типичные обитатели палеарктической зоны, например, *Pleuroxus uncinatus* (Рис. 22, д), населявший озеро с момента его формирования. Значения индекса Шеннона–Уивера колеблются в пределах 2.36–3.07 (в среднем составляя 2.77 ± 0.16). Значения индекса Пиелу находятся в пределах 0.42–0.55 со средним значением 0.49 ± 0.03 .

Зона IV (с 3500 кал. л.н.). Роль доминанта на этом этапе уверенно занимает пелагическая форма – *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina*, составляя 46.56% от общего числа идентифицированных остатков. Численность *Alona affinis* несколько снижается по сравнению с предыдущей зоной, составляя 22.35%, закрепляя за видом роль субдоминанта сообщества, тогда как близкородственный вид *A. quadrangularis* (6.88 %) увеличивает свою значимость по сравнению с предыдущими зонами. Численность субдоминанта предыдущих зон, *Chydorus cf. sphaericus*, снижается до 5.73%, классифицируя его в данной зоне как второстепенный вид. В верхней части колонки, как и в образцах из её нижней части, обнаруживаются эфиппиумы *Daphnia cf. longispina*. По-прежнему сохраняется тенденция к уменьшению числа видов. Отмечается уменьшение значений индекса Шеннона–Уивера до 1.95–2.9 (среднее значение 2.42 ± 0.17). Значения индекса выровненности экологических групп Пиелу находятся в пределах 0.35–0.52 (среднее значение 0.42 ± 0.03)» (Ибрагимова и др., 2019).

«Зоны, выделенные в результате кластерного анализа данных о Cladocera донных отложений, не точно совпадают с климатическими периодами, выделенными согласно схеме периодизации Блитта–Сернандера в модификации Хотинского (1977), что связано с климатической неоднородностью начала голоцена.

Кладоцерный таксоценоз озера Рубское начал формироваться на границе неоплейстоцена и голоцена. Многочисленные исследования донных отложений свидетельствуют о том, что чаще всего горизонты послеледниковых отложений содержат в большей степени остатки литоральных, нежели пелагических форм. В целом для эволюции сообщества подобных водоемов характерно постепенное увеличение значимости пелагических планктонных видов, особенно на более поздних этапах их сукцессии (Hoffman, 1986; Frey, 1988). Анализ колонки донных отложений озера Рубское подтверждает данный вывод. Преобладание видов открытой литорали (*Leydigia leydigi*, *Pleuroxus uncinatus*, *Paralona pigra*, *Chydorus gibbus*, *Pseudochydorus globosus*) и фитофильного комплекса (*Alona guttata/Coronatella rectangula*) (Hann, 1989; Korhola, Rautio, 2001) формирования в нижней части колонки донных отложений явным образом свидетельствует о мелководности озера на начальных этапах его формирования. В нижних слоях колонки нами обнаружены преимущественно холодолюбивые виды, что также весьма характерно для формирования фауны в послеледниковый период. Нижние слои колонки донных отложений характеризуются высокой долей остатков *Chydorus* cf. *sphaericus*. Одним из видов, населяющих озеро исключительно на начальном этапе его формирования, является *Paralona pigra*. Этот же вид также доминировал в Онежском озере и оз. Каксойслампи (юг Финляндии) на начальных фазах становления таксоценоза кладоцер этих водоёмов (Цит. по: Смирнов, 2010).

Климатические реконструкции аналоговым методом, основанные на данных спорово-пыльцевого анализа и полученные информационно-статистическим методом для территории Восточно-Европейской равнины, показывают, что средние годовые температуры были ниже современных значений в период 10100–7900 кал. л.н. и изменялись от -1 до +2°C (Новенко, 2016). Реконструкции

палеотемператур по данным разрезов Восточно-Европейской равнины позволили выделить два хорошо выраженных кратковременных похолодания 9100–9300 кал. л.н. и 8100–8500 кал. л.н. Более позднее похолодание широко прослеживается в многочисленных климатических реконструкциях (Korhola, 1999). О холодных температурах в это время в районе озера Рубского свидетельствует преобладание в образцах донных отложений 11000–8500 кал. л.н. видов палеарктического географического распространения: *C. cf. sphaericus*, *C. gibbus*, *Alona guttata/ Coronatella rectangula*, *Pleuroxus uncinatus*, *Paralona pigra*, *Pseudochydorus globosus* (Błędzki, Rybak, 2016; Смирнов, 2010)» (Ибрагимова и др., 2019).

«Переход от холодного и сухого климата позднего неоплейстоцена к более благоприятным условиям голоцена привел к изменению природной обстановки, отразившейся как на водосборах озёр, так и в водной экосистеме (Субетто, 2009). Произошедшие изменения сказались и на структуре сообщества ветвистоусых ракообразных. В первую очередь изменения коснулись представителей литоральной фауны, увеличив их таксономическое разнообразие. В период 10000–5200 кал. л.н. отмечается наибольшее разнообразие Cladocera, после чего экосистема оз. Рубское, по-видимому, претерпевает изменения, связанные с увеличением площади пелагической части озера. Так, в пробах нижней части колонки, датированных возрастом 8000 кал. л.н., обнаружены створки *Anchistropus emarginatus* (Sars 1862) (Рис. 22, e).

В зоне II (Рис. 21), примерно соответствующей периоду климатического оптимума голоцена, происходит увеличение доли таксонов, предпочитающих умеренные климатические условия. В донных отложениях зоны II в массе встречаются *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina* и *Alona affinis*. Одновременно отмечается уменьшение доли *Acroperus harpae* и *Alona guttata/ Coronatella rectangula* в период 8500–2000 кал. л.н., тогда как на более ранних этапах развития озера эти таксоны выступают в роли субдоминантов сообщества.

Климатические изменения во вторую половину голоцена проявились как в снижении теплообеспеченности, так и в изменении режима увлажнения. Согласно многочисленным палеогеографическим исследованиям выявлено, что в

умеренной зоне Европы вторая половина голоцена была более влажной, чем первая (Хотинский, 1977; Борисова и др., 2013). На переходе от тёплого атлантического к холодному суббореальному климатическому периоду в тафоценозе озера Рубское отмечается увеличение численности холодолюбивого *C. gibbus*. В период среднесуббореального потепления (3.5–4.7 тыс. кал. л.н.) возрастает численность *Alonella excisa*, развитие которой ассоциируется с умеренными условиями среды (Catalan *et al.*, 2009).

Суббореальный период (5300–2600 кал. л.н.) в стратиграфической диаграмме озера характеризуется сукцессией таксоценозов Cladocera, характеризующейся переходом от доминирования *Chydorus cf. sphaericus* к субдоминированию пелагической *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina* (Рис.12) и *Alona affinis*. Ранее аналогичная картина неоднократно отмечалась в других озёрах Евразии (Цит. по: Смирнов, 2010). Одновременное доминирование *Alona affinis* и *B. (Eubosmina) longispina*, вероятно, было связано с затоплением прибрежной части озера, в результате чего растительность, оказавшаяся под водой, стала идеальным субстратом для развития *A. affinis*. Попутно отметим выявленную нами аберрацию в морфологии *A. affinis* озера Рубское: два экземпляра имели лишь одну главную медиальную пору на головном щите, в отличие от нормальных особей с двумя соединёнными главными порами (Рис. 22, ж-з). Значительное похолодание и увлажнение территории произошло в среднесубатлантическое время около 1700–1500 кал. л.н. В это время также происходили подъем уровня озёр и увеличение лесистости в лесостепной зоне (Новикова, 2011). Об изменении эколого-климатических обстановок свидетельствует появление остатков *C. gibbus*, не обнаруженных в образцах Зоны III, однако присутствующих в донных отложениях, сформированных в период среднесубатлантического похолодания» (Ибрагимова и др., 2019).

Тафоценоз Cladocera озера Плещеево

Согласно радиоуглеродному датированию, нижние слои колонки соответствуют возрасту 6000–5500 кал. л.н. В образцах колонки донных

отложений оз. Плещеево среди 10886 экземпляров Cladocera идентифицированы представители 43 таксонов. Согласно шкале Любарского, роль доминанта выполняет *B. (Eubosmina) cf. longispina* (41.7 %). Второстепенными видами являются *Alona affinis* (6%), *Alona quadrangularis* (4.35%), *Chydorus cf. sphaericus* (4.57%) и *Daphnia longispina* (8.03%). В стратиграфической диаграмме разнообразия тафоценоза оз. Плещеево были выделены четыре значимые фаунистические зоны (Рис. 23).

Зона I. Высокое видовое разнообразие. Доминирует *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina*, субдоминант – *Daphnia longispina*. Доминирование типичных представителей пелагиали свидетельствует о хорошо развитой незаросшей зоне водоёма. Тафоценоз Cladocera представлен 30 палеарктическими таксонами (*Alona affinis*, *Camptocercus lilljeborgi*, *Oxyurella tenuicaudis*), толерантными к неблагоприятным условиям среды, и видами, предпочитающими тёплые воды (Poulsen, 1928) – *Daphnia pulex*, *Leydigia leydigi*, *Camptocercus rectirostris*, *Pleuroxus uncinatus* и *Monospilus dispar*, что свидетельствует о наличии умеренных температур на данном этапе. Среднее значение индекса Шеннона–Уивера составляет 2.33 ± 0.05 , индекса Пиелу – 0.62 ± 0.01 .

В Зоне II отмечается уменьшение количества таксонов в донных отложениях (25 таксонов). Уменьшение доли литоральных видов сопровождается увеличением доли пелагических таксонов Cladocera. По-прежнему доминирует *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina*. Выше по колонке отмечается пик развития *Ceriodaphnia* spp, предпочитающего прибрежную часть и верхние прогреваемые слои водоёма (Черевичко, 2010). Далее происходит резкое снижение количества *Daphnia cf. longispina* с дальнейшим увеличением её численности. В верхней части зоны отмечается появление в пробах соскребателя *Graptoleberis testudinaria*, обитающего на листьях подводной растительности (Fryer, 1968), что свидетельствует о развитии зоны макрофитов в данный период. Среднее значение индекса Шеннона–Уивера составляет 2.25, индекса Пиелу–0.62.

В Зоне III увеличивается количество видов Cladocera в донных отложениях. *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina* доминирует, однако выше по колонке отмечается значительное уменьшение количества таксона в силу развития литоральной фауны (*Alona quadrangularis*, *A. intermedia*, *A. guttata/ Coronatella rectangula*) (Смирнов, 2010). В нижней части зоны III не обнаружены остатки *Chydorus cf. sphaericus* и *Daphnia cf. longispina*, вверх по колонке их численность восстанавливается. В зоне отсутствуют остатки тепловодного *Leydigia leydigi* (Poulsen, 1928). После 380 м (1550 кал. л.н.) отмечается появление *Daphnia cf. pulex*, отсутствовавшей в начале зоны. В пробах появляются остатки *Ilyocryptus* spp. Среднее значение индекса Шеннона–Уивера составляет 2.16, индекса Пиелу–0.57.

Зона IV. Роль субдоминантов выполняют *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina*, *Bosmina coregoni*, *Chydorus cf. sphaericus*, доля последнего резко увеличивается в нижней части зоны, что может быть связано с похолоданием или увеличением трофического статуса водоёма. Таксономическое разнообразие остается богатым. Снижается количество холодноводных фитофильных представителей рода *Alona*, полностью исчезает *Paralona pigra*. Среднее значение индекса Шеннона–Уивера составляет 2.56, индекса Пиелу – 0.65. Согласно результатам кладоцерного анализа, значения индекса Шеннона–Уивера в озере Плещеево колеблются в пределах 0.94–3.66 (в среднем – 2,33), значения индекса Пиелу колеблются в пределах 0.3–0.9 (в среднем – 0,62).

Сравнительная характеристика тафоценозов двух озёр Центральной части Восточно-Европейской равнины

Рассмотрев историю формирования тафоценозов Cladocera озёр Центральной части Восточно-Европейской равнины, можем выявить общие закономерности и различия. «Для озера Рубское в нижней части колонки (11000 – 7500 кал. л.н.) характерно преобладание видов–обитателей открытой литорали – *Leydigia leydigi*, *Pleuroxus uncinatus*, *Paralona pigra*, *Chydorus gibbus*, *Pseudochydorus globosus*, *Alona guttata/ Coronatella rectangula* (Hann, 1989; Korhola, Rautio, 2001), что

говорит о мелководности озера на начальном этапе его формирования» (Ибрагимова и др., 2019). Нижняя часть колонки ледниково-карстового озера Плещеево соответствует возрасту 6000–5500 кал. л.н. Тафоценоз Cladocera отличается доминированием пелагической фауны, представлен как палеарктическими видами, толерантными к неблагоприятным условиям среды, так и видами, предпочитающими тёплые воды. В период 10000–5200 кал. л.н. отмечается наибольшее таксономическое разнообразие Cladocera в оз. Рубское, после чего, вероятно, экосистема озера претерпевает изменения, вызванные увеличением площади пелагической части. В отложениях оз. Плещеево позже 5500 кал. л.н. отмечается уменьшение количества видов в тафоценозе Cladocera. «По данным о палеоклиматических условиях атлантического периода голоцена можно сделать вывод о чётко выраженном максимуме теплообеспеченности климата в Европе (Korhola, Rautio, 2006)» (Ибрагимова и др., 2019). Количество таксонов Cladocera донных отложений озера Плещеево выше (43 таксона), чем в оз. Рубское (38 таксонов). Суббореальный период (5300–2600 кал. л.н.) в стратиграфической диаграмме озера Рубское характеризуется сменой доминирующего комплекса в тафоценозе Cladocera, характеризующейся переходом от доминирования *Chydorus* cf. *sphaericus* к субдоминированию пелагической *Bosmina* (*Eubosmina*) cf. *longispina*. В Зоне II озера Плещеево (505–400 см) в этот период отмечается снижение видового разнообразия, уменьшение доли литоральных видов сопровождается увеличением доли пелагических таксонов Cladocera. «Значительное похолодание и увлажнение территории произошло в среднесубатлантическое время около 1700–1500 кал. л.н. В это время также происходили подъем уровня озёр и увеличение лесистости в лесостепной зоне (Новикова, 2011)» (Ибрагимова и др., 2019). Так, в озере Рубское в период 2000–1500 кал. л.н. выявлены остатки холодноводного стенотермного вида *Alona intermedia* (Цит. по: Bledzki, Rybak, 2016), остатки которого не обнаруживались в образцах после 7000 кал. л.н. В донных отложениях озера Плещеево в верхней части стратиграфической диаграммы не фиксируются остатки *Chydorus* cf. *sphaericus*, тогда как значимость *Bosmina*

(*Eubosmina*) cf. *longispina* возрастает. Увеличение доли *Bosmina* (*Eubosmina*) cf. *longispina* отмечается в озере Рубское в период 2800–1500 кал. л.н.

4.2. Сравнительный анализ исследованных тафоценозов Cladocera

Всего в донных отложениях идентифицирован 51 таксон (40 видов, 11 групп видов), принадлежащих к 35 родам и 12 семействам (*Bosminidae*, *Cercopagididae*, *Eurycercidae*, *Holopediidae*, *Leptodoridae*, *Macrothricidae*, *Ophryoxidae*, *Polyphemidae*, *Sididae*, *Chydoridae*, *Daphniidae*, *Ilyocryptidae*). Литоральные виды составляют 75.47%. Информация о присутствии конкретных таксонов в донных отложениях исследованных озёр представлена в виде матрицы сериации отсутствия-присутствия (0/1) пакета PAST с использованием алгоритма, описанного Brower & Kile (1988) (Рис. 24).

На рис. 25 изображено распределение таксонов Cladocera в зависимости от расположения исследуемого озера в природной зоне/ подзоне. Установлено, что 20 таксонов (13 видов, 7 групп видов) встречаются во всех исследованных нами озёрах Европейской части России, тогда как большая часть таксонов не обнаружена в зоне тундры, но встречается на территории тайги и зоны смешанных лесов. Максимальное количество таксонов Cladocera идентифицировано в тафоценозах озёр тайги (48 таксонов) и зоны смешанных лесов (47 таксонов), минимальное – в озёрах тундры (23 таксона). Некоторые таксоны были выявлены только в определённой подзоне тайги (*Phreatalona protzi* в северной тайге; *Drepanothrix dentata* в средней тайге) или только в зоне смешанных лесов (*Bythotrephes* sp., *Diaphanosoma brachyurum*, *Ilyocryptus* spp). *Anchistropus emarginatus* идентифицирован в озёрах северной тайги и зоны смешанных лесов, а *Camptocercus fennicus* отмечен в озёрах северной тайги и тундры. Однако мы не можем сделать выводов об их индикаторной значимости вследствие малого числа исследованных водоёмов и неполного покрытия типов водоёмов (многие типы водоёмов остались неисследованными вовсе). Также стоит отметить, что 13 таксонов из 51 являются редкими и были обнаружены нами в небольших количествах.

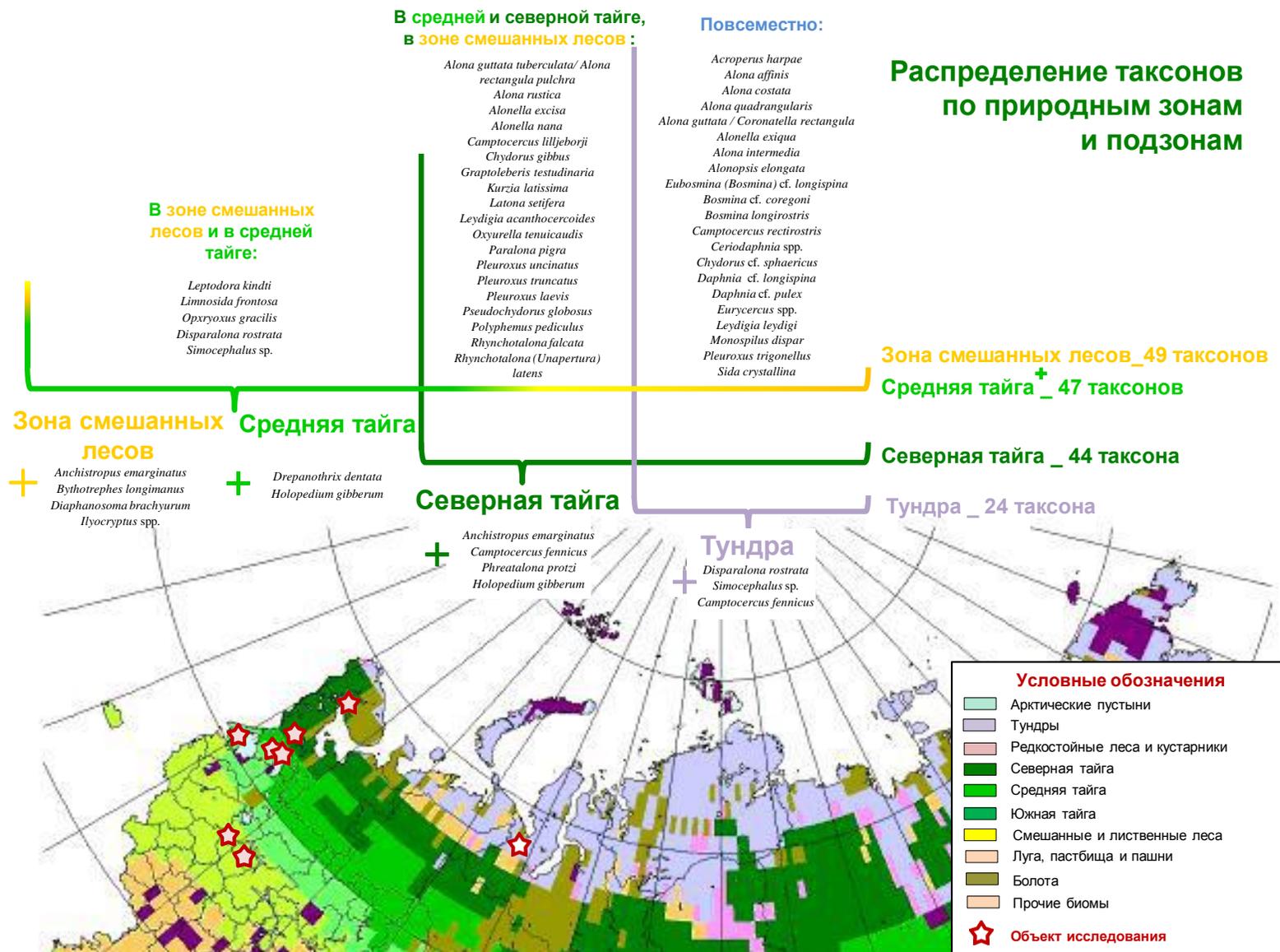


Рис. 25. Распределение таксонов по природным зонам и подзонам Европейской части России (Карта из <http://biodat.ru/doc/lib/moiseev1.htm> с изменениями).

Среди озёр наибольшее количество таксонов Cladocera в донных отложениях отмечается в оз. Плещеево (43 таксона), наименьшее в озере Большой Харбей (13 таксонов). Для выделения классов доминирования по численности использовалась шкала Любарского (Розенберг, 2005). Установлено, что в трёх озёрах имеются абсолютные доминанты: *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina* в оз. Антюх-Ламбина (66%) и оз. Большой Харбей (64.84%), *Chydorus cf. sphaericus*. в оз. Головка (65.19 %) (Табл. 5). В наиболее крупных по площади и глубоких исследованных озёрах (оз. Плещеево, оз. Большой Харбей) отмечается доминирование пелагических форм, тогда как в небольших озёрах и менее глубоких встречается как доминирование пелагических, так и литоральных форм, что, вероятно, обусловлено влиянием региональных факторов. Тафоценоз с доминированием хидоруса является одним из обычных (оз. Даба-Нур, оз. Сент-Клер и Элк) (Цит. по: Смирнов, 2010). «Чаще вышперечисленные таксоны выступают в роли доминантов сообщества, сменяя доминирование друг друга на разных этапах эволюции озера, или доминируют параллельно» (Ибрагимова, 2018). На основании выявленного доминирующего комплекса исследованные озёра можно условно классифицировать на шесть групп (Табл. 6) в зависимости от доминирования/ субдоминирования в донных отложениях *Chydorus cf. sphaericus*, *B. (Eubosmina) cf. longispina*, *Alona affinis*, *Alonella nana*. Во всех охваченных в рамках исследования регионах выявлены озёра с доминирующим комплексом *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina*, которые формируют самую крупную группу (Группа I, Табл. 6).

Табл. 5. Доминанты тафоценозов Cladocera исследованных озёр.

Название озера	Абсолютный доминант	Доминант	Субдоминант	Второстепенный вид
Восточно-Европейская равнина				
Рубское			<i>Bosmina (Eubosmina) cf. longispina</i> (18.8%), <i>Chydorus cf. sphaericus</i> (28.8%)	<i>Acroperus harpae</i> (5.4 %), <i>Alona affinis</i> (12.17 %), <i>A. quadrangularis</i> (4.55 %), <i>A. guttata / Coronatella rectangula</i> (7.76%)
Плещеево		<i>B.(Eubosmina) cf. longispina</i> (51.31%)		<i>A. quadrangularis</i> (4.42%), <i>Chydorus cf. sphaericus</i> (6%), <i>A. affinis</i> (6.71%), <i>Daphnia longispina</i> (8.75%)
Кольско-Карельская провинция				
Малое Шиброзеро		<i>B.(Eubosmina) cf. longispina</i> (43.8%)		<i>A. affinis</i> (5.06 %), <i>A. quadrangularis</i> (5.6 %), <i>A. nana</i> (5.7 %), <i>Chydorus cf. sphaericus</i> (11.68 %)
Гахкозеро		<i>B. (Eubosmina) cf. longispina</i> (48.5%)		<i>A. quadrangularis</i> (4.07 %), <i>A. nana</i> (4.7 %), <i>Chydorus cf. sphaericus</i> (4.8 %), <i>Pleuroxus uncinatus</i> (5.1 %)
Южное Хаугилампи			<i>A.affinis</i> (20.49 %)	<i>B. (Eubosmina) longispina</i> (14.08 %), <i>Chydorus cf. sphaericus</i> (9.1 %), <i>Chydorus piger</i> (6.8 %), <i>A. harpae</i> (6.74%), <i>C. rectirostris</i> (5.47 %), <i>A. quadrangularis</i> (5.21 %), <i>A. guttata/Coronatella rectangula</i> (5.19 %).
Антюх-Ламбина	<i>B.(Eubosmina) cf. longispina</i> (66%)			<i>A. affinis</i> (4 %)
Медведевское			<i>B.(Eubosmina) cf. longispina</i> (22.67 %) <i>A. nana</i> (15.82 %)	<i>A. harpae</i> (12.1 %), <i>A. affinis</i> (8.8 %), <i>Alonella excisa</i> (8.33%), <i>Camptocercus rectirostris</i> (6.6 %), <i>Chydorus cf. sphaericus</i> (9.9 %), <i>Eurycercus sp.</i> (4.98 %)
Большеземельская тундра				
Километровое		<i>B.(Eubosmina) cf. longispina</i> (52.83 %), <i>Chydorus cf. sphaericus</i> (52.63 %)		<i>B. longirostris</i> (9.22 %)
Котово			<i>A. affinis</i> (22.77 %), <i>B.(Eubosmina) cf. longispina</i> (19.9 %), <i>Chydorus cf. sphaericus</i> (24.93%)	<i>A. quadrangularis</i> (8.5 %), <i>B.longirostris</i> (6 %), <i>Eurycercus sp.</i> (11.47 %)
Большой Харбей	<i>B.(Eubosmina) cf. longispina</i> (64,84 %)		<i>Chydorus cf. sphaericus</i> (13.44%)	<i>A. affinis</i> (6.68 %)
Головка	<i>Chydorus cf. sphaericus</i> (65.19 %)		<i>B.(Eubosmina) cf. longispina</i> (18.83 %)	<i>A. affinis</i> (5.58 %)

Табл. 6. Группировка исследованных озёр по доминирующему комплексу

Группа	Доминирующий комплекс	Озёра	Географическое положение озёр
I	Абсолютное доминирование (50-100%)/ доминирование (22-50%)/ субдоминирование (6-22%) <i>Bosmina (Eubosmina) cf. longispina</i>	оз. Антюх-Ламбина, оз. Гахкозеро, оз. Малое Шиброзеро, оз. Плещеево, оз. Большой Харбей	Фенноскандия, Восточно-Европейская равнина, Большеземельская тундра
II	Абсолютное доминирование <i>Chydorus cf. sphaericus</i>	оз. Головка	Большеземельская тундра
III	Доминирование/ субдоминирование <i>Chydorus cf. sphaericus</i> и <i>B. (Eubosmina) cf. longispina</i>	оз. Километровое, оз. Рубское	Большеземельская тундра, Восточно-Европейская равнина
IV	Субдоминирование <i>Chydorus cf. sphaericus</i> , <i>B. (Eubosmina) cf. longispina</i> и <i>Alona affinis</i>	оз. Котово	Большеземельская тундра
V	Субдоминирование <i>B. (Eubosmina) cf. longispina</i> , <i>Alonella nana</i> и <i>Acroperus harpae</i> (на отдельных этапах)	оз. Медведевское	Фенноскандия
VI	Субдоминирование <i>Alona affinis</i>	оз. Южное Хаугилампи	Фенноскандия

Изменения в распределении доминирующих таксонов Cladocera в донных отложениях исследованных озёр в позднем неоплейстоцене-голоцене наглядно представлены на рис. 26. В связи с тем, что донные отложения озер Харбейской системы представлены короткими колонками, охватывающими возраст около 150 лет, данные по озёрам Большеземельской тундры не включены в общий анализ.

В озёрах Фенноскандии и Восточно-Европейской равнины, в отличие от озёр Большеземельской тундры, отмечается увеличение доли литоральной фауны, а именно *Acroperus harpae*, *Alona affinis*, *Eurycercus* spp. В озёрах Фенноскандии отмечается как увеличение доли *Camptocercus rectirostris*, ассоциированного с потеплением, так и *Alonella nana*, типичного для озёр Финляндии и даже играющего роль доминанта в них (Nevalainen et al., 2013).

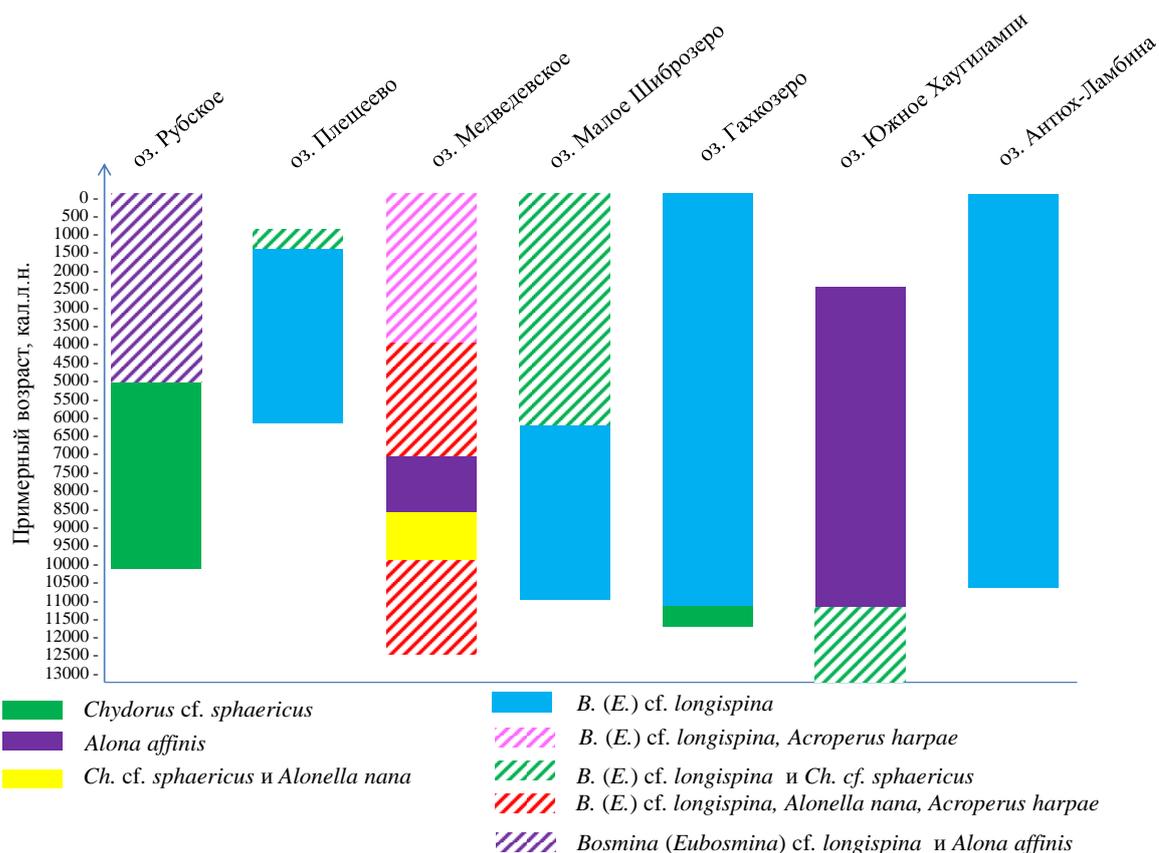


Рис. 26. Распределение доминирующего комплекса в колонках донных отложений семи исследованных озёр в позднем неоплейстоцене-голоцене.

Для каждого исследованного озера были рассчитаны индексы видового разнообразия Шеннона – Уивера (H), выравненности экологических групп Пиелу (E) и индекс отношения пелагических таксонов к литоральным (Табл. 7). Наиболее высокий усредненный индекс видового разнообразия рассчитан для оз. Южное Хаугилампи (3.11 ± 0.06), чуть ниже значения индекса для озера Медведовское (2.89 ± 0.1). Самые низкие значения индекса Шеннона–Уивера принадлежат оз. Гахкозеро (1.97 ± 0.1), оз. Километровое (1.98 ± 0.09) и оз. Антюх-Ламбина (1.99 ± 0.09). В соответствии с рассчитанным индексом выравненности экологических групп Пиелу наиболее выровненными являются клadoцерные сообщества оз. Южное Хаугилампи (0.81 ± 0.01) и оз. Котово (0.79 ± 0.02). Наименьшие значения индекса установлены для оз. Антюх-Ламбина (0.52 ± 0.01) и оз. Гахкозеро (0.5 ± 0.01), что свидетельствует о низком уровне выровненности

сообществ Cladocera в данных озёрах. Установлено, что только озёра Километровое и Головка Харбейской системы озёр относятся к категории β -мезосапробных озёр, остальные исследованные озера являются олигосапробными.

Табл.7. Средние значения биологических индексов.

Озеро	Индекс Шеннона-Уивера (H)	Индекс Пиелу (E)	Индекс пелаг/лит
Оз. Рубское	2.56±0.08	0.66±0.01	0.42
Оз. Гахкозеро	1.97±0.1	0.50±0.01	1.08
Оз. Малое Шиброзеро	2.6±0.1	0.65±0.01	4.8
Оз. Медведевское	2.89±0.1	0.73±0.03	0.33
Оз. Антюх-Ламбина	1.99±0.09	0.52±0.01	2.35
Оз. Котово	2.77±0.1	0.79±0.02	0.37
Оз. Километровое	1.98±0.09	0.59±0.01	0.68
Оз. Большой Харбей	2.28±0.1	0.74±0.03	3.6
Оз. Головка	2.27±0.1	0.64±0.02	0.33
Оз. Южное Хаугилампи	3.11±0.06	0.81±0.01	0.22
Оз. Плещеево	2.33±0.05	0.62±0.01	2.29

Индексы сходства Жаккара (Табл. 8) и Чекановского-Сьеренсена (Табл. 9) использованы в целях определения уровня идентичности видовых сообществ в донных отложениях исследованных водоёмов. Индекс учитывают только число видов в одном из сообществ «а», число видов из сообщества «в» и число видов «с», общих для сравниваемых сообществ. Согласно проведённому анализу, наиболее высокие показатели индексов Жаккара и Чекановского-Сьеренсена установлены для оз. Гахкозеро – оз. Рубское (0.82 и 0.9 соответственно), оз. Гахкозеро – оз. Малое Шиброзеро (0.81; 0.9), оз. Гахкозеро – оз. Плещеево (0.8; 0.89), оз. Малое Шиброзеро – оз. Плещеево (0.8; 0.89), оз. Малое Шиброзеро – оз. Рубское (0.76; 0.86). Наименьшим сходством со всеми остальными озёрами обладают озера Харбейской системы.

В донных отложениях 11 озёр Европейской части России идентифицированы представители 51 таксона (40 видов, 11 групп видов) Cladocera, принадлежащих к 35 родам и 12 семействам. Среди озёр наибольшее количество таксонов Cladocera в донных отложениях отмечается в оз. Плещеево (43 таксона), наименьшее в озере Большой Харбей (13 таксонов). В роли абсолютных доминантов могут выступать два таксона – *Chydorus* cf. *sphaericus* и *Bosmina* (*Eubosmina*) cf. *longispina*. Наиболее высокий индекс видового разнообразия и индекс выравненности экологических групп Пиелу рассчитан для оз. Южное Хаугилампи. Установлено, что наибольшее количество видов отмечается в зоне смешанных лесов, более того, увеличение количества видов Cladocera в донных отложениях происходит с севера на юг (северная тайга (44 таксона), средняя тайга (47 таксонов), зона смешанных лесов (49 таксонов)), наименьшее видовое разнообразие отмечается на территории тундры (24 таксона).

4.3. Особенности изменений в составе тафоценозов Cladocera, отмеченные на территории Западной Европы и Европейской части России

Известно, что территория Фенноскандинавского щита площадью 1.7 млн. км² в четвертичном периоде неоднократно подвергалась мощным покровным оледенениям и являлась центром европейского материкового оледенения с толщиной льда 3,5–4 км. (Чувардинский, 2014). Наибольшее распространение ледяного покрова Фенноскандинавского кристаллического щита приходилось на 24–17 кал. л.н.: оно наступило позже в Дании, раньше в Германии и Западной Польше, позже к востоку от долины Средней Вислы и раньше на шельфе Баренцева моря (Marks, 2015). Морфологические данные свидетельствуют о том, что примерно через 2–3 кал. л.н. после последнего ледникового максимума (LGM) в связи с дегляциацией активировались крупные ледяные потоки длиной от 100 до 300 км (Цит. по: Kalm, 2012), с конца аллерёда дегляциация приобрела необратимый характер (Субетто, 2009).

В позднем дриасе Беломорский водоём достигает максимума в своем размере (Субетто, 2009). Так, в первой половине позднего дриаса в большинстве

изученных озёр Белоруссии отмечается трансгрессия (Новик, 2010). О повышенном уровне озёр в период позднего дриаса свидетельствуют результаты исследований субфоссильного кладоцерного сообщества озёр северной и восточной Польши – оз. Сьярзивк (Milecka et al., 2011), оз. Люки (Zawiska et al., 2015), оз. Желонек (Zawiska et al., 2016). В перечисленных озёрах отмечается появление тепловодной фауны и увеличение доли пелагических видов, в особенности представителей рода *Bosmina*. Аналогичные изменения отмечаются в пребореальном периоде в озёрах Северной (Тиффер Зи, оз. Гроссер Зеgeberгер Зе, оз. Поользе) и Западной Германии (оз. Меерфельдер Маар), Центральной и северо-восточной Польши (оз. Гошияз, оз. Вигры) (Смирнов, 2010; Szeroczyńska, 2019), Северной Финляндии (Korhola, Rautio, 2001). Увеличение уровня воды в оз. Ильмень (СЗ России) и оз. Валдайское (Валдайская возвышенность) отмечается по результатам диатомового анализа (Субетто, 2009).

В результате крупной перестройки гидрографической сети, случившейся на рубеже позднего неоплейстоцена и голоцена около 11000 кал. л.н. на территории Северной Европы, произошел спуск крупных пресноводных приледниковых бассейнов с дальнейшим снижением уровня озёр. Регрессия стала синхронным событием для ряда регионов, где получили распространение крупные приледниковые бассейны (Восточное Заонежье, северная низменность Карельского перешейка и др.) (Цит. по: Субетто, 2009). Так, согласно исследованиям автора, в озере Южное Хаугилампи в период около 11 000 кал. л.н. отмечается уменьшение доли пелагических видов. Вследствие гумидизации климата на территории Карелии происходит развитие растительного покрова и заболачивание водосборных территорий, что в свою очередь способствует увеличению поступления в озёра гуминовых кислот, вызывая их подкисление. Аналогичные изменения в этот период отмечаются в донных отложениях озёр южной Финляндии (Цит. по: Субетто, 2009).

«По данным математического моделирования экстремально континентальные климатические условия во временном интервале 12000–9000 кал. л.н. в Северо-Западной Европе могли длительное время консервировать

вечную мерзлоту на огромных территориях северо-запада России, наличие которой в свою очередь оказывало влияние на атмосферную циркуляцию и перенос тепла, образуя область высокого давления, блокирующую западный перенос тёплых воздушных масс» (Цит. по: Субетто, 2009). Более того, усиление антициклональной циркуляции происходило, вероятно, благодаря действию сильных восточных ветров, дующих к югу от Скандинавского ледникового щита. Распространение североатлантических воздушных масс на северо-западе России произошло только около 10 000–9 000 кал. л.н., когда Скандинавский ледниковый щит окончательно разрушился. «Так, можно сделать вывод, что циркуляция воздушных масс на северо-западе России была сильнее подвержена влиянию Скандинавского ледникового щита и вечной мерзлоты в отличие от Западной Европы» (Цит. по: Субетто, 2009). О значительном потеплении и увеличении уровня озёр в бореальном периоде свидетельствуют результаты, полученные автором при исследовании Кольско-Карельской провинции России (оз. Малое Шиброзеро, оз. Гахкозеро, оз. Антюх-Ламбина) (Ibragimova et al., 2016, 2017 a, b). Увеличение доли пелагических видов *Cladocera* отмечается и в тафоценозах озёр Великобритании (оз. Эустуэйт Уотер, оз. Блелхэм-Тарн), в озёрах центральной части и юга Польши (оз. Гопло, оз. Вельке, оз. Мале). В атлантическом периоде отмечается увеличение доли *Bosmina* в озёрах южной Финляндии (оз. Хиринлампи, оз. Каксойслампи), южной Швеции (оз. Фларкен) (Цит. по: Смирнов, 2010), центра Европейской части России – Московская область (оз. Глубокое, оз. Долгое), Ивановская область (оз. Рубское) (Ибрагимова и др., 2019).

Согласно палеоклиматическим реконструкциям, проведённым с использованием природных архивов как в Европе, так и в других регионах мира, установлено, что после 5700–5500 кал. л.н. произошло сокращение прихода солнечной радиации в летний период, в связи с чем глобальное потепление сменилось похолоданием. Полученные реконструкции показали, что на фоне общего тренда к похолоданию климата происходили четко выраженные потепления и похолодания второго порядка (Цит. по: Новенко, 2016). Так, находки тепловодного вида *Camptocercus rectirostris* в озёрах Большеземельской

тундры свидетельствует об улучшении климатических условий (Flössner, 2000) в регионе в последние десятилетия. Увеличение доли *Camptocercus rectirostris* в последнее столетие на северо-востоке Финляндии и на Полярном Урале объясняется возникновением эффекта «полярного дня» в озёрах, расположенных за полярным кругом. Данное явление объясняется интенсивным прогреванием вод озера в течение короткого, но тёплого арктического лета (Цит. по: Szeroczyńska, 2011). Об увеличении средних температур в последние 150 лет свидетельствуют многочисленные палеоисследования (Цит. по: Korhola, Rautio, 2001). С периодом потепления связывают увеличение общей численности и таксономического разнообразия фауны озёр арктики и субарктики (Filos et al., 2017; Smol et al., 2005).

Похолодание сопровождалось увеличением среднегодового поступления осадков (Цит. по: Новенко, 2016). Подтверждение увеличения влажности в период после 4000 кал. л.н. получены при проведении палеоклиматических исследований, выполненных с применением различных биологических палеоиндикаторов (клагоцеры, хирономиды, диатомовые) как для территории Западной Европы, так и для Северо-Западной и Центральной части России. Так, возрастание эффективного увлажнения и, как следствие, увеличение уровня озёр, развитие пелагической фауны отмечается на территории Польши (Zawiska et al., 2013; Szeroczyńska, 2019), Норвегии (Zawiska et al., 2017; Jensen et al., 2019), Финляндии (Nevalainen et al., 2008, 2019; Korhola, Rautio, 2001), России (Ильяшук и др., 2007; Ibragimova et al., 2016; Глезер и др., 1974; Ibragimova et al., 2017 a, 2017 b; Ибрагимова и др., 2019) и др. Однако в некоторых случаях внезапное появление планктонных видов *Cladocera* в позднем голоцене (около 2800 кал. л.н.), вероятно, было результатом обогащения водной толщи питательными веществами, то есть антропогенного воздействия. Это относится, в частности, к фазам расселения Римского и Средневекового периодов и не было, как можно было бы предположить по видовому составу, следствием изменения уровня воды (Szeroczyńska, 2019). Увеличение доли *Bosmina longirostris* является классическим примером эвтрофикации (Korhola, Rautio, 2001). Такие изменения отмечаются в

ряде озёр Польши – оз. Желонек (Zawiska et al., 2016), оз. Пшедни Став (Татры), оз. Гошияз (Szeroczyńska, 2019), озера Вигерского национального парка Польши (Zawiska et al., 2013), в озёрах Финляндии (Szeroczyńska, 2011), Венгрии (Korponai et al., 2012), Германии (Korhola, Rautio, 2001). Увеличение доли *Bosmina longirostris* отмечается и в исследованном нами озере Плещеево (Ярославская область). Также в верхней части колонки донных отложений оз. Плещеево отмечается замена олиготрофного *Eubosmina (Bosmina) cf. longispina* на мезотрофную форму – *Bosmina coregoni* с одновременным увеличением доли *Chydorus cf. sphaericus*, ассоциируемого в позднем голоцене с эвтрофикацией, и представителей рода *Ilyocryptus* sp., обитающих в условиях недостатка кислорода. Возрастает роль *Chydorus cf. sphaericus*, а также других видов индикаторов эвтрофикации – *Daphnia cristata*, *Mesocyclops leucarti*, *Asplanchna priodonta*, в современном зоопланктоне озёр Заонежского полуострова (Куликова, 2005).

Таким образом, эколого-климатические изменения, отмеченные на территории Западной Европы и Европейской части России, позволяют сделать вывод об увеличении средних температур на указанных территориях в последние десятилетия, в связи с чем происходит увеличение увлажнения и изменение трофического статуса водоёмов.

4.4. Влияние содержания органического вещества на распределение *Cladocera* в озёрах Кольско-Карельской провинции

Изученные в рамках исследования озёра располагаются в трёх физико-географических областях: Фенноскандия (Кольский полуостров, Республика Карелия, Карельский перешеек), Центральная часть Восточно-Европейской равнины (Ярославская и Ивановская области), Большеземельская тундра. В связи с тем, что исследуемые регионы находятся на значительном удалении друг от друга как с запада на восток, так и с севера на юг, четвертичное оледенение имело различную степень влияния на их территории. Так, большинство озёр Фенноскандии сформировано грядами, образованными в ходе движения ледника, и залитыми его талыми водами. На территории Большеземельской тундры,

охваченной многолетнемерзлыми породами, в настоящее время продолжается процесс протаивания криолитозоны с освобождением талых вод с увеличением общей площади водоёмов. Исследуемые озера Восточно-Европейской равнины также являются гляциогенными и испытывают различный спектр влияющих факторов. На распространение видов и представленность их в конкретных озёрах влияют различные факторы: физико-географическое положение, абсолютное положение над уровнем моря, климат, химический состав воды, уровень антропогенного влияния в регионе, наличие течений в озере и требуемых биотопов, прессинг хищников и т.д. Установлено, что период «Голоценового оптимума» (8900–6000 кал. л.н.) характеризуется наибольшим количеством видов в колонке донных отложений. Так, выявлена интересная закономерность для озёр Фенноскандии: наибольшее количество видов обнаруживается на глубине 100–220 см от дна озера, что свидетельствует о примерно одинаковой скорости осадконакопления в озёрах и синхронности происходящих изменений, тогда как «таксономические максимумы» оз. Плещеево и оз. Рубское располагаются выше и ниже по колонке соответственно.

Важным фактором, оказывающим влияние на встречаемость конкретных видов, является содержание органического вещества. В пакете PAST с применением линейной регрессии (Linear, multivariate - one independent, n dependent) была выявлена зависимость встречаемости статистически значимых таксонов (более 0,8%) в пяти озёрах Кольско-Карельской провинции (оз. Антюх-Ламбина, оз. Малое Шиброзеро, оз. Гахкозеро, оз. Южное Хаугилампи, оз. Медведевское) от содержания органики в слоях донных отложений. Исследуемые озёра являются небольшими, с площадью 0,0002-0,59 км² и максимальной глубиной 2,5–4 м. Зависимость численности статистически значимых таксонов (более 0.8 %), от содержания органического вещества в исследованных озёрах Кольско-Карельской провинции представлена графически с использованием метода взвешенных средних на данных о численности – Species packing (Gaussian) (ter Braak and van Dam, 1989) в программе PAST. Также рассчитана степень зависимости и значимость полученных результатов. Для всех полученных

значений уровень значимости был менее 0,05 (высокий уровень) (Рис. 27, Табл. 10).

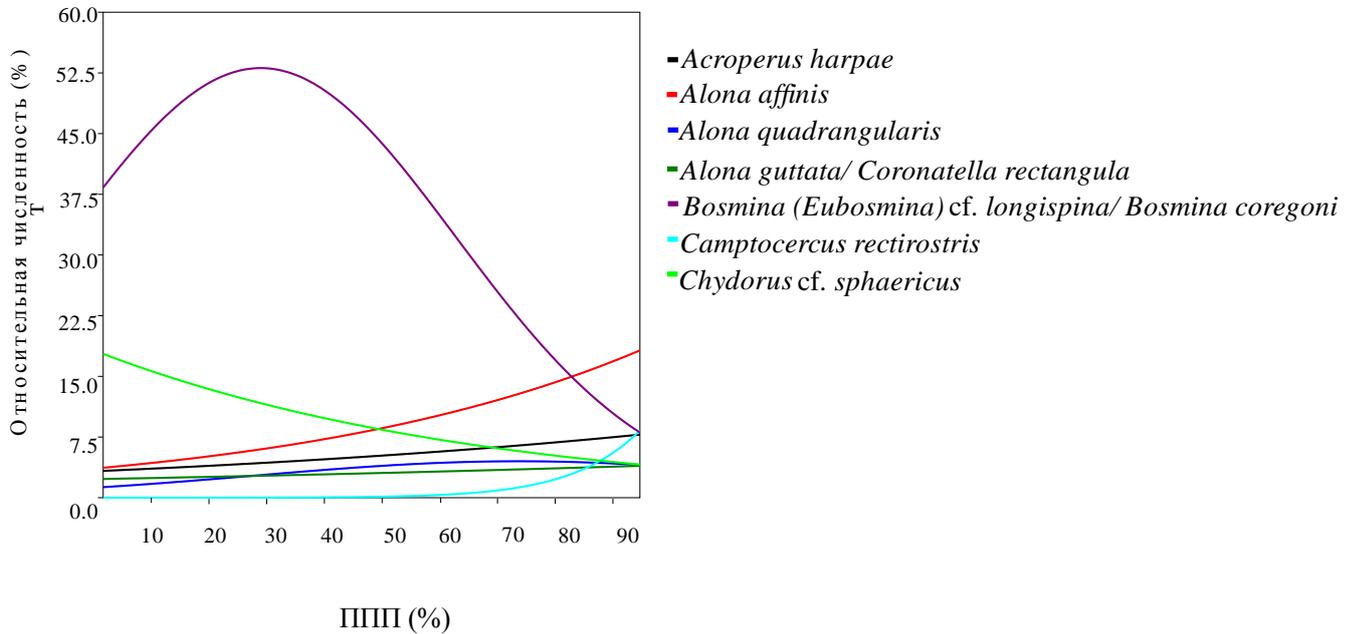


Рис. 27. Зависимость численности таксонов Cladocera от содержания органического вещества в исследованных озёрах Кольско-Карельской провинции

Табл. 10. Зависимость встречаемости таксонов Cladocera от содержания органики в донных отложениях пяти озёр Кольско-Карельской провинции

Таксон	Наклон (Slope)	Значимость (p)
<i>Alona affinis</i>	0.2286+0.03	< 0.001
<i>Alona quadrangularis</i>	0.0351+0.01	0.0114
<i>Bosmina (Eubosmina) cf. longispina</i>	-0.3811+0.08	< 0.001
<i>Camptocercus rectirostris</i>	0.0851+0.01	< 0.001
<i>Chydorus cf. sphaericus</i>	-0.1491+0.05	0.0034
<i>Acroperus harpae</i>	0.09081+0.03	0.0013
<i>Alona guttata/ Coronatella rectangula</i>	0.0306+0.01	0.0005

Согласно данным, полученным при исследовании пяти озёр Кольско-Карельской провинции, установлено, что *Alona affinis*, *Alona quadrangularis* и *Camptocercus rectirostris* увеличивают свою численность по мере увеличения содержания органических веществ, тогда как *Chydorus cf. sphaericus* и *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina* активно развиваются при низком его содержании. «С.

cf. *sphaericus* может успешно развиваться как в эвтрофных, так и в олиготрофных водоёмах, а именно последнее состояние было, видимо, характерно для ранних этапов заполнения водоёмов после окончания оледенения (Ибрагимова, 2018). Увеличение биомассы этого таксона может являться свидетельством увеличения содержания органики в воде (Flössner, 2000)» (Ибрагимова и др., 2019). Максимального развития *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina* достигает при 37.77% содержании органического вещества, что вполне соответствует экологии холодноводного олиготрофного таксона *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina*, развитие при средних значениях содержания органического вещества соответствует экологическим предпочтениям *Bosmina coregoni*, обитающего в мезотрофных условиях. Согласно полученным результатам, *Camptocercus rectirostris* увеличивает свою численность при высоких показателях содержания органического вещества в донных отложениях – 67.99%, тогда как при минимальном содержании органики успешнее всего из Cladocera развивается *Chydorus cf. sphaericus* (36.18%).

4.5. Эколого-фаунистическая характеристика доминантов и редких видов Cladocera исследованных озёр

«Cladocera занимают различные участки в озёрах: в пелагиали (*Daphnia*, *Bosmina*, *Simocephalus*), на различных субстратах в литоральной зоне – среди камней и песка (*Alona*, *Chydorus*), растительности (*Graptoleberis*, *Eurycercus*, *Camptocercus*) (Fryer, 1968), в мягком иле (*Chydorus*) (Korhola, 2001). Группы Bosminidae и Chydoridae могут давать информацию о факторах, воздействующих на относительные показатели этих участков, таких как морфометрия озера (соотношение между открытой и прибрежной частями воды), протяжённость и площадь, занимаемая водорослями, и степень осушения (Rautio, 2001)» (Ибрагимова, 2018). Остатки некоторых таксонов, обнаруженных в донных отложениях исследованных озёр, представлены в Приложении 3.

Доминантами в тафоценозах Cladocera исследованных озёр выступают *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina*, *Chydorus cf. sphaericus*. Субдоминантами

тафоценозов Cladocera являются *Alona affinis*, *Alonella nana* и *Aroperus harpae*.

Bosmina (Eubosmina) cf. longispina – типичный представитель открытой пелагической части водоёмов, населяющий мелкие и крупные водоёмы северных и средних широт. Температурный оптимум колеблется в пределах 4-12°C, что характерного для олиготрофных и умеренно-эвтрофных водоёмов (Flössner, 2000). *B. (Eubosmina) sp.* в массовых количествах встречается с ранней весны до второй половины осени, иногда встречается в планктоне в течение всего года. В озёрах средней полосы активно развивается в июне. Распространен в северном полушарии, часто выступает доминантом кладоцерных сообществ, считается олиготрофным видом (Смирнов, 1971, 2010). Согласно классификации исследованных озёр по доминирующему комплексу (Табл. 6), большая часть озёр относится к группе доминирования *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina*. Доминирование босмин отмечается в литературе достаточно часто, оно было обнаружено в оз. Онежское, Кинерет (Израиль), Роджерс-Лейк, в некоторых озёрах Квинсленда и Виктории (Австралия), озёрах Финляндии (Цит. по: Смирнов, 2010). Идентификация остатков осуществляется по расположению головной поры (Szeroczyńska K, Sarmaja-Korjonen, 2007).

«*Chydorus cf. sphaericus* обладает всеми адаптациями к литоральному образу жизни, при этом он же в массе развивается и в планктоне при наличии взвешенных водорослей и иных органических частиц (Fryer, 1968). Следует отметить, что *C. cf. sphaericus* – это группа близких видов, обитающих в различных экологических и географических условиях (Belyaeva, Taylor, 2009). Даже в средней полосе России имеется два вида с различной филогеографической историей (Kotov et al., 2016). В донных отложениях изредка встречались головные щиты самцов, для которых был характерен тупой, но относительно узкий рострум (Рис. 22, з), характерный для *C. sphaericus* s.str. (Belyaeva, Taylor, 2009). Однако мы не можем исключить присутствие другого вида из этой группы в какие-либо периоды истории развития сообщества. Находки самцов хидорид особенно ценны для точной идентификации таксонов (Belyaeva, Taylor, 2009). При этом известно, что *C. cf. sphaericus* может успешно развиваться как в эвтрофных, так и в

олиготрофных водоёмах, а именно последнее состояние было видимо характерно для ранних этапов заполнения водоёмов после окончания оледенения (Flössner, 2000). Анализ ППП озёр Кольско-Карельской провинции является очередным доказательством пионерности вида (Рис. 27). Увеличение биомассы этого таксона может являться свидетельством увеличения содержания органики в воде (Flössner, 2000), что отмечается в озёрах Харбейской системы.

Alona affinis выполняет роль субдоминанта кладоцерного сообщества оз. Котово и оз. Южное Хаугилампи. Как известно, *A. affinis* и *A. quadrangularis* предпочитают бентосный придонный образ жизни, причем обитают как на минеральных, так и на органогенных субстратах (Flössner, 2000). В целом эти виды предпочитают водоёмы с высоким уровнем насыщения кислородом (Nevalainen, Luoto, 2012). *A. quadrangularis* обнаруживается на самых различных литоральных субстратах в широком диапазоне экологических условий, в водных объектах разного типа, нередко присутствует и во временных водоёмах (Смирнов, 2010). Таксон не привязан к конкретному субстрату, но живет в ассоциации с растительностью, на камнях или детрите в водах, богатых органикой, а увеличение его значимости в таксоценозе может указывать на эвтрофикацию водоёма (Van Damme, Dumont, 2008; Ибрагимова, 2018). *A. quadrangularis* предпочитает илы и мягкие хлопьеобразные органические субстраты, тогда как *A. affinis* встречается на различных литоральных субстратах (Van Damme, Dumont, 2008; Смирнов, 2010). *A. quadrangularis* проявляет толерантность к закислению (рН 5), хоть и предпочитает нейтральную среду (Van Damme, 2008), тогда как *A. affinis* не проявляет зависимости от рН (Flössner, 2000). Оба вида часто в массе встречаются в образцах северных озёр позднего неоплейстоцена и раннего голоцена, они населяют современные северные водоёмы (Korhola, 1999; Hofmann 1986; Nevalainen, Luoto, 2012). Однако *A. affinis* может быть доминантом кладоцерного сообщества, а *A. quadrangularis* никогда не отмечается в составе доминирующего комплекса (Смирнов, 2010). Так, *Alona affinis* выполняет роль субдоминанта в оз. Южное Хаугилампи и оз. Котово (Табл. 5). Согласно анализу ППП, вид увеличивает свою численность при увеличении органической

составляющей (Рис. 27). Интересно акцентировать внимание на том, что в ходе проведенных исследований были отмечены aberrации головных щитов *Alona affinis* (Рис. 22, з)» (Ибрагимова, 2018).

Alonella nana характерна для бореальных озёр (Korhola, 1999; Nevalainen et al., 2013), и даже была классифицирована как субарктический таксон (Harmsworth 1968). Однако этот вид также сильно ассоциирован с растительностью и имеет выраженное экологическое предпочтение к дистрофным озёрам со сфагновыми мхами (Fryer 1968; Nevalainen et al. 2013). Диапазон pH *Alonella nana* составляет 4-9 (Mäemets, 1961). Вид характерен для кислых вод в Финляндии, однако в Северной Америке, напротив, отмечали, что при закислении озёр её значение снижается (Цит. по: Смирнов, 2010). Ранее было отмечено, что тафоценоз кладоцер в отложениях озёр Финляндии заметно отличается от более южных озёр, в первую очередь повышенным относительным количеством *Alonella nana*. Интересно отметить, что в пребореальном периоде вид достигает 30% в оз. Регенмоос (Германия), многочисленен на начальных этапах развития ценоза в оз. Уимпи, оз. Минерал, оз. Холл (США), оз. Блелхэм-Тарн (Германия), оз. Монтерози (Италия), оз. Поользе (Польша). Также имеются сведения о многочисленности остатков вида *Alonella nana* в дистрофных озёрах Вигерского национального парка Польши (Zawiska et al., 2013). Однако в литературе нет упоминаний о значительной роли вида в озёрах северо-запада России. Так, в озёрах Кольско-Карельской провинции *Alonella nana* достигает 50 % (оз. Медведевское) от общего числа остатков Cladocera в тафоценозе на отдельных этапах существования озёр, тогда как в озёрах Центральной части Восточно-Европейской равнины вид составляет не более 1,5% от общего количества остатков, является малозначимым. Возможно, это явление связано с тем, что Восточная часть Балтийского щита отличается кислыми кристаллическими породами, выщелоченными почвами, обилием болот и торфяников (Калесник, 1968).

Acroperus harpae широко распространён в Голарктике, отмечается в тропических регионах, в России отмечается повсеместно (Котов и др., 2010). Обитает в литорали, в неглубоких речных затоках и поймах рек, болотах, часто

среди растительности. Является индикатором низких температур, считается «арктическим» видом ввиду частой встречаемости в озёрах Арктики (Harmsworth, 1968; Flössner, 2000). *A. harpae* не толерантен к гидрологическим изменениям и эвтрофикации (Błędzki, Rybak, 2016). «В итальянских и швейцарских альпийских озёрах наблюдается зависимость численности *A. harpae* от рН и концентрации ионов калия, которая, в свою очередь, связана с продуктивностью озера и/или развитием водной растительности (Nevalainen et al. 2011; Ибрагимова, 2018). Индикаторная роль *Acroperus* вызывает сомнения. Так, *A. harpae* хоть и является фитофильным видом (Fryer 1968), увеличение его относительного количества не всегда свидетельствует о мощном развитии зоны макрофитов. Например, в озере Оберер-Ландшицце было отмечен рост численности таксона при отсутствии хорошо развитой растительности в прибрежной зоне и при наличии мелкогравийного побережья (Nevalainen et al., 2011). В исследованных озёрах таксон выявлен повсеместно» (Ибрагимова, 2018).

В роли второстепенных видов выступают *Acroperus harpae*, *Alona affinis*, *Alona quadrangularis*, *Alona guttata* / *Coronatella rectangula*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia longispina* (оз. Плещеево), *Eurycercus* sp., *Alonella excisa*, *Camptocercus rectirostris* (оз. Медведевское), *Pleuroxus uncinatus* (оз. Медведевское), *Chydorus piger* (оз. Южное Хаугилампи). Среди второстепенных видов во всех озёрах встречались *Acroperus harpae*, *Alona quadrangularis*, *Alona guttata* / *Coronatella rectangula*, *Bosmina longirostris*, *Eurycercus* sp.

Alona guttata / *Coronatella rectangula* – виды, нуждающиеся в ревизии. Широко распространены в Европе, обнаруживаются в различных водоёмах от крупных озёр до стариц рек, прудов, временных водоёмов, подземных вод, болот и др. Часто встречаются в эвтрофных водоёмах, редко в олиготрофных (Alonso, 1996; Hudec, 2010; Flössner, 2000). В исследованных озёрах таксон выявлен повсеместно, развивается на всех этапах существования озёр без резких колебаний, за исключением оз. Рубское, где после 7500 кал. л.н. происходит резкое снижение значимости таксона, выполняющего роль субдоминанта с 11000 кал. л.н.

Bosmina longirostris, Muller, 1785– это обычный вид, встречающийся в разнообразных водоёмах, часто доминирующий в планктоне небольших постоянных водоёмов и прибрежном планктоне больших водоёмов (Котов и др., 2010). Имеются сведения об образовании в Северной Америке дивергирующих фенотипических популяций *B. longirostris* – в пелагиали – с длинными придатками, а в литорали – с короткими (Цит. по: Смирнов, 2010). Некоторые авторы связывают сильное увеличение обилия таксона с эвтрофикацией (Цит. по: Смирнов, 2010). Систематика рода до сих пор остается крайне неясной ввиду огромной изменчивости его представителей, создающей трудности для классификации (Kotov et al., 2009; Смирнов, 2010). В исследованных озёрах *Bosmina longirostris* отмечалась повсеместно, идентификация осуществляется по расположению головной поры (Szeroczyńska K, Sarmaja-Korjonen, 2007).

Eurycercus spp. населяют зарослевую зону многих водоёмов Евразии и Северной Америки, присутствуют в Африке и Южной Америке. Питаются бактериями, детритом и водорослями, служат кормовой базой для консументов второго порядка, составляя значительную часть рациона некоторых видов рыб северных водоёмов (Беккер, 2012). *Eurycercus lamellatus* – вид-пионер в Северной Европе, наиболее вероятно, что остатки, обнаруженные в донных отложениях относятся к этому виду (Цит. По: Смирнов, 2010).

Следующие виды встречались в донных отложениях исследованных озёр достаточно часто, обладают широким ареалом, однако являются малозначимыми: *Leydigia acanthocercoides*, *Disparalona rostrata*, *Monospilus dispar*, *Alona intermedia*, *Rhynchotalona falcata*, *Pseudochydorus globosus* (Рис. 28, б).

К категории редких видов были отнесены виды, отличающиеся узким ареалом и отмеченные в донных отложениях исследованных озёр в незначительных количествах. Данная категория видов была разделена на две группы в зависимости от причины их малочисленности в донных отложениях: плохая сохранность, редкость вида в зоопланктоне. Как известно, представители семейств Sididae (*Diaphanosoma brachyurum*, *Latona setifera*, *Limnosida frontosa*), Holopedidae (*Holopedium gibberum*), Cercopagidae (*Bythotrephes* sp.) и

Macrothricidae (*Ophryoxus gracilis*, *Drepanothrix dentata*, *Ilyocryptus* spp.) имеют крайне низкую степень сохранности в донных отложениях, в связи с чем идентификация их остатков проблематична и вызывает противоречия при сопоставлении списков видов, обнаруженных в зоопланктоне и идентифицированных из остатков донных отложений.

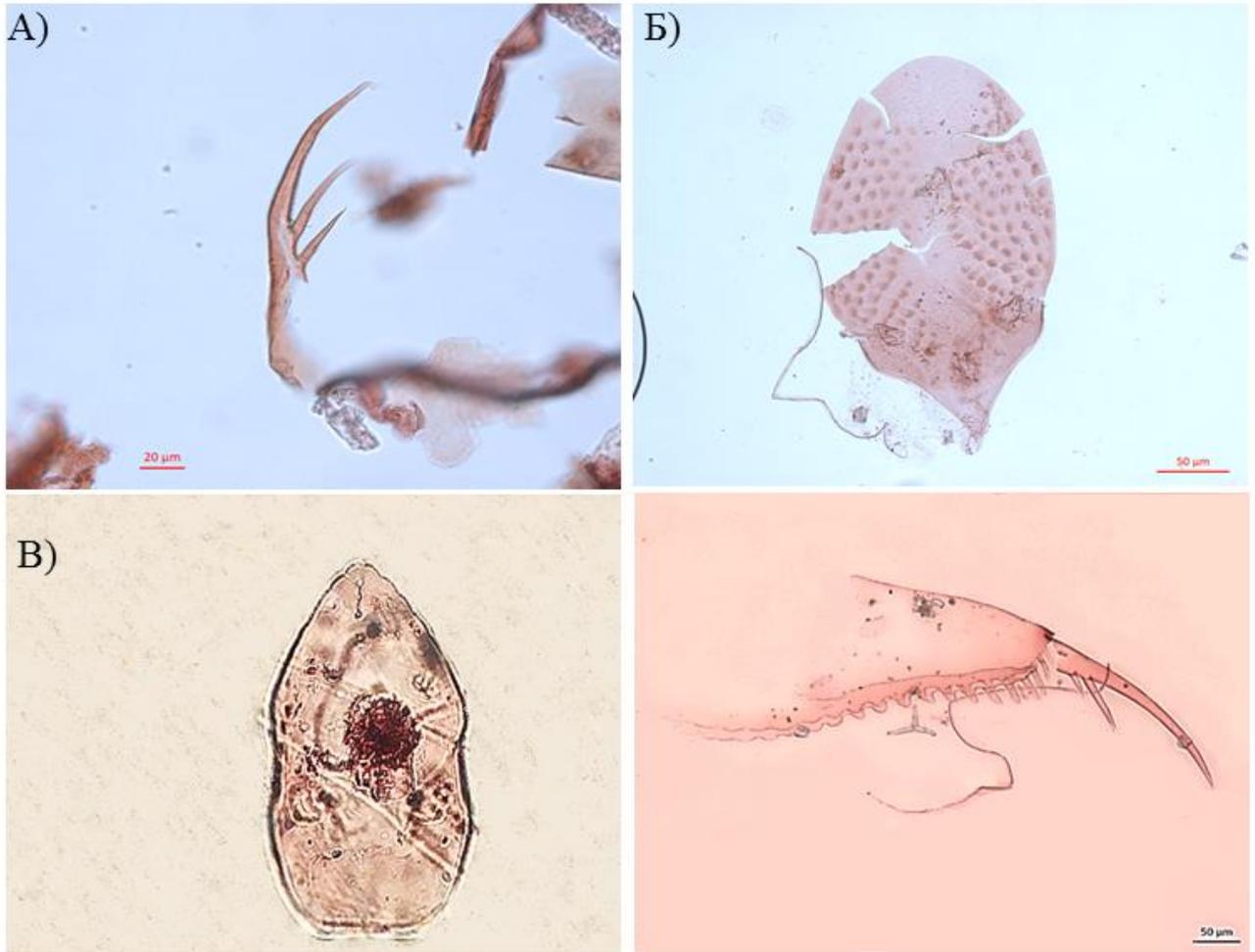


Рис. 28. Субфосильные остатки некоторых редких и малозначимых видов Cladocera в донных отложениях исследованных озёр. А) постабдоминальный коготок *Latona setifera*; Б) головной щит *Pseudochydorus globosus*; В) головной щит *Phreatalona protzi*; Г) постабдомен *Ophryoxus gracilis*.

Diaphanosoma brachyurum отмечена в единственном экземпляре в озере Плещеево, хотя согласно данным о зоопланктоне озера, вид отмечается в составе доминирующего комплекса (Столбунова, 2006). Род *Diaphanosoma* распространён повсеместно, кроме Антарктики и Новой Зеландии (Цит. по: Lakatos et al., 2015).

Diaphanosoma brachyurum – литоральный вид, предпочитающий растительные субстраты (Jeppesen et al., 1998). Вид легко адаптируется к относительно высоким температурам, как астенотермический термофил (приблизительно 24.5°C; Verbitskii et al., 2009), и распространён в умеренных зонах летом, является доминирующим видом в тропических регионах (Mohammed and Agara, 2006). В Японии зафиксированы находки *Diaphanosoma brachyurum* в различных водоёмах, в том числе в бассейнах высокогорных болот, в крупных озёрах на низкой высоте, а также в искусственных водоёмах (Цит. по: Lakatos et al., 2015).

Latona setifera (Рис. 28, а) обитает в Палеарктике, предпочитает песчано-илистый грунт в олиготрофных озёрах с рН=4.4–9.0 (Котов и др., 2010). Обитает в придонном слое прибрежных вод озёр, прудов и медленно текущих рек (Чертопруд, 2010). Вид теплоустойчив, выдерживает 25°C (Коровчинский, 2004). Остатки вида обнаружены в донных отложениях озёр средней тайги (оз. Медведевское, оз. Гахкозеро) и в озёрах зоны смешанных лесов (оз. Рубское). Идентификация проводилась по обнаруженным постабдоминальным коготкам и сегментам базального экзоподита (Szeroczyńska K, Sarmaja-Korjonen, 2007).

Limnosida frontosa обитает в Палеарктике, является планктонным видом, живущим в эпилимнионе и на открытой литорали озёр, водохранилищ, больших прудов и рек. Является индикатором олиготрофности (Котов и др., 2010). В связи с тем, что вид предпочитает олиготрофные условия, снижение его численности может быть связано с эвтрофикацией. Однако не стоит забывать, что ввиду крупных размеров рачка, вид является излюбленным компонентом питания рыбы, в связи с чем изменения численности могут быть связаны с прессингом хищников (Haberman, 2000).

Holopedium gibberum распространён преимущественно на севере Голарктики. Сплошной ареал вида ограничен таёжной зоной, что подтверждается проведёнными палеолимнологическими исследованиями: вид был обнаружен только в озёрах северной и средней тайги (оз. Южное Хаугилампи, оз. Медведевское). Южнее расположены только локальные местообитания – озёра, сохранившиеся со времен оледенения (Коровчинский, 2004). В Северной Америке

вид отмечается в наиболее северных штатах и в горах от Калифорнии до Колорадо. Карпентер (1931) отнёс вид к ледниковым реликтам (Цит. по: Valcer et al., 1984). Являясь представителем северного фаунистического комплекса, *H. gibberum* предпочитает холодноводные (менее 25 град. С) олиготрофные водоёмы с относительно слабоминерализованными (менее 20 мг/л Са) кислыми водами (предпочитает рН 6.0–6.8, выдерживает рН 4.0–7.5), в которых может составлять основную часть биомассы (Цит. по: Подшивалина, 2012). Имеются редкие случаи обнаружения вида в солоноватых водах (Цит. по: Valcer et al., 1984). В связи с редкой встречаемостью и реликтовостью вид приобрел статус охраняемого объекта и был внесен в региональные «Красные книги» России (Цит. по: Подшивалина, 2012). Род *Holopedium* уникален тем, что поверх хитинового панциря имеет прозрачный желеподобный чехол, который вырастает заново после каждой линьки. Подобные образования известны также у *Sida crystallina*, *Ophryoxus gracilis* и *Anchistropus emarginatus* (Montvilo et.al. 1987), однако толщина чехла ни у кого из них не достигает такого большого размера, как у *Holopedium* (всего 30–50 мкм, в противоположность 500 мкм у *Holopedium gibberum*). Чехол выполняет не только плавательные функции, но и способствует защите рачка от выедания хищниками (Hamilton 1958). Среди исследованных озёр вид отмечается в незначительных количествах по всей колонке оз. Медведевское и в верхней части колонки оз. Южное Хаугилампи.

«*Bythotrephes* sp. – крупный, подвижный и контрастно окрашенный хищный рачок, широко распространен в Евразии, встречается в незначительных количествах. Вид обитает в олиго-мезотрофных условиях (Haberman, 2000). Его появление в водоёмах связывают со снижением количества рыб-планктофагов, объектом питания которых он служит, а также с повышением доли мелких планктонных животных, служащих *Bythotrephes* пищей. Эти факты, в свою очередь, могут свидетельствовать также об ухудшении качества среды обитания или потеплении» (Цит. по: Фефилова и др., 2014). Идентификация осуществлялась по обнаруженным мандибулам и элементам мандибул (Szeroczyńska K, Sarmaja-

Korjonen, 2007). Остатки *Bythotrephes sp.* обнаружены в незначительных количествах только в оз. Плещеево и оз. Рубское (зона смешанных лесов).

Ophryoxus gracilis (Рис. 28, г) предпочитает торфяные болота, но встречается также в реках, озёрах, водохранилищах, обнаруживается среди растительности (Котов и др., 2010). Обитает в прибрежных зарослях озёр, водохранилищ, медленно текущих рек. Моноцикличен. Появляется в водоёме ранней весной, цикл заканчивает во второй половине осени. Относится к холодноводному комплексу умеренных широт. Распространён в северной части России, Гренландии, Норвегии, Швеции, Финляндии, в Северной Америке (Пидгайко, 1984). Отмечен в донных отложениях озёр средней тайги (оз. Гахкозеро, оз. Медведевское) и зоне смешанных лесов (оз. Плещеево)

Drepanothrix dentata обнаружен в количестве двух экземпляров в оз. Медведевское. Вид типичен для чистых и олиготрофных водоёмов с рН 4.5–8.5 (Błędzki, Rybak, 2016). *Drepanothrix dentata* обилен среди разлагающейся растительности на дне водоёмов. Флесснер (Flössner, 1972) уточняет, что этот вид предпочитает остатки макрофитов на илистом дне на границе между полупогружёнными растениями и поясом растений с плавающими листьями (Новичкова, 2015). Вид распространён в Голарктике (Alonso, 1996; Flössner, 2000), но встречается и в Неарктике (Kotov et al., 2013). По Котову (2016), таксон включает в себя комплекс видов, для идентификации которых требуется провести таксономическую ревизию. Подтверждением тому является то, что *Drepanothrix dentata* был обнаружен в Южной Америке (Lopez et al., 2018). Обнаружен в донных отложениях оз. Медведевское в двух экземплярах.

Hyocryptus spp. обитает в крупных водных объектах всех континентов, включая крупные высокогорные озёра. Имеются находки таксона в наскальных лужах в горах Лесото и в окрестностях Кейп Пойнт, ЮАР (Kotov, Štifter, 2005). В мировой фауне около 30 видов, для европейской части России достоверно известны семь. Обитают на дне, могут закапываться в ил на глубину в несколько сантиметров, имеются формы, обитающие в зарослях и в планктоне, иногда в значительных количествах (Котов и др., 2010). *Hyocryptus* могут жить заведомо

при отсутствии кислорода, и, может быть, довольствоваться его следами (Смирнов, 1971). Представители рода отмечены в донных отложениях озера Плещеево и идентифицированы в зоопланктоне как *Ilyocryptus agilis* Kurz (Столбунова, 2006), хотя в более ранних работах отмечалось присутствие трёх видов рода *Ilyocryptus*, обнаруженных в вязком прибрежном иле озера и впадающих речках. (Цит. по: Столбунова, 2006).

Ко второй группе редких видов отнесены виды Cladocera, которые крайне редко отмечаются в современном зоопланктоне и обнаруживаются в донных отложениях в незначительных количествах, что значительно усложняет изучение экологии и географии вида, к примеру, *Anchistropus emarginatus*, *Phreatalona protzi*, *Rhynchotalona latens*, *Kurzia latissima*, *Pleuroxus truncatus*, *Camptocercus fennicus*.

Anchistropus emarginatus обнаружен в трёх исследованных озёрах (оз. Южное Хаугилампи, оз. Рубское, оз. Плещеево) (Рис. 22, е). «Вид присутствует в водоёмах в небольшом количестве, в связи с чем остатки его редко встречаются в донных отложениях (Van Damme, Dumont, 2007). *A. emarginatus* обитает в мезотрофных водоёмах как в пелагической части водоёма (Flössner, 2000), так и в зарослях прибрежной растительности в ассоциации с *Hydra attenuata* Pallas, 1766 (Fryer 1968; Flössner, 2000), что связано со спецификой питания вида – это хищник, атакующий незащищённые участки эктодермы тела гидр (Van Damme, Dumont, 2007)» (Ибрагимова, 2018). По мнению Фраера *Anchistropus* и *Pseudochydorus* – падальщики, питающиеся трупами других ветвистоусых ракообразных и других микроскопических животных – являются ближайшими родственниками, однако по мнению Ван Дамма и Дюмона сходства двух макрофагов конвергентны (Цит. по: Котов, 2013).

Phreatalona protzi (ранее *Alona protzi* Hartwig, 1900) – редкий вид, широко распространён в европейских озёрах, родниках, в поймах и прибрежных зонах рек, в литоральной зоне на илистом дне между зарослей камыша, на затопленных карьерах и на каменистой поверхности (в тенистых участках, поросших мхом), в небольших ручьях, преимущественно в гипорейной зоне (область под руслом реки

и рядом с ним, где происходит смешивание неглубоких подземных и поверхностных вод) (Błędzki, Rybak, 2016) (Рис.28, в). Так, в литературных источниках имеется информация о находках вида в озёрах Финляндии: в озере Сульвоярви на каменистых субстратах с очень редкой растительностью и на искусственном субстрате, погружённом в заросли литоральной растительности, в озере Ловонйярви (Цит. по: Van Damme et al., 2009). Очевидная редкость вида и достаточно широкий диапазон встречаемости может быть обусловлен как недостаточной изученностью специфических экологических требований и предпочтений вида, так и с непосредственной связью вида с подземными водами, что подразумевает случайное попадание единичных экземпляров в поверхностные воды (Цит. по: Van Damme et al., 2009). Однако отнести вид к строгим стенобионтам достаточно проблематично в связи с наличием у *Phreatalona protzi* глаз и глазков, которые обычно видоизменены или вовсе утрачены у подземноводных обитателей. Следовательно, можно считать вид обитателем как подземных, так и поверхностных вод. Представители вида плавают не очень хорошо: передвигаются медленно, часто останавливаясь, плавают над поверхностью дна. Редко встречаются в литорали быстрых рек, обнаруживаясь среди зарослей пресноводных гидромедуз рода *Cordylophora*. Наличие вида редко регистрируется при использовании стандартного зоопланктонного анализа. Наиболее частые находки вида зафиксированы в Европе (европейская часть России от Карелии до Кавказа, северная и центральная Европа, включая Скандинавию, Финляндию, Ирландию, Англию, Бельгию, Германию, Польшу, Чехию, Словакию, Венгрию и Румынию) (Flössner, 2000), имеются случаи обнаружения вида в Турции (Ustaoglu, 2004). Вид был идентифицирован в донных отложениях озёр, расположенных в дельте Печоры (Frolova et al., 2019) (Рис. 29,б). В Италии вид считается инвазивным. *Alona protzi* была переведена в род *Phreatalona*, в связи с использованием конечностей для выполнения некоторых дополнительных функций наряду с их новой специализацией (Błędzki, Rybak, 2016). В донных отложениях вид идентифицирован в единственном экземпляре из оз. Южное Хаугилампи (Рис.29, а).

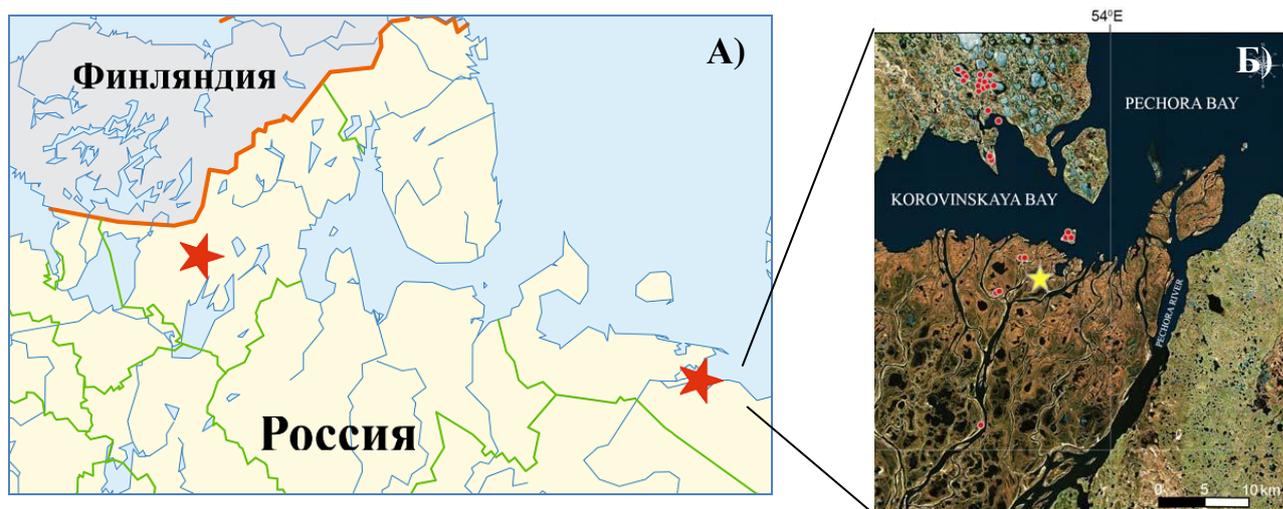


Рис. 29. Находки *Phreatalona protzi* в донных отложениях озёр России. А) Карта озёр, в донных отложениях которых были обнаружены остатки *Phreatalona protzi* (оз. Южное Хаугилампи; озеро в дельте Печоры) (карта из: Каталог векторных карт., 2019 с изменениями); Б) Карта дельты Печоры с указанием озера, в котором обнаружены остатки вида (карта из Frolova et al., 2019).

Rynhotalona latens (старое название таксона – *Unapertura latens*) – крайне редкий таксон, остатки которого представлены в донных отложениях исследованных озёр в незначительных количествах. Таксон в последнее время привлекает особый интерес систематиков и палеоисследователей (Van Damme, Nevalainen, 2019). *Rhynchotalona latens*, более известная из палеолимонологических исследований, чем из стандартных гидробиологических анализов, считается достаточно часто встречаемой в четвертичных отложениях Финляндии, а хитинизированные остатки таксона, часто обнаруживаемые в поверхностных донных отложениях финских озёр, предполагают представленность таксона во многих современных кладоцерных сообществах озёр Финляндии (Рис. 30, а). Остатки, идентифицированные как *Unapertura*, также были обнаружены в некоторых поверхностных донных отложениях Альпийского региона, в Татрах в Польше и в озёрах северной Канады (Цит. по: Van Damme, Nevalainen, 2019). В предыдущих исследованиях на территории России как в донных отложениях, так и в современных гидробиологических образцах, таксон не был обнаружен. Исследования, проведённые автором, свидетельствуют о представленности

таксона на территории Фенноскандии и Восточно-Европейской равнины, где *Rhynchotalona latens* была обнаружена в донных отложениях озёр Кольско-Карельской провинции и Восточно-Европейской равнины, соответствующих периоду позднего неоплейстоцена–раннего голоцена (Рис. 30, б). Считается, что вид, населяющий северные и альпийские регионы, является ледниковым реликтом, чувствительным к изменению климата (Цит. по: Van Damme, Nevalainen, 2019). Согласно проведённым нами исследованиям можно сделать вывод об исчезновении вида на территории России в связи с изменением климатических и экологических условий, а именно в связи с потеплением и изменением трофического статуса озёр.

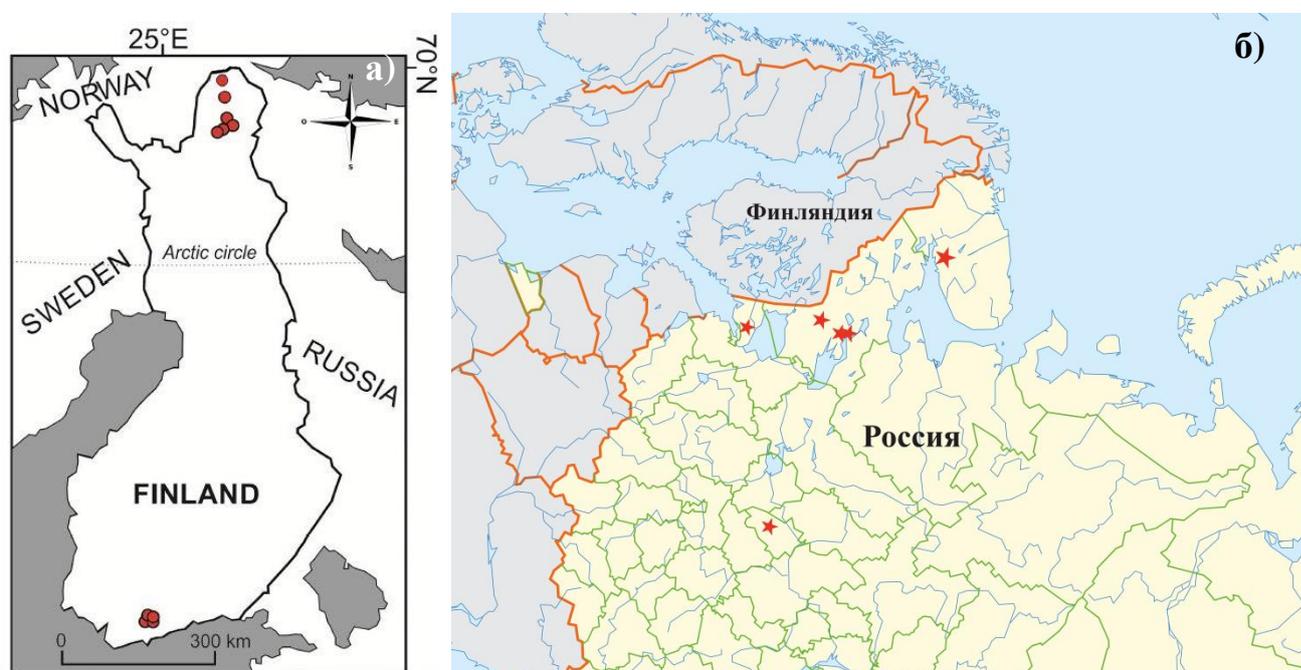


Рис. 30. Карта находок *Rhynchotalona latens*: а) экземпляры, обнаруженные в современном зоопланктоне в Финляндии (карта из Van Damme, Nevalainen, 2019); б) остатки вида, обнаруженные автором на территории России (карта из: Каталог векторных карт..., 2019 с изменениями).

Camptocercus fennicus считается северо-палеарктическим видом, отмечается в озёрах Скандинавии и северо-восточной Европы (Котов и др., 2010). Самое южное распространение в России – Московская область, встречается в Центральной Якутии и на Чукотке. Вид редкий, никогда не встречается массово (Цит. по: Sinev,

2014). Обнаружен в единственном экземпляре в донных отложениях оз. Антюх-Ламбина (северная тайга) и в количестве четырёх экземпляров в оз. Котово (Большеземельская тундра). Остатки идентифицировались по постабдомену и карапаксу (Szeroczyńska K, Sarmaja-Korjonen, 2007).

Pleuroxus truncatus – бентосный вид, обитает среди растительности в олиготрофных или мезотрофных озёрах, прудах, мелких водоёмах, реках и их поймах при pH 4,0–7,0 и $>1,6 \text{ mg Ca}^{2+} \text{ dm}^3$, толерантен к солоноватым водам и может обитать как в высокогорных водоёмах (до 2000 м), так и на низкой высоте (Flössner, 2000). Остатки вида обнаружены в незначительных количествах в донных отложениях таёжных озёр (оз. Гахкозеро, оз. Антюх-Ламбина) и в зоне смешанных лесов (оз. Рубское).

Kurzia latissima – литоральный вид, встречающийся в образцах редко и в малых количествах. Отмечается в водоёмах с pH 4.3 – 7.3 при электропроводности 2.0 and 10.2 mS/m (Kotov, 2004). Вид широко распространён в Европе, встречается как в олиготрофных, так и в эвтрофных озёрах, прудах, мелких водоёмах – прудах, речных затонах (Flössner, 2000; Władzki, Rybak, 2016). *K. latissima* представлена в исследованных образцах таёжной зоны и зоны смешанных лесов в количестве семи экземпляров (оз. Антюх-Ламбина, оз. Гахкозеро, оз. Медведевское, оз. Плещеево). Идентификация вида проводилась по головному щиту и постабдомену, определение по карапаксу затруднительно (Szeroczyńska K, Sarmaja-Korjonen, 2007).

В результате работы, проведённой с литературными данными, установлено, что эколого-фаунистическая характеристика отдельных видов Cladocera является противоречивой и требует дополнительного изучения. Разрозненность информации об эколого-климатических предпочтениях видов Cladocera и о толерантности их к действию различных факторов среды является одной из основных проблем, с которой сталкиваются карцинологи при анализе современных гидробиологических образцов и тафоценозов Cladocera донных отложений.

4.6. Анализ Cladocera донных отложений как дополнение стандартного гидробиологического анализа

Проведёнными ранее исследованиями установлено, что применение анализа Cladocera донных отложений позволяет дополнить информацию о современной структуре таксоценозов Cladocera озёр (Korhola, Rautio, 2001; Nevalainen et al., 2013; Van Damme, Nevalainen, 2019; Frolova et al., 2019). В связи с тем, что по озеру Плещеево имеются данные о многолетнем экологическом мониторинге, в том числе и гидробиологическом, озеро было выбрано объектом данного исследования.

По литературным данным (Экосистема озера Плещеево, 1989) озеро классифицируется как мезотрофный водоём с намеченными признаками эвтрофикации. На протяжении XX века в составе фитопланктона произошли значительные изменения, увеличилось его видовое разнообразие и биомасса. Зоопланктон озера насчитывает 132 таксона, по численности преобладают коловратки. По ранним исследованиям таксоценоз Cladocera формируют 37 видов (Экосистема озера Плещеево, 1989), тогда как в донных отложениях идентифицировано 43 таксона (Рис. 23), что подтверждает значимость анализа Cladocera донных отложений для анализа происходящих изменений. Для выявления степени сходства зоопланктонного сообщества Cladocera оз. Плещеево с тафоценозом донных отложений были использованы индексы Жаккара и Чекановского–Съёренсена, значения которых составили 0,56 и 0,98, соответственно.

С началом XX века в зоопланктоне озера Плещеево обнаруживаются виды, появление которых сигнализирует о нарастании эвтрофикации водоёма, а общая численность зоопланктона возросла в 2–3 раза (Экосистема озера Плещеево, 1989). Увеличение таксономического разнообразия ветвистоусых ракообразных подтверждается палеобилогическим анализом донных отложений озера. В верхней части колонки донных отложений выявлено наибольшее количество видов. Увеличилась численность и биомасса видов рода *Daphnia* (в 3.5–4 раза по сравнению с началом XX века) (Цит. по: Экосистема озера Плещеево, 1989), что

согласуется с результатами палеобиологического анализа: в верхней части стратиграфической диаграммы отмечается увеличение доли *Daphnia longispina*, *Daphnia pulex*. Отмечается увеличение *Ilyocryptus* spp., обитающего в крупных водных объектах всех континентов, включая крупные высотные озёра. Отмечается значительное увеличение доли *Chydorus* cf. *sphaericus*, что обычно связывают с увеличением продуктивности озера и эвтрофикацией (Смирнов, 2010). Стоит отметить, что в образцах донных отложений снизу-вверх увеличивается количество водорослей.

В рамках исследований, проведенных ранее с использованием стандартных гидробиологических методик (Цит. по: Столбунова, 2006), не было выявлено 14 таксонов: *Alona guttata tuberculata* / *Coronatella rectangula pulchra*, *Alona rustica*, *A. intermedia*, *Alonella nana*, *Anchistropus emarginatus*, *Kurzia lattissima* (Kurz 1875), *Leydigia leydigi*, *Leydigia acanthocercoides*, *Limnosida frontosa*, *Ophryoxus gracilis*, *Paralona pigra*, *Pleuroxus trigonellus*, *P. laevis*, *Rhynchotalona latens*. Интересно отметить, что *Alona affinis*, *Oxyurella tenuicaudis*, *Daphnia pulex*, *Ilyocryptus* spp. не приводятся в списках видов 1979–1996 гг. (Столбунова, 2006), однако отмечаются в более ранних работах (Цит. по: Столбунова, 2006). В донных отложениях также были идентифицированы виды – *Leydigia leydigi* и *Alonella nana*, которые не отмечаются в списках видов оз. Плещеево, однако были обнаружены в мелководном оз. Неро, расположенном в южной части Ростовской низины, на расстоянии около 60 км от озера Плещеево. Эти соседние озёра, являясь наиболее крупными в центре Средней полосы Европейской России, схожи по генезису (ледниковое происхождение) и времени образования, и, возможно, в своём далёком прошлом были заселены единой фауной (Цит. по: Столбунова, 2006).

Ещё более информативным стал кладоцерный анализ для озера Гахкозеро Заонежского полуострова. Согласно данным о современном зоопланктоне, в озере обитают 13 таксонов Cladocera (*Sida crystallina*, *Limnosida frontosa*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Holopedium gibberum*, *Daphnia* spp. (*D. galeata*, *D. cristata*), *Ceriodaphnia* spp. (*Ceriodaphnia quadrangula*), *Chydorus* cf. *sphaericus*, *Bosmina* (*Eubosmina*) cf. *longispina*, *Bosmina longirostris*, *Bosmina coregoni*, *Leptodora kindti*)

(Куликова, 2005). В донных отложениях озера Гахкозеро идентифицирован 41 таксон Cladocera. Из числа таксонов, обнаруженных в зоопланктоне, в донных отложениях не были выявлены остатки *Limnospira frontosa*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Holopedium gibberum*, о плохой сохранности остатков которых говорилось ранее. *Daphnia* spp. в донных отложениях идентифицировалась по эфиппиумам и была определена как *Daphnia longispina* и *Daphnia pulex*. В списке видов, представленных Куликовой (2005) не числятся следующие таксоны, выявленные в рамках кладоцерного анализа донных отложений оз. Гахкозеро: *Acroperus harpae*, *Alona guttata tuberculata* / *Coronatella rectangula pulchra*, *Alona affinis*, *Alona costata*, *Alona quadrangularis*, *Alona guttata* / *Coronatella rectangula*, *Alona intermedia*, *Alona rustica*, *Alonella excise*, *Alonella exiqua*, *Alonella nana*, *Alonopsis elongata*, *Camptocercus rectirostris*, *Chydorus gibbus*, *Daphnia longispina*, *Daphnia pulex*, *Disparalona rostrata*, *Eurycercus* sp., *Graptoleberis testudinaria*, *Kurzia latissima*, *Latona setifera*, *Leydigia acanthocercoides*, *Leydigia leydigi*, *Monospilus dispar*, *Opxryoxus gracilis*, *Oxyurella tenuicaudis*, *Pleuroxus laevis*, *Pleuroxus trigonellus*, *Pleuroxus truncatus*, *Pleuroxus uncinatus*, *Polyphemus pediculus*, *Pseudochydorus globosus*, *Simocephalus* sp., *Rynchotalona latens*. Таким образом, список видов озера Гахкозеро пополнился на 34 таксона.

«Другим случаем обнаружения таксонов, ранее не выявленных при использовании стандартных гидробиологических методик, является находка *Camptocercus rectirostris* Schödler 1862 в поверхностных донных отложениях оз. Котово (Харбейская система озёр), который не был выявлен в составе зоопланктонных проб Харбейских озёр, но ранее был отмечен в составе рецентных донных отложений оз. Б. Харбей (Назарова и др., 2014). Вид предпочитает сильно заросшие и низкопродуктивные озёра, пруды и реки, обитает среди богатых детритом зарослей макрофитов, в детрите над песчаными грунтами, как правило, в более южных регионах (Flössner, 2000). Кроме того, в фаунистических списках зоопланктона не указывается *Alona quadrangularis*, присутствующий на всех этапах развития озера» (Фролова и др., 2015; Ибрагимова, 2018). Таким образом, анализ Cladocera донных отложений может

использоваться совместно со стандартными гидробиологическими методиками, обеспечивая дополнение и расширение проведенных исследований.

4.7. Идентификация эфиппиумов *Ceriodaphnia* spp.

Нами проведена работа по созданию определительного ключа для рода *Ceriodaphnia* на основе проб современного зоопланктона Европейской части России. «Установлено, что индивидуальные особенности структуры эфиппиумов, отмеченные при изучении под сканирующим электронным микроскопом, хоть и не в полной мере, однако прослеживаются при анализе под световым микроскопом» (Ибрагимова, 2018). Так, по микрофотографиям, подготовленным в ходе изучения тафоценоза оз. Малое Шиброзера, были идентифицированы эфиппиумы *Ceriodaphnia pulchella* (Рис 31).

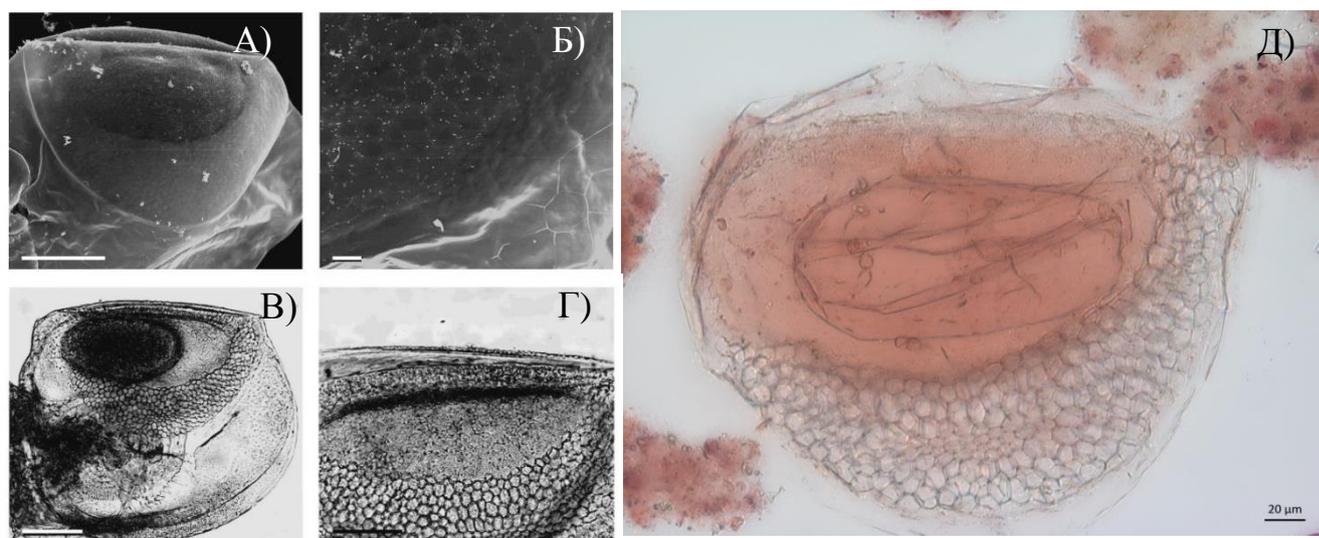


Рис 31. Эфиппиумы *Ceriodaphnia pulchella* Sars, 1862: А–Г – современный эфиппиум под сканирующим (А–Б) и световым микроскопом (В–Г); Д - эфиппиум, обнаруженный в донных отложениях оз. Малое Шиброзера.

1. *Ceriodaphnia megops* Sars, 1862 (Приложение 3, Рис. 1–2)

Длина около 0.5–0.55 мм, ширина около 0.7 длины. Сбоку эфиппиум выглядит почти полукруглым, несколько асимметричным, сильно суженным на конце; дорсальный край почти прямой, вентральный край равномерно изогнут от

задне-вентрального до передне-вентрального угла створки (Рис. 1, А; 2, А–Г). Парные латеро-дорсальные гребни хорошо выражены (Рис. 1, Б–Г), тянутся выше дорсального края, как видно сбоку (Рис. 1, А; 2, А–Г), их спинной край несколько выпуклый. Отчетливое углубление вдоль спины отделяет две половины эфиппия и, соответственно, делит дорсальную пластину на две половины; скульптура дорсальной пластины несет ряд продольных углублений (Рис. 1, Г–Д). Скульптура на латеро-дорсальных гребнях представлена небольшими, невысокими, полукруглыми выступами (Рис. 1, Г–Е), округлые шестиугольные воздушные пространства хорошо просматриваются под световым микроскопом (Рис. 2, Д). Локус яйца гладкий, несколько расширяющийся в стороны, с плохо выраженными вертикальными углублениями (Рис. 1, Б, Е–Ж); под оптическим микроскопом поверхность локуса относительно гладкая, с небольшими неровностями (Рис. 2, Д). Остальная часть поверхности эфиппиума покрыта невысокими, плотными, уплощёнными выступами (Рис. 1, Ж–З), внешние признаки наличия воздушных пространств хорошо видны под световым микроскопом (Рис. 2, Г, Е). Такие воздушные пространства отсутствуют в области локуса. Вентральный ободок эфиппиума лишен воздушных пространств, испещрен неясной многоугольной сетчатостью (Рис. 1, 3; 2, Е).

2. *Ceriodaphnia laticaudata* P.E. Müller, 1867 (Приложение 3, Рис. 3–4)

Длина около 0.4–0.45 мм, ширина около 0.66–0.7 длины. Сбоку эфиппиум асимметричен, сужается ближе к концу; дорсальный край прямой, вентральный край равномерно изогнут от задне-вентрального к переднему краю, который почти перпендикулярен дорсальному краю (Рис. 3, А, Д; 4, А–Г). Парные латеро-дорсальные гребни отсутствуют (Рис. 3, Б–В). Углубление вдоль спины незаметно отделяет две половинки эфиппиума; скульптура дорсальной пластинки в виде нескольких волнистых продольных углублений и многочисленных пятен – мельчайших бугорков (Рис. 3, Г, Е). Локус яйца заметно расширяется сбоку (Рис. 3, Б–В), без каких-либо углублений, но с многочисленными близко расположенными друг к другу полукруглыми выступами (Рис. 3, Д–З) отчётливо идентифицируемыми также под оптическим микроскопом (Рис. 4, Д), круговой

ряд из мельчайших бугорков на каждом полукруглом выступе (Рис. 3, Ж). Пространство между локусом яйца и дорсальным краем с невысокими, уплощёнными выступами (не связанными с воздушными пространствами) состоит из мельчайших бугорков (Рис. 3, Е). Остальная поверхность эфиппиума покрыта невысокими, плотно расположенными друг к другу уплощенными выступами (Рис. 3, З) – внешний признак наличия воздушных пространств, которые хорошо видны под световым микроскопом (Рис. 4, Б–Д), каждый выступ содержит пятнышко из мельчайших бугорков. Эфиппиум с узким вентральным ободком без какой-либо скульптуры (Рис. 3, Д).

3. *Ceriodaphnia rotunda* (Straus, 1820) *sensu* Sars, 1862 (Приложение 3, Рис. 5–6)

Длина около 0.5 мм, ширина около 0.75 длины. Сбоку эфиппиум полукруглый; дорсальный край слегка выпуклый, вентральный край равномерно изогнут от задне-вентрального к переднему краю (Рис. 5, А; 6, А–Б, Г). Парные латеро-дорсальные гребни отсутствуют. Углубление вдоль спины незаметно отделяет две половины эфиппиума; скульптура дорсальной пластины представлена в виде очень тонких продольных углублений и многочисленных мельчайших бугорков, не организованных в пятна (Рис. 5, Б–В). Локус яйца заметно расширен в стороны, без каких-либо продольных углублений, но с многочисленными плотно расположенными друг к другу полукруглыми выступами (Рис. 5, Б, Г), хорошо различимыми также под оптическим микроскопом (Рис. 6, В), с пятнышком из мельчайших бугорков на каждом полукруглом выступе. Пространство между локусом яйца и дорсальным краем с невысокими, уплощёнными выступами (не связанными с воздушными пространствами) состоит из мельчайших бугорков (Рис. 5Б). Остальная поверхность эфиппиума покрыта невысокими, плотно расположенными друг к другу уплощёнными выступами (Рис. 5, Г–Д; 6, В) – внешний признак наличия воздушных пространств, которые хорошо видны под световым микроскопом, каждый выступ содержит пятнышко из мельчайших бугорков. Эфиппиум с узким

вентральным ободком без какой-либо скульптуры (Рис. 5, Е). В общем, мельчайшие бугорки повсеместно лучше развиты по сравнению с *C. laticaudata*.

4. *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F.Müller, 1785) (Приложение 3, Рис. 7–8)

Длина около 0.35–0.4 мм, ширина около 0.6–0.65 длины. Сбоку эфиппиум полукруглый; дорсальный край слегка выпуклый (почти прямой), вентральный край равномерно изогнут от задне-вентрального до передне-вентрального края створки (Рис. 7, А–Б; 8, А–Г). Парные латеро-дорсальные гребни отсутствуют (Рис. 7, А–В). Отчётливое углубление вдоль дорсального края отделяет две половины эфиппиума и, соответственно, делит на две половины дорсальную пластину, скульптура которой отличается наличием относительно толстых выступов с разветвленными концами (Рис. 7, Г–Д), никаких углублений или небольших выростов не обнаружено, воздушных пространств в этой зоне не имеется. Локус яйца несколько расширяется сбоку (Рис. 7, Б), поверхность локуса также оснащена выступами с разветвленными концами, как и область дорсальной пластины (Рис. 7, Д–Е). Остальная поверхность эфиппиума покрыта такими же выступами, но ближе к краям они уменьшаются в размерах, окончательно превращаясь в круги из мелких бугорков (Рис. 7, З). Воздушные пространства, расположенные в вентральной части эфиппиума, хорошо видны под световым микроскопом (Рис. 8, В–Д), в отличие от СЭМ, где они наблюдаются на брюшной части, слегка приподнимаясь над общей поверхностью, каждое воздушное пространство несёт описанный выше круг из мелких бугорков (Рис. 7, З). Вентральный ободок эфиппиума лишен воздушных пространств, не имеет ретикуляции (Рис. 7, З; 8, Е).

5. *Ceriodaphnia pulchella* Sars, 1862 (Приложение 3, Рис. 9–10)

Длина около 0,35 мм, ширина около 0.7 длины. Сбоку эфиппиум полукруглый; дорсальный край прямой, вентральный край равномерно изогнут от задне-вентрального до передне-вентрального края (Рис. 9, А; 10, А–В). Парные латеро-дорсальные гребни отсутствуют (Рис. 9, Б–В). Углубление вдоль спины различимо отделяет две половины эфиппиума; скульптура дорсальной пластины без углублений, с многочисленными невысокими пятнами, состоящими из

мельчайших бугорков (Рис. 9, Г). Локус яйца незначительно расширяется сбоку, без каких-либо углублений, в целом, гладкий (Рис. 9, В), но близлежащие мельчайшие бугорки иногда организуются в пятна (Рис. 9, Д), вероятно, эти пятна делают поверхность локуса непрозрачной при просмотре под световым микроскопом (Рис. 10, Г–Е). Пространство между локусом яйца и спинным краем имеет такую же скульптуру. Остальные части эфиппиума покрыты неясной (под СЭМ) полигональной сетчатостью (Рис. 9, Е) – внешний признак наличия воздушных пространств, хорошо видимых под световым микроскопом (Рис. 10, Г–Е), линии ретикуляции с особенно мелкими бугорками. Эфиппиум имеет очень узкий вентральный ободок с неясной сетчатостью, лишённый каких-либо бугорков (Рис. 9, Е; 10, Е). Стоит обратить внимание, что в исследованном нами материале, образцы были необычайно маленькие по сравнению с описаниями предыдущих исследований (Jaksch, 1992).

6. *Ceriodaphnia reticulata* (Jurine, 1820) (Приложение 3, Рис. 11–12)

Длина около 0,6 мм, ширина около 0,6 длины. Сбоку эфиппиум почти полукруглый; дорсальный край прямой, вентральный край равномерно изогнут от задне-вентрального края к передне-вентральному, который почти перпендикулярен дорсальному краю (Рис. 11, А–В; 12, А–Г). Парные латеро-дорсальные гребни отсутствуют (Рис. 11, Б). Углубление вдоль спинного края отчётливо отделяет две половины эфиппиума (Рис. 11, Б); скульптура дорсальной пластинки без углублений, без пятен, покрыта тонкими, мелкими нитевидными выступами (Рис. 11, Г). Локус незначительно расширяется в боковой части, без каких-либо углублений, в целом гладкий, но несущий мелкие бугорки (Рис. 11, Д–Е), которые слишком малы, чтобы сделать поверхность непрозрачной (Рис. 12, Г–Е). Пространство между локусом яйца и дорсальным краем имеет такую же скульптуру. Остальные части эфиппиума покрыты неясной (под СЭМ) полигональной сетчатостью (Рис. 11, Д) – внешний признак наличия воздушных пространств, хорошо видимых под световым микроскопом (Рис. 12, В–Г) и имеющих структуру как в локусе яйца. Эфиппиум имеет узкий вентральный ободок и неясную сетчатость, без каких-либо бугорков (Рис. 11, В; 12, Е).

Ключ для идентификации распространённых в европейской части России видов *Ceriodaphnia* по морфологии эфиппиума:

- 1(2) Дорсо-латеральные гребни на эфиппиуме четко выражены.....*C. megops*
- 2(1) Дорсо-латеральные гребни на эфиппиуме отсутствуют или плохо различимы3
- 3 (4) Область локуса яйца имеет скульптуру многочисленных, плотно расположенных друг к другу полусферических выступов5
- 4 (3) Область локуса яйца не имеет полусферических выступов.....7
- 5 (6) Полусферические выступы оснащены несколькими короткими, редко расположенными мелкими бугорками.....*C. laticaudata*
- 6 (5) Полусферические выступы с относительно длинными, плотно расположенными мелкими бугорками *C. rotunda*
- 7 (8) Поверхность эфиппиума с многочисленными небольшими столбчатыми выступами с разветвленными концами*C. quadrangula*
- 8(7) Нет мелких выступов на поверхности эфиппиума.....9
- 9 (10) Дорсальная поверхность эфиппиума с низкими пятноподобными выступами (под СЭМ), локус яйца неповсеместно пятнист под оптическим микроскопом.....*C. pulchella*
- 10 (9) Дорсальная поверхность эфиппиума с тонкими, нитевидными выступами (под СЭМ), локус яйца почти прозрачный под оптическим микроскопом.....*C. reticulata*

Характеристики эфиппумов ценны для различия видов в нескольких родах подотряда Anamopoda Kotov, 2013, а именно: *Daphnia* (Mergeay et al. 2005; Popova et al. 2016), *Scapholeberis* и *Moina* (Goulden 1968; Alonso et al. 2018). Теперь мы можем добавить *Ceriodaphnia* к этому списку. Необходимо отметить, что наш список неполон даже для Европейской части России: мы не нашли в нашем материале группы *C. dubia-affinis* (этот таксон, по крайней мере, редок, если не отсутствует, в Европейской России). Редкий вид *C. setosa* Matile, 1890 также не был обнаружен нами. Идентификация эфиппумов *Ceriodaphnia* тривиальна в

некоторых случаях: когда таксоны имеют своеобразные черты (дорсо-боковые кили у *megops*, полукруглая скульптура локуса яйца у *laticaudata* и *rotunda*, хорошо заметные выступы с разветвлёнными концами у *quadrangula*). Но дифференциация таких таксонов, как *C. pulchella* и *C. reticulata*, более проблематична, так как их идентификационные различия слишком малы. Кроме того, нам необходимо изучить сохранение мельчайших структур после экспозиции эфиппиумов в донных отложениях, так как мы использовали в наших исследованиях только современные эфиппиумы или даже эфиппиальных самок с имеющимся эфиппиумом. Достижения в области изучения современных таксонов могут способствовать идентификации субфоссилий в озёрных отложениях (Смирнов 2010). Наше исследование демонстрирует возможность идентификации таксонов *Ceriodaphnia*, по крайней мере, в голоценовых отложениях, на основе их эфиппиумов (как под световым, так и под сканирующим электронным микроскопом), что будет использовано для улучшения качества палеоэкологических реконструкций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В рамках проведенных исследований впервые приведена и систематизирована информация об изменениях в тафоценозах Cladocera ряда гляциогенных озер Европейской части России. Анализ Cladocera донных отложений ранее применялся для исследования отдельных озёр Европейской части России, однако чаще исследования проводились в рамках комплексного зоологического анализа, не позволяющего учесть эколого-фаунистические особенности отдельных видов Cladocera.

Автором изучены остатки ветвистоусых ракообразных в донных отложениях 11 гляциогенных озёр Европейской Части РФ и проведен анализ динамики тафоценозов кладоцер в течение позднего неоплейстоцена – голоцена. Выделены доминирующие виды и прослежены изменения доминирующего комплекса в разных водоёмах в течение голоцена. Выявлены общие тенденции в изменении тафоценозов Cladocera гляциогенных озёр Европейской части России и Западной Европы в голоцене. Проанализирована зависимость обилия ряда таксонов Cladocera Кольско-Карельской провинции от содержания органического вещества на разных этапах существования озёр. Подтверждена возможность идентификации европейских видов рода *Ceriodaphnia* spp. по их эфиппиумам. В ходе работ идентифицированы остатки вида *Rhynchotalona latens*, ранее не обнаруженного на территории России. Для уточнения ареала ледникового реликта следует провести анализ большего количества колонок донных отложений гляциогенных озер России.

В целях более детальной интерпретации полученных результатов необходимо провести дополнительные исследования донных отложений озер Европейской части России с применением Cladocera и других биоиндикаторов.

ВЫВОДЫ

1. В донных отложениях 11 гляциогенных озёр Европейской части России идентифицированы представители 51 таксона (40 видов, 11 групп видов) Cladocera, принадлежащих к 35 родам и 12 семействам. Более 2/3 из них относятся к литоральным таксонам. В роли абсолютных доминантов тафоценозов Cladocera исследованных озёр выступают только два таксона – *Chydorus* cf. *sphaericus* и *Bosmina* (*Eubosmina*) cf. *longispina*, субдоминантами являются *Alona affinis*, *Alonella nana*, *Acroperus harpae*.

2. Представители 20 таксонов (13 видов, 7 групп видов) выявлены во всех 11 исследованных гляциогенных озёрах Европейской части России. Максимальное количество таксонов Cladocera идентифицировано в тафоценозах озёр тайги (48 таксонов) и зоны смешанных лесов (47 таксонов), минимальное – в озёрах тундры (23 таксона).

3. Кладоцерные сообщества послеледниковых отложений (поздний неоплейстоцен – ранний голоцен (Гренландий, 11.7 – 8.3 тыс. лет)) исследованных гляциогенных озёр Европейской части России и озёр Западной Европы отличаются небольшим числом таксонов и представлены видами-пионерами, толерантными к холодному климату и низкому содержанию органического вещества. В раннеголоценовых отложениях ряда исследованных озёр идентифицированы остатки ледникового реликта *Rhynchotalona latens*, ранее не идентифицированного на территории России.

4. Наибольшее число таксонов Cladocera отмечается в слоях, богатых органикой. Установлено, что в донных отложениях озёр Кольско-Карельской провинции увеличивается доля *Alona affinis*, *Alona quadrangularis* и *Camptocercus rectirostris* при увеличении концентрации органического вещества.

5. Идентификация видов *Ceriodaphnia* возможна на основе признаков их эфиппиумов, которые выявляются как при их изучении с применением сканирующей электронной микроскопии, так и при их анализе под световым

микроскопом, что позволило предложить определительный ключ для идентификации европейских видов рода по эфиппиумам.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ
Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных Высшей
аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки
Российской Федерации:

1. Nazarova L. "Palaeoecological and palaeoclimatic conditions in Karelian Isthmus (north-western Russia) during the Holocene: multi-proxy analysis of sediments from the Lake Medvedevskoe" / Nazarova L, Syrykh L, Mayfield R, Frolova L, **Ibragimova A**, Grekov I, Subetto D. // University of Washington. Cambridge University Press. – 2020. – P. 1-19. Doi:10.1017/qua.2019.88

2. **Ибрагимова А. Г.** Тафоценоз ветвистоусых ракообразных озера Рубское (Ивановская область, Европейская часть Российской Федерации) / **Ибрагимова А. Г.**, Фролова Л. А., Косарева Л. Р., Котов А. А., Нургалиев Д. К. // Зоологический журнал. – 2019. – Том 98(8). – С. 854-864. DOI: 10.1134/S0044513419060060

3. Фролова Л. А. Палеоэкологические и палеоклиматические реконструкции карельского перешейка на основе изучения субфоссильных Cladocera озера Медведевское (Северо-запад России) / Фролова Л. А., **Ибрагимова А. Г.**, Субетто Д. А., Назарова Л. Б., Сырых Л. С. // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2018. – Т. 160, кн. 1. – С. 93–110. (Frolova L. A. Paleoecological and paleoclimatic reconstructions for the Karelian Isthmus based on the study of subfossil cladocerans from Lake Medvedevskoe (Northwest Russia) / Frolova L. A., **Ibragimova A. G.**, Subetto D. A., Nazarova L. B., Syrykh L. S. // Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennyye Nauki. – 2018. Vol. 160, no. 1. . – P. 93–110.

4. Kotov A. Identification of species from the genus *Ceriodaphnia* Dana, 1853 (Crustacea: Cladocera) based on the ephippium morphology: a case of European Russia / Kotov A., **Ibragimova A.**, Neretina A. // Zootaxa. Magnolia Press. –2018. – 4527 (1). P. 105–123. <http://www.mapress.com/j/zt>

5. **Ibragimova A. G.** The changes in the composition of Cladocera community in bottom sediments of Lake Maloye Shirozero (Zaonezhsky Peninsula) as a consequence of shifts of environmental and climatic conditions / **Ibragimova A. G.**, Frolova L. A., Subetto D. A., Belkina N. A., Potakhin M. S. // IOP Publishing Limited. Conf. Series:

Earth and Environmental Science. Vol. 107.2018.. Doi :10.1088/1755-1315/107/1/012029

6. **Ibragimova A.** Cladocera remains in short cores from two small northern lakes (Bolshezemelskaya tundra, Russia) / **Ibragimova A.**, Frolova L., Tumanov O., Nazarova L.// 18th International Multidisciplinary Scientific GeoConference, SGEM 2018. Issue 4.2 Energy and Clean Technologies. Conference Proceedings. Vol.18. – 2018. – Albena, Bulgaria. – P. 373–380.

7. Frolova L. Climate and environmental reconstructions of Bolshezemelskaya tundra based on subfossil Cladocera remains from Kotovo lake (Kharbey sytem) / Frolova L., **Ibragimova A.**// 17th International Multidisciplinary Scientific GeoConference, SGEM 2017, Book 4. Energy and Clean Technologies. Conference Proceedings. – Vol. II, 2017. – Albena, Bulgaria. – P. 383–391.

8. **Ibragimova A.** Subfossil Cladocera from boreal lake Gahkozero (The Republic of Karelia, Russia) as paleoenvironmental proxies / **Ibragimova A.**, Frolova L., Subetto D. // 17th International Multidisciplinary Scientific GeoConference, SGEM 2017. Book 4, Energy and Clean Technologies, Conference Proceedings. – Vol.II. – 2017. Albena, Bulgaria. – P. 589–597.

9. Frolova L. A. Reconstruction of the history of a thermokarst lake in the Mid-Holocene based on an analysis of subfossil Cladocera (Siberia, Central Yakutia) / Frolova L. A., **Ibragimova A. G.**, Ulrich M., Wetterich S. // Contemp. Probl. Ecol. – 2017. – V. 10, No 4. – P. 423–430. (Фролова Л.А. Реконструкция истории термокарстового озера в среднем голоцене на основе анализа субфоссильных Cladocera (Сибирь, Центральная Якутия) / Фролова Л.А., **Ибрагимова А. Г.**, Ульрих М., Веттерих С. // Сибирский экологический журнал. – 2017. –№ 4. – С. 487–497.)

10. **Ibragimova A. G. M.** Results of subfossil Cladocera (Branchiopoda, Crustacea) analyses from bottom deposits of Lake Antyukh-Lambina (Kola Peninsula, Murmansk region) / **Ibragimova A. G.**, Frolova L. A., Grekov I. M. // Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences. –2016. – Vol. 7, №6. –P. 3201–3206.

11. Frolova L. Stratigraphy of Cladocera in a core from A Yamal Peninsula lake (Arctic Russia) / Frolova L., **Ibragimova A.**, Fedorova I. // Proceedings of 16th International Multidisciplinary Scientific GeoConference, SGEM. Book 4. V. 2. Bulgaria: STEF92 Technology Ltd. – 2016. – P. 579–587.

12. Фролова, Л.А. Карцинологический анализ донных отложений озер Километровое и Котово Харбейской системы (Большеземельская тундра) / Фролова, Л.А., **Ибрагимова А.Г.** // Труды Карельского научного центра Российской Академии Наук. – Петрозаводск, 2015г. – №5, Серия Лимнология – С. 5-17.

Материалы и тезисы конференций:

1. **Ibragimova A.**, Frolova L., Subetto D., Syrykh L. Bottom sediments of the lakes as a key for past conditions reconstructions on Karelian Isthmus (Russian Federation) // Geophysical Research Abstracts Vol. 20, EGU 2018-19554, 2018. EGU General Assembly 2018.

2. **Ибрагимова А.Г.**, Фролова Л.А., Котов А.А., Субетто Д.А. История формирования озер Заонежского полуострова на основе исследования кладоцерного анализа донных отложений // Актуальные проблемы изучения ракообразных. Сборник тезисов и материалов докладов научно-практической конференции, посвященной 90-летию со дня рождения Николая Николаевича Смирнова. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 17–20 мая 2018 г. – Ярославль: Издательское бюро “Филигрань”, 2018. – С. 72 - 80.

3. **Ибрагимова А.Г.**, Фролова Л.А., Субетто Д.А. Реконструкция палеоклимата на территории Республики Карелия на основе кладоцерного анализа донных отложений озера Гахкозеро // Наземные и морские экосистемы Причерноморья и их охрана: Сборник тезисов научно-практической школы-конференции. Севастополь: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Институт природно-технических систем». Новороссийск, Краснодарский край, Россия, 23 – 27 апреля 2018. - С. 49-51.

4. **Ibragimova A.G.**, Frolova L.A. , Kosareva L.R., Nurgaliev D.K. Reconstruction of the past conditions of Ivanovo region using subfossil Cladocera analysis of lake Rubskoje // Сборник публикаций международной конференции «Пресноводные экосистемы – современные вызовы», Иркутск, 10–14 октября 2018. – С. 170– 171.

5. **А. Г. Ибрагимова**, Л. А. Фролова, Л. Р. Косарева, Д. К. Нурғалиев Cladocera донных отложений озера Рубское (Ивановская область) как индикатор меняющихся условий среды // Сборник тезисов и материалов докладов научно-практической конференции, посвященной 90-летию со дня рождения Николая Николаевича Смирнова. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 17–20 мая 2018 г. – Ярославль: Издательское бюро “Филигрань”, 2018. – С. 21–22.

6. **Ibragimova A. G.**, Frolova L. A. , Kosareva L. R., Nurgaliev D. K. Reconstruction of the past conditions of Ivanovo region using subfossil Cladocera analysis of lake Rubskoje (РИНЦ) // Сборник трудов Международной конференции «Палеолимнология Северной Евразии. Опыт, методология, современное состояние», Казань, 1–4 октября 2018 г. С. 43-44.

7. **Ibragimova A.**, Frolova L. Cladocera community of Kotovo and Kilometrovое Lakes (Kharbey Lakes system, Bolshezemelskaya tundra, Russia) according to analysis of short sediment cores // Abstract book of 11th Symposium on Cladocer, Kulmbach, Germany, 2017. p. 50.

8. **Ibragimova A.**, Frolova L., Syrykh L., Subetto D. Paleoenvironment reconstruction on the base of subfossil Cladocera (Branchiopoda, Crustacea) from bottom sediments of lake Medvedevskoe (Karelian Isthmus, Russia) // The Arctic science summit week 2017 "A Dynamic Arctic in Global Change" Book of abstracts. 31 March – 7 April 2017, Prague, Czech Republic. 156 p.

9. Фролова Л.А., **Ибрагимова А.Г.**, Пестрякова Л.А. Реконструкции палеоэкологических и палеоклиматических условий голоцена на основе изучения донных отложений арктических и субарктических озер // Сборник трудов VII

Международного Конгресса Чистая вода. Казань: ООО Новое знание, 2016. – С.164–166. ISBN 978-5-90668-97-4 УДК 574 ББК 26.22.

10. **Ibragimova A.**, Frolova L., Syrykh L., Subetto D. Studies of subfossil Cladocera (Branchiopoda, Crustacea) from bottom deposits of Lake Medvedevskoe (Karelian Isthmus, Russia) // XIV Subfossil Cladocera Workshop Levico Terme (Italy). April 5th–8th, 2016. p.22.

11. **Ибрагимова А. Г.**, Фролова Л. А., Сырых Л. С., Субетто Д. А. Реконструкция экологических обстановок прошлого для Карельского перешейка на основе анализа субфоссильного состава Cladocera (Branchiopoda, Crustacea) донных отложений озера Медведевское // Пути эволюционной географии: Материалы Всероссийской научной конференции, посвященной памяти профессора А.А.Величко. М.: Институт географии РАН, 2016. С. 467–469.

12. **Ибрагимова А.Г.**, Фролова Л.А., Греков И.М., Сырых Л.С., Колька В.В. Анализ рецентных остатков Cladocera (Branchiopoda, Crustacea) донных отложений озера Антюх-Ламбина (Кольский полуостров, Мурманская область) // 2-я МЕЖДУНАРОДНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ и Школа молодых ученых Палеолимнология Северной Евразии. Якутск, Россия. 22–27 августа 2016. С. 116-118.

13. **Ибрагимова А. Г.**, Фролова Л. А., Сырых Л. С., Субетто Д. А. Анализ субфоссильного состава Cladocera (Branchiopoda, Crustacea) донных отложений озера Медведевское (Карельский перешеек, Россия) // V Международной конференции молодых ученых. Водные ресурсы: изучение и управление (Лимнологическая школа-практика). Water Resources: Research and Management (WRRM). г. Петрозаводск. 5–8 сентября 2016 г. С. 249-253.

14. Syrykh L., Nazarova L., Frolova L., Grekov I., **Ibragimova A.**, Subetto D. Reconstruction of holocene palaeoclimate and palaeoenvironment on the Kola peninsula (NW Russia) from lake sediment record /Syrykh L., Nazarova L., Frolova L., Grekov I., Ibragimova A., Subetto D. // Proceedings of the International Conference. Yakutsk, 22–27 August, 2016 / Eds.: S. Levina, R. Gorodnichev, I. Yadrikhinski, P. Davydova. – Yakutsk: North-Eastern Federal University, 2016. 178 p., pp.122–123.

15. Фролова Л.А., Туманов О.Н., Фролова А.А., **Ибрагимова А.Г.**, Фефилова Е.Б. Cladocera (Branchiopoda, Crustacea) позднеголоценовых донных отложений озера Большой Харбей (Большеземельская тундра) // Современная микропалеонтология. Сборник трудов XVI Всероссийского микропалеонтологического совещания. Калининград, 2015. С.453–467.

16. Фролова Л.А., **Ибрагимова А.Г.**, Фефилова Е.Б. Cladocera донных отложений озер Километровое и Котово Харбейской системы озер (Большеземельская тундра) // Современная микропалеонтология. Сборник трудов XVI Всероссийского микропалеонтологического совещания. Калининград, 2015. С.458–462.

17. **Ibragimova A.**, Frolova L., Tumanov O., Fefilova E., Nazarova. L. Analises of fossilised Cladocera remains (Branchiopoda, Crustacea) from lake Golovka, system of the Harbey lakes (Northern Ural, Russia) // Eds. Dmitry Subetto, Tatyana Regerand, Anastasiya Sidorova. Paleolimnology of Northern Eurasia. Proceedings of the International Conference. Petrozavodsk. 21-25 September, 2014. Petrozavodsk Karelian Research Centre RAS, 2014. 78-79 pp. ISBN 978-5-9274-0638-8.

18. Гафиатуллина Л.И., **Ибрагимова А.Г.**, Фролова Л.А., Туманов О.Н., Фефилова Е.Б. Анализ fossilized остатков Cladocera (Branchiopoda, Crustacea) оз. Головка системы Харбейских озер (Северный Урал, Россия) // Коллективная монография по материалам ежегодной Международной научно-практической конференции LXVII Герценовские чтения. СПб.: Изд-во РГПУ им. А.И. Герцена, 2014. С. 224–226.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андроников А. В. Поиск следов метеоритного удара: особенности распределения микроэлементов в позднеплейстоценовых осадках оз. Медведевского (Карельский перешеек, Россия) / А.В. Андроников, Д. А.Субетто, Д.С. Лауретта и др. // Доклады Академии наук. –2014. –№ 1. – С. 69–73.
2. Анисимов О. А. Континентальная многолетняя мерзлота /О. А. Анисимов, Ю. А. Анохин, С. А. Лавров, Г. В. Малкова, Л.Т. Мяч, А.В. Павлов, В.А. Романовский, Д.А. Стрелецкий, А.Л. Холодов, Н.И. Шикломанов // Методы оценки последствий изменения климата для физических и биологических систем. – М.: НИЦ «Планета», 2012. – 512 с.
3. Баканов А.И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // ИБВВ АН СССР. – 1987. – 63 с.
4. Барановская В. К. Зоопланктон Харбейских озер Большеземельской тундры // Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры. Л.: Наука. 1976. – С. 90 – 101.
5. Бискэ Г. С. Четвертичные отложения и геоморфология Карелии // Петрозаводск: Госиздат, 1959. – 307 с.
6. Беккер Е. И. Морфология, систематика и филогения ветвистоусых ракообразных рода *Eurycercus* Baird, 1843 (Cladocera: Anomopoda: Eurycercidae) мировой фауны: дис. ... канд. биол. наук. – М. 2012. – 242 с.
7. Борисова Е. А. Водные объекты, расположенные на особо охраняемых природных территориях Ивановской области / Е. А. Борисова, М. П. Шилов, Д. С. Марков, В. Н. Мельников, А. М. Тихомиров, Л. Ю. Минеева, С. Н. Баринов, О. Г. Лазарева, Д. Е.Чудненко // Озера: Валдайское, Высоковское, Серковское, Красный Остров, Рубское, Святое, болото Ламненское, Уводьское водохранилище. Выпуск 1. – Иваново: ПресСто, 2013. – 88 с.

8. Съемка Глубокого озера / Н. Воронков и В. Троицкий. – М.: Унив. тип., 1907. – 17 с., 6 л. ил., карт.; 26 см. – Из "Тр. Гидробиол. станции на Глубоком озере". Т. II. – Без тит. л.
9. Власова Т. А. Гидрологические и гидрохимические условия биологического продуцирования в озерах Харбейской системы // Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры. – Л., 1976. С. 6–32.
10. Голубева Ю. В. Палеогеография и палеоклимат позднеледниковья и голоцена в северной и средней подзонах тайги Тимано-Печоро-Вычегодского региона: по палинологическим данным: Автореферат дис. кандидата геолого-минералогических наук: 25.00.02. – Сыктывкар: Ин-т геологии Коми науч. центра УрО РАН, 2010. – 19 с.
11. Глезер З. И. Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные) // З. И. Глезер, А.П. Жузе, И.В. Макарова, А.И. Прошина-Лавренко, В.С.Шешукова-Порецкая, под ред. А.И. Прошина-Лавренко // Т. 1. – Ленинград: Наука, 1974. – с.403.
12. Гудованый О. А. Условия формирования климата Воркуты. Основные элементы климата. Воркута – город на угле, город в Арктике. Второе дополненное и переработанное издание // ред. Гецен М.В. Сыктывкар: Коми республиканская типография, 2011. С. 15–45.
13. Даувальтер В. А. Гидрологические и гидрохимические особенности озер Большеземельской тундры / В.А. Даувальтер, Е.В. Хлопцева // Вестник МГТУ. 2008.Т.1. №3. С. 407–414.
14. Демидов И. Н. Деградация поздневалдайского оледенения в бассейне Онежского озера // Геология и полезные ископаемые Карелии. Вып. 8. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2005. – С. 134-142.
15. Дгебуадзе Ю. Ю. Проблемы инвазий чужеродных организмов // Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов. Сборник материалов Круглого стола Всероссийской конференции по экологической безопасности России (4–5 июня 2002 г.). – М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцева, IUCN (МСОП) – 2002. – С. 11–14.

16. Демин В. И. Изменения крупномасштабной циркуляции атмосферы и современное потепление климата на Кольском полуострове / В.И. Демин, П.Н.Священников, Б.В. Иванов // Вестник Кольского научного центра.2014. – № 2 (17). – С. 102–106.
17. Демежко Д. Ю. Геотермический метод реконструкции палеоклимата (на примере Урала) // Екатеринбург: УрО РАН, 2001. – 144 с.
18. Ибрагимова А. Г. Cladocera (Branchiopoda, Crustacea) донных отложений разнотипных озёр Европейской части России // Научно-квалификационная работа. Казань. 2018. 121 с.
19. Ибрагимова А. Г. Тафоценоз ветвистоусых ракообразных озера Рубское (Ивановская область, Европейская часть Российской Федерации) / А.Г. Ибрагимова, Л.А. Фролова, Л.Р. Косарева, А.А. Котов, Д.К. Нурғалиев // Зоологический журнал. 2019. Том 98, №6. – С. 1–11.
20. Ильяшук Б. П. Изменения климата в предгорьях Хибин, Кольский полуостров, на протяжении голоцена / Ильяшук Б. П., Ильяшук Е. А., Хаммарлунд Д. // Бюлл. ком. по изуч. четвертичного периода, № 67. – 2007. – С. 85–96.
21. История озер Восточно-Европейской равнины/ Под ред. Н.Н. Давыдова – Л., 1992. – 263 с.
22. Калесник С. В. Ладожское озеро. - Л.: Гидрометеиздат, 1968. - 159 с.
23. Каталог векторных карт. [Электронный ресурс]. [http://www.sharada.ru/katalog/maps/countries?&catid=90003&ext_custom_25\[\]=Россия&pf=1&flt_force_values=1&action=search&search_subcats=1&search_text=россия](http://www.sharada.ru/katalog/maps/countries?&catid=90003&ext_custom_25[]=Россия&pf=1&flt_force_values=1&action=search&search_subcats=1&search_text=россия) (дата обращения: 15.08.2019)
24. Кашулин Н. А. Некоторые аспекты современного состояния пресноводных ресурсов Мурманской области / Н.А.Кашулин, В.А.Даувальтер, Д.Б.Денисов, С.А.Валькова, О.И.Вандыш, П.М.Терентьев, А.Н.Кашулин // Вестник МГТУ, том 16, №1, 2013 г. – стр.98-107.
25. Квасов Д. Д. Возрастно – генетическая классификация котловин Северной и Центральной Евразии // Изв. ВГО 1986. -Т. 118, вып.6. - С. 487-492.

26. Кордэ В. Н. Биостратификация и типология русских сапропелей // М.: Изд-во АН СССР. 1960. – 219 с.
27. Коровчинский Н. М. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография) // М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. – 410 с.
28. Котов А. А. Ветвистоусые ракообразные (Cladocera) / А.А. Котов, А.Ю. Синев, С.М. Глаголев, Н.Н. Смирнов, под ред. В. Р. Алексеева, С. Я. Цалолихина // Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т.1. Зоопланктон. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. – С. 151–276.
29. Котов А. А. Морфология и филогения Anomopoda (Crustacea: Cladocera) // М. Товарищество научных изданий КМК. 2013. – 638 с.
30. Кудрин И. А. Видовая структура и пространственное размещение зоопланктонных сообществ в условиях антропогенного воздействия (на примере Чебоксарского водохранилища и его притоков): дис. ... канд. биол. наук. – Нижний Новгород, 2016 – 244 с.
31. Кузнецова М. А. Концепция сукцессии в приложении к озерным экосистемам. Сукцессия, эвтрофикация и лимногенез / М.А.Кузнецова, Н.Г.Баянов, Т.В.Лаврова // Коллективная монография. Lambert Academic Publishing, 2012.
32. Куликова Т. П. Планктонная фауна водоемов Заонежского полуострова // Биогеография Карелии. Труды Карельского научного центра РАН Выпуск 7. Петрозаводск, 2005. – С. 164–173.
33. Лаврова М. А. Основные этапы четвертичной истории Кольского полуострова // Известия Всесоюзного Географического общества. 1947. Том 79. Выпуск 1. – С. 21–38.
34. Макаров И. А. Глобальное изменение климата как вызов мировой экономике и экономической науке // Экономический журнал ВШЭ. – 2013. – № 3. – С. 479–494.
35. Марков К. К. Четвертичный период / К.К.Марков, А.А. Величко. – М., 1967.

36. Материалы комплексного экологического обследования, обосновывающие организацию Государственного природного парка «Заонежский», 2013.
37. Мильков Ф. Н. Физическая география СССР. Общий обзор. Европейская часть. Кавказ / Ф.Н.Мильков, Н.А.Гвоздецкий. – М., Просвещение, 1986.
38. Назарова Л. Б. Изменения магнито-минералогических и биологических показателей донных отложений оз. Большой Харбей / Назарова Л.Б., Фролова Л.А., Рудая Н.А., Косарева Л.Р., Сырых Л.С., Гафиатуллина Л.И., Кузина Д.М., Палагушкина О.В., Туманов О.Н., Фефилова Е.Б. // Журнал Сибирского федерального университета. Серия «Биология». – 4 (2014 7). – 2014. – С. 372-394.
39. Назарова Л. Б. Методические подходы к использованию биологических индикаторов в палеоэкологии: Ветвистоусые ракообразные в палеоэкологических исследованиях / Назарова Л.Б., Нургалиев Д.К.; под ред. Л.Б. Назаровой. - Казань: Казан. гос. ун-т. 2011. – 280 с.
40. Новенко Е. Ю. Растительность и климат центральной и восточной Европы в позднем плейстоцене и голоцене: Автореф. дис. доктора географических наук. - М.: Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, 2016. – 51 с.
41. Новик А. А. Общие закономерности осадконакопления и колебания уровней озер Беларуси в послеледниковый период // Вестник Белорусского государственного университета. Сер. 2, Химия. Биология. География, N 2. – 2010. – С. 95–99.
42. Новикова Л. А. Структура и динамика травяной растительности лесостепной зоны на западных склонах Приволжской возвышенности и пути ее оптимизации: Автореф. дисс. доктора биол. наук. – Саратов: Саратовский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского. 2011. – 44 с.

43. Новичкова А. А. Микроракообразные (Cladocera, Copepoda) внутренних водоемов арктических островов и закономерности их распределения в высоких широтах: дисс. ... канд. биол. наук. – Москва, 2015. – 172 с.
44. Новский В. А. Плейстоцен Ярославского Поволжья. М.: Наука, 1975. – 236 с.
45. Озеро Медведевское. Рыбалка в Питере. [Электронный ресурс]. 2009. URL: <http://fishingpiter.ru/maps/152.htm> (дата обращения: 13.07.2018)
46. Основы геоморфологии: учебное пособие / Д.И. Щеглов, А.И. Громовик // Воронежский государственный университет. – Воронеж: Издательский дом ВГУ, 2017. – 178 с.
47. Пармузин Ю. П. Генетическая классификация озерных котловин и схема районирования СССР по их родам // В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. - Новосибирск: Наука, 1975. – С. 106-114.
48. Пидгайко М. Л. Зоопланктон водоемов европейской части СССР. М., 1984. – 207 с.
49. Пелевина Н. А. Кадастровое дело № 023-рп. Озеро Рубское // Кадастровый отчет по ООПТ Памятник природы Ивановской области "Озеро Рубское". 2014. – 27 с.
50. Подшивалина В. Н. Особенности биологии и распространения *Holopedium gibberum* Zaddach (Crustacea, Cladocera) на территории зоны южной тайги низменного Заволжья // Поволжский экологический журнал. 2012. № 3. – С. 295 – 301.
51. Россолимо Л. Л. Атлас остатков животных в торфе и сапропелях. М.: Жизнь и Знания. 1927. – 48 с.
52. Семенов В. Н. Климат и гидрология поверхностных вод // Кижский вестник №2. Заонежье. Петрозаводск. 1993. – С. 53–59.
53. Сластенов Ю. Л. Геология Ивановской области / Ю.Л. Сластенов, Д.С. Марков // Шуя: Издательство ГОУ ВПО «ШГПУ». 2010. – 136 с.
54. Смирнов Н. Н. Chydoridae фауны мира. Фауна СССР. Ракообразные. - Л.: Наука, 1971. Т.1. Вып. 2. – 531 с.

55. Смирнов Н. Н. Карцинологический анализ // Частные методы изучения истории современных экосистем. – М.: Наука.1979. – С. 100-121.
56. Смирнов Н. Н. Зоологический анализ грунта континентальных водоемов // ВИНТИ. Итоги науки и техники. Зоология беспозвоночных. Т. 8. – М.1984. – 145 с.
57. Смирнов Н. Н. Историческая экология пресноводных зооценозов. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. – 225 с.
58. Станкевич Е. Ф. Изв. АН СССР, сер. геол., № 5,1963. – 93 с.
59. Столбунова В.Н. Зоопланктон озера Плещеево: дисс... канд. биол. Наук. – Борок.2006. – 180 с.
60. Субетто Д. А. Донные отложения озер: палеолимнологические реконструкции. – Санкт-Петербург: РГПУ им А.И. Герцена. 2009. – 309 с.
61. Субетто Д. А. Климат северо-запада России на рубеже плейстоцена и голоцена / Д.А.Субетто, Н.Н.Давыдова, Т.В.Сапелко, Б.Вольфарт, С.Вастегорд, Д.Д. Кузнецов // Известия АН Сер. Географическая. – 2003. –№ 5. – С.1–12.
62. Сырых Л. С. Предварительные данные о развитии климата на территории Карельского перешейка в голоцене по результатам хирономидного и литологического анализов / Л.С. Сырых, Л.Б. Назарова, Д.А.Субетто // Труды Карельского научного центра РАН. Серия Лимнология. – 2015. – №5. – С. 53–59.
63. Тетерюк Б. Ю. Химический состав поверхностных вод. Высшие водные растения. Воркута – город на угле, город в Арктике. Второе дополненное и переработанное издание / ред. М.В. Гецен. Сыктывкар: Коми республиканская типография, 2011. – С. 53–59
64. Трифонова И. С. Растительные сообщества озер центральной части карельского перешейка как индикаторы их экологического состояния / И.С.Трифопова, А.Л.Афанасьева, А.Г.Русанов, Е.В. Станилавская // Известия Самарского научного центра Российской Академии наук. – 2014. –Т. 16, №1 (4). – С. 1034–1038.

65. Фёдорова Е. И. Гидрохимические изменения в Переславском (Плещеевом) озере под влиянием загрязнения// Типология озёр. М.: Наука, 1967. – С. 53–79.
66. Фефилова Е. Б. Многолетние изменения в сообществах гидробионтов в Харбейских озерах / Е.Б.Фефилова, М.А.Батурина, О.Н.Кононова, О.А.Лоскутова, Л.Г.Хохлова, О.П.Дубовская // Журн. Сибирского федерального университета. 2014. №3.
67. Фефилова Е. Б. Современное состояние зоопланктона системы озер Большеземельской тундры / Е.Б.Фефилова, О.Н.Кононова, О.П.Дубовская, Л.Г.Хохлова // Биология Внутренних Вод. 2012. № 4. – С. 44–52.
68. Филимонова Л. В. Изменение количественных показателей палеоклимата в среднетаежной подзоне Карелии за последние 11 000 лет / Л.В.Филимонова, В.А. Климанов // Тр. КарНЦ РАН. 2005. Вып. 8. – С. 112–120.
69. Филимонова Л. В. Палеогеография Заонежского полуострова в позднем плейстоцене и голоцене / Л.В. Филимонова, Н.Б. Лаврова // Труды Карельского научного центра РАН № 4. 2015. С. 30–47
70. Филимонова Л. В. Изучение палеогеографии Онежского озера и его бассейна с использованием комплекса методов / Л.В. Филимонова, Н.Б. Лаврова // Труды КарНЦ РАН. 2017. №10.
71. Фролова Л. А. Ветвистоусые ракообразные (Cladocera LATREILLE, 1829, Branchiopoda, Crustacea) в палеоэкологических исследованиях // Методические подходы к использованию биологических индикаторов в палеоэкологии / науч. ред Л.Б. Назарова. – Казань: Казан. ун-т, 2011. – С. 52-88.
72. Фролова Л. А. Применение Cladocera арктических и субарктических территорий в трактовке климатических изменений [Текст] / Л.А. Фролова, Л.А. Пестрякова, Л.Б. Назарова // Наука и образование, 2012. – №2. – С. 63–67.
73. Фролова Л. А. Cladocera // Биологические индикаторы в палеобиологических исследованиях: атлас / науч. ред. Л.Б. Назарова. –Казань: Казан. ун-т, 2012. – С. 64–87.

74. Фролова Л. А. Карцинологический анализ донных отложений озер Километровое и Котово Харбейской системы (Большеземельская тундра) / Л.А. Фролова, А.Г. Ибрагимова // Труды Карельского научного центра Российской Академии Наук. – Петрозаводск, 2015. – №5, Серия Лимнология – С. 5–17.

75. Фролова Л. А. Палеоэкологические и палеоклиматические реконструкции Карельского перешейка на основе изучения субфоссильных Cladocera озера Медведевское (Северо-Запад России) / Л.А.Фролова, А.Г.Ибрагимова, Д.А.Субетто, Л.Б.Назарова, Л.С.Сырых // Ученые записки Казанского государственного университета – Естественные науки – 2018 – Т. 160. – Кн.1. – С. 93-110.

76. Фролова Л. А. Реконструкция истории термокарстового озера в среднем голоцене на основе анализа субфоссильных Cladocera (Сибирь, Центральная Якутия) / Л.А.Фролова, А.Г.Ибрагимова, М.Ульрих, С.Веттерих // Сибирский экологический журнал. 2017. – № 4. – С. 487–497.

77. Фролова Л. А. Зоопланктонные сообщества арктических озер и основные абиотические факторы, обуславливающие их формирование / Л.А.Фролова, Л.Б.Назарова, Л.А.Пестрякова, У.Херцшух // Ученые записки Казанского государственного университета – Естественные науки. – 2011. – Т. 153. – С. 190–202.

78. Фролова Л. А. Влияние климат-зависимых переменных на формирование и распределение сообществ водных беспозвоночных озер северо-запада Якутии / Л. А.Фролова, Л. А.Ушницкая, У. Херцшух // «Современные проблемы эволюции». – Ульяновск: Ульяновский государственный педагогический университет, 2010. – С. 446–453.

79. Хотинский Н. А. Голоцен Северной Евразии. Опыт трансконтинентальной корреляции этапов растительности и климата. – М.: Наука, 1977. – 198 с.

80. Черевичко А. В. Экология водных беспозвоночных // Сборник материалов Международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Ф. Д. Мордухай-Болтовского. (Ин-т биологии внутр. вод им. И. Д.

Папанина РАН, Борок, 30 октября – 2 ноября 2010.). – Ярославль: Принтхаус.2010. – 376 с.

81. Чертопруд М. В. Краткий определитель беспозвоночных пресных вод центра европейской России / Чертопруд М. В., Чертопруд Е. С. – Москва. 2005.– С. 185.

82. Чувардинский В. Г. Было ли материковое оледенение Европы. Мифы и реальность. – Lambert Academic Publishing.2014. – 284 с.

83. Экологический энциклопедический словарь / И. И. Дедю [Предисл. В. Д. Федорова]. – Кишинев. Гл. ред. Молд. сов. энцикл. 1989. – 406 с.

84. Экосистема озера Плещеево // Ответственный редактор: Н. В. Буторин, В. Л. Складенко. – Издательство: Л.: Наука.1989.

85. Abreu M. J. The use of PCR-RFLP to genetically distinguish the morphologically close species: *Ceriodaphnia dubia* Richard, 1894 and *Ceriodaphnia silvestrii* Daday, 1902 (Crustacea Cladocera) / Abreu M.J., Santos-Wisniewski M.J., Rocha O., Orlando TC.// *Brazilian Journal of Biology*,70, 2010/ – P. 121–124.

86. Alonso M. Crustacea Branchiopoda Fauna Iberica. Madrid: Museo Nacional de Ciencias Naturales CSIC, 1996. Vol. 7. – 486 p.

87. Alonso M. A new species of *Moina* Baird, 1850 (Cladocera: Moinidae) / Alonso M., Neretina A. N., Sanoamuang L., Saengphan N., Kotov A. A. // from Thailand. *Zootaxa*. (Submitted). 2018.

88. Antipushina Z. Algae and invertebrate microfossil assemblages from the lake sediments as material for the reconstruction of community dynamics in the past / Antipushina Z., Szeroczynska K., Zawisza E. // *Studia Quaternaria*. — 2012. — Vol. 29. — P. 53–58.

89. Balcer M. D. Zooplankton of the Great Lakes: A Guide to the Identification and Ecology of the Common Crustacean Species / M.D. Balcer, N.L. Korda, S.I. Dodson // University of Wisconsin Press.1984. – 174p.

90. Barents Sea map. Wikipedia. [Электронный ресурс]. 2012. URL: https://ru.wikipedia.org/wiki/Файл:Barents_Sea_map_ru.svg.

91. Battarbee R. W. Diatom analysis and the acidification of lakes // *Philosophical Transactions of the Royal Society. B. V.* 305.1984. - P. 451–477.
92. Belyaeva M. Cryptic species within the *Chydorus sphaericus* species complex (Crustacea: Cladocera) revealed by molecular markers and sexual stage morphology / Belyaeva M., Taylor D. J. // *Molecular Phylogenetic and Evolution. V.* 50.2009. – P. 534–546.
93. Berner D. B. Morphological differentiation among species in the *Ceriodaphnia cornuta* complex (Crustacea, Cladocera) // *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 22, 1985. – P. 3099–3103.
94. Berner D. B. Restricted distribution of *Ceriodaphnia quadrangula* in North America // *XXV SIL International Congress, Memorias*, 1, 1992. – 50 p.
95. Berner D. B. A new species of *Ceriodaphnia* from Uzbekistan and Kazakhstan / Berner D. B., Rakhmatullaeva G. // *Hydrobiologia*, 442, 2001. – P. 29–39.
96. Błędzki L.A. Freshwater Crustacean Zooplankton of Europe, Cladocera and Copepoda (Calanoida, Cyclopoida) / Błędzki L.A., Rybak JI. // *Key to species identification, with notes on ecology, distribution, methods and introduction to data analysis. Germany: Springer*.2016. – 918 p.
97. Bottrell H. H. Body length, size and identification of the ehippia of *Ceriodaphnia megalops* and *Ceriodaphnia pulchella* / Bottrell H.H. & Newsome T. // *Freshwater Biology. V. 6.* – 1976. – P. 405–408.
98. Brooks J. L. Predation, body size and composition of plankton / Brooks J. L., S. I. Dodson // *Science* 150:28. 1965. – 35 p.
99. Buczkó K. Palaeolimnological Proxies as Tools of Environmental Reconstruction in Fresh Water. // Buczkó K., Korponai J., Padišák J., Starratt S.W. – 2012. –432 p.
100. Catalan J. Ecological thresholds in European alpine lakes / Catalan J., Barbieri M. G., Bartumeus F., Bitušík P., Botev I. // *Freshwater Biology. V. 54.* 2009. – P. 2494–2517.

101. Chengalath R. Rotifer and crustacean plankton communities of lakes in insular Newfoundland Verh. / Chengalath R, Bruce WJ, Scruton DA// Internat. Verein. Limnol. 22.1984. – P 419-430.
102. Chiambeng G. Y. The Branchiopoda (Crustacea: Anomopoda, Ctenopoda and Cyclestherida) of the rain forests of Cameroon, West Africa: low abundances, few endemics and a boreal-tropical disjunction J. / Chiambeng G. Y., Dumont H. J. // Biogeogr. 32. 2005 – P. 1611–1620.
103. Crisman T. L. Palaeolimnological studies on small New England (U. S.A.) ponds / Crisman T. L., D. R. Whitehead // II Cladoceran community responses to trophic oscillations. Pol. Arch. Hydrobiol. 25. 1978. – P. 75–86.
104. Dumont H. Introduction to the Class Branchiopoda / Dumont H., Negrea S. // Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World 19, Backhuys, 2002, 397 p.
105. Elías-Gutiérrez M. DNA barcodes for Cladocera and Copepoda from Mexico and Guatemala, highlights and new discoveries / Elías-Gutiérrez M., Martínez Jerónimo F., Ivanova N. V., Valdez Moreno M., Hebert P. D. N. // Zootaxa, 2008. – P. 1–42.
106. Fiłoc M. Environmental changes related to the 8.2-ka event and other climate fluctuations during the middle Holocene: Evidence from two dystrophic lakes in NE Poland / Fiłoc M., Kupryjanowicz M., Szeroczyńska K., Suchora M., Rzodkiewicz M. // The Holocene, 1–17. - 2017. – P. 1–17.
107. Flössner D. Haplopoda and Cladocera (without Bosminidae) in Central Europe (original: Die Haplopoda und Cladocera (ohne Bosminidae) Mitteleuropas) // The Netherlands Leiden: Backhuys Publishers. – German. – 2000. – 428 p.
108. Forro´ L. Global diversity of cladocerans (Cladocera; Crustacea) in freshwater / Forro´ L., Korovchinsky N. M., Kotov A. A., Petrussek A. // Hydrobiologia. 2008. – P. 177 – 184.
109. Frey D.G. Cladocera from the Eemian interglacial of Denmark // Journal of Paleontology, 36. 1962. – P. 1133–1154.

110. Frey D. G. Interpretation of Quaternary paleoecology from Cladocera and midges, and prognosis regarding usability of other organisms // *Can. J. Zool.* 1976. – P. 54: 2208–2226.
111. Frey D.G. The non-swimming chydorid Cladocera of wet forests, with descriptions of a new genus and two new species. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 65 (5). 1980. – P. 613-641.
112. Frey D. G. Questions concerning cosmopolitanism in Cladocera // *Archiv für Hydrobiologie* 93. 1982. – P. 484–502.
113. Frey D.G. Cladocera analysis // *Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology*. Great Britain: Wiley & Sons. 1986. – P. 667–701.
114. Frey D.G. Littoral and offshore communities of diatoms, cladocerans and dipterous larvae, and their interpretation in paleolimnology // *Journal of Paleolimnology*. V. 1. 1988. – P. 179–191.
115. Frey D. G. The taxonomy and biogeography of the Cladocera. *Hydrobiologia* 145. 1987. – P. 5–17.
116. Frolova L.A. Cladocera from bottom deposits as an indicator of changes in climate and ecological conditions // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. V. 107. (Kazan: Kazan federal university. № 012084. Volume 45, Issue 2 nd March 1996). 2017. – P. 119-127.
117. Frolova L. Stratigraphy of Cladocera in a core from A Yamal Peninsula lake (Arctic Russia) / Frolova L., Ibragimova A., Fedorova I. // *Proceedings of 16th International Multidisciplinary Scientific GeoConference, SGEM*. Book 4. V. 2. Bulgaria: STEF92 Technology Ltd. 2016. – P. 579–587.
118. Frolova L. A. Reconstruction of the history of a thermokarst lake in the Mid-Holocene based on an analysis of subfossil Cladocera (Siberia, Central Yakutia) / Frolova L. A., Ibragimova A. G., Ulrich M., Wetterich S. // *Contemp. Probl. Ecol.* – 2017. – V. 10, No 4. – P. 423–430.
119. Frolova L. Subfossil cladoceran remains from sediment in thermokarst lakes in northeastern Siberia, Russia and their relationship to limnological and climatic

variables / Frolova L., Nazarova L., Pestryakova L., Herzs Schuh U. // Journal of Paleolimnology. –2014. –Vol. 52, Issue 1. – P. 107–119.

120. Frolova L.A. Findings of *Phreatalona protzi* (Hartwig, 1900) (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) in Russia / Frolova L.A., Nigmatullin N.M., Frolova A.A., Nazarova L.B. // Invertebrate Zoology, 2019, 16(2). P. 200–210.

121. Fryer G. Evolution and adaptive radiation in the Chydoridae (Crustacea: Cladocera): a study in comparative functional morphology and ecology // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser.B. Vol.254.1968. – P.221– 385.

122. Gibbard P. Formal subdivision of the Holocene Series/Epoch 2018 / <https://www.qpg.geog.cam.ac.uk/news/formalsubdivisionoftheholoceneseriesgeogr18.pdf>. (дата обращения: 23.11.2018).

123. Gafiatullina L. I. Palaeoenvironmental investigations and reconstructions in Northern Russia using sub-fossil Cladocera (Branchiopoda, Crustacea) / Gafiatullina L. I., Frolova L. A., Nazarova L. B. // Научный электронный архив. [Электронный ресурс]. 2012. URL: <http://econf.rae.ru/article/6742>.

124. Gillooly J. F. Latitudinal patterns in the size distribution and seasonal dynamics of new world, freshwater cladocerans / J. F. Gillooly, S. I. Dodson // Limnol. Oceanogr. 2000. P. 22–30.

125. Golubev A. Geological description of Zaonezhsky Peninsula / A. Golubev, D. Rychanchik, A. Romashkin, A. Polin // Biogeography, landscapes, ecosystems and species of Zaonezhsky Peninsula in Lake Onega, Russian Karelia. Reports of the Finnish environment institute, ed. T Lindholm, J Jakovlev & A Kravchenko. - Helsinki: Finnish Environment Institute, Natural Environment Centre). 2014. P. 17–34

126. Goulden C. E. The systematics and evolution of the Moinidae. Transactions of the American Philosophical Society Held at Philadelphia, new series, 58(6). 1986. – P. 1–101.

127. Goulden C. E. Interpretative studies of cladoceran microfossils in lake sediments // Mitt. int. Ver. Limnol.1969. – P. 43–55.

128. Greenwood T.L. New Zealand Ceriodaphnia species: identification of *Ceriodaphnia dubia* Richard, 1894 and *Ceriodaphnia* cf. *pulchella* Sars, 1862 /

Greenwood T. L., Green J. D. & Chapman M. A. // *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 25. – 1991. P. 283–288.

129. Grekov I. M. Paleolimnological study of lake sediments on SW Kola peninsula / Grekov I. M., Kolka V. V. // *Paleolimnology of Northern Eurasia. Experience, Methodology, Current Status: Proceedings of the International Conference. (Yakutsk, 22 -27 August, 2016) / Eds.: S. Levina, R. Gorodnichev, I. Yadrikhinski, P. Davydova. – Yakutsk: North-Eastern Federal University, 2016. P. 44–47.*

130. Grimm E. C. TGView 2.0.2 (Software). Illinois State Museum. Springfield, Illinois. 2004.

131. Guilizzoni P., Oldfield F. Palaeoenvironmental analysis of Italian crater lake and Adriatic sediments (Verbania Pallanza: Istituto Italiano di Idrobiologia).1996. – 357 p.

132. Haberman J. Dominant zooplankton species in Lake Peipsi. - *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol.*, 49, 2000. – P. 34–51.

133. Hamilton J. D. On the biology of *Holopedium gibberum* Zaddach (Crustacea: Cladocera) // *Verh. Int.Ver. Limnol.* 13.1958. – P. 785-788.

134. Hammer Ø. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis / Hammer Ø., Harper D.A.T., Paul D. R. // *Palaeontologia Electronica*, vol. 4. 2001. - Issue 1, art. 4: 9pp.

135. Hann B. J. Cladocera. Methods in Quaternary Ecology - *Geosci. Canada. – 1989. - №16: 17-26.*

136. Hegna T. A. *Ephippia* belonging to *Ceriodaphnia* Dana, 1853 (Cladocera: Anomopoda: Daphniidae) from the Lower Cretaceous of Australia / Hegna T. A., Kotov A. A. // *Palaeontologia Electronica*, 19.3.40A, 2016. – P. 1–9.

137. Hessen D. O. The rarity concept and the commonness of rarity in freshwater zooplankton / Hessen D. O., Walseng B. // *Freshwater Biology* 53.2008. – P. 2026-2035.

138. Hoff U. Holocene Environment of Central Kamchatka, Russia: Implications from a multi-proxy record of Two-Yurts Lake / Hoff U., Biskaborn B.,

Dirksen V., Dirksen O., Kuhn G., Meyer H., Nazarova L., Roth A., Diekmann B. // *Global and Planetary Change*. -2015. -Vol. 134. - P. 101-117.

139. Hofmann W. Bosmina (Eubosmina) populations of the Großer Plöner See and Schöhsee lakes during late-glacial and postglacial times // *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 25.1987. P. 167–176.

140. Hofmann W. Developmental history of the Grosser Plöner See and the Schöhsee (north Germany): cladoceran analysis, with special reference to eutrophication // *Arch. Hydrobiol., Suppl. Bd. 74*.1986. – P. 259–287.

141. Hudec I. Anomopoda, Ctenopoda, Haplopoda, Onychopoda (Crustacea: Branchiopoda) // *Fauna Slovenska III*. VEDA, Bratislava.2010. - 496 p.

142. Ibragimova A. G. Results of subfossil Cladocera (Branchiopoda, Crustacea) analyses from bottom deposits of Lake Antyukh-Lambina (Kola Peninsula, Murmansk region) / Ibragimova A. G., Frolova L. A., Grekov I. M. // *Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences*. 2016. Vol. 7, №6. - P. 3201-3206.

143. Ibragimova A. Subfossil Cladocera from boreal lake Gahkozero (The Republic of Karelia, Russia) as paleoenvironmental proxies / Ibragimova A., Frolova L., Subetto D. // *Proceedings of 17th International Multidisciplinary Scientific GeoConference, SGEM*. V. 17. Bulgaria: STEF92 Technology Ltd. 2017. – P. 589–597.

144. Ibragimova A. G. The changes in the composition of Cladocera community in bottom sediments of Lake Maloye Shibrozero (Zaonezhsky Peninsula) as a consequence of shifts of environmental and climatic conditions / Ibragimova A. G., Frolova L. A., Subetto D. A., Belkina N. A., Potakhin M. S. // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. V. 107. № 012029. – 2017.

145. Ibragimova A. Cladocera remains in short cores from two small northern lakes (Bolshezemelskaya tundra, Russia) / Ibragimova A., Frolova L., Tumanov O., Nazarova L. // *18th International Multidisciplinary Scientific GeoConference, SGEM 2018, Issue 4.2 Energy and Clean Technologies, Conference Proceedings Volume 18*, 2018. Albena, Bulgaria. – P. 373-380.

146. Jaccard P. Étude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et des Jura. – 1901.
147. Jaksch H. Vergleichende rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an Daphniidae (Cladocera; Crustacea) Ostösterreichs (Burgeländischer Seewinkel, Auegebiete Östlich von Wien) // Erfassung der Ehippial- und Revision der Carapaxskulpturen. Ph.D. Thesis, Universität Wien. – 1992.
148. Jensen T.C. Historical human impact on productivity and biodiversity in a subalpine oligotrophic lake in Scandinavia / Jensen T.C., Zawiska I., Oksman M., Słowiński M., Woszczyk M., Luoto T.P., Tylmann W., Nevalainen L., Obremaska M., Schartau A.K., Walseng B. // *Journal of Paleolimnology*, Vol. 63. – 2019. – P. 1-20.
149. Jeppesen E. M. Cascading trophic interactions from fish to bacteria and nutrients after reduced sewage loading: an 18-year-study of a shallow hypertrophic lake / Jeppesen E. M., Søndergaard J. P., Jensen E., Mortensen A. -M., Hansen T. Jørgensen // *Ecosystems* 1. 1998. – P. 250–267.
150. Juggins S. C2 User guide. Software for ecological and palaeoecological data analysis and visualisation. University of Newcastle upon Tyne, Newcastle upon Tyne. – 2003.
151. Kalm V. Ice-flow pattern and extent of the last Scandinavian Ice Sheet southeast of the Baltic Sea // *Quaternary Science Reviews*. V. 44. 2012. – P. 51–59.
152. Kerfoot W.C. Branchiopod communities: Associations with planktivorous fishin space and time / Kerfoot W. C., Lynch M. // In Kerfoot, M. C. & A. Sih (eds.) *Predation, Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities*. University Press of New England. 1987. – 386 p.
153. Kienast F. Paleontological records prove boreal woodland under dry inland climate at today's Arctic coast in Beringia during the last interglacial / Kienast F., Wetterich S., Kuzmina S., Schirrmeister L., Andreev A. et al. // *Quaternary Science Reviews*. V. 30. 2011. – P. 2134–2159.
154. Kokkinn M. J. Is ehippial morphology a useful taxonomic descriptor in the Cladocera? An examination based on a study of *Daphniopsis* (Daphniidae) from

Australian salt lakes / Kokkinn M. J., Williams W. D. // *Hydrobiologia* 145. 1987. – P. 67–73.

155. Korhola A. Paleolimnology and hydroseral development of the Kotasuo Bog, Southern Finland, with special reference to the Cladocera. - *Ann. Acad. Sci. Fenn. A. III.* 155. 1990. – P. 1–40.

156. Korhola A. The Early Holocene hydrosere in a small acid hilltop basin studied using crustacean sedimentary remains // *Journal of Palaeolimnology*. 1992. 7. – P. 1–22.

157. Korhola A. Distribution patterns of cladocera in subarctic Fennoscandian lakes and their potential in environmental reconstruction. *Ecography* 22. 1999. – P. 357–373.

158. Korhola A. Cladocera and other branchiopod crustaceans / Korhola A., Rautio M. // *Tracking environmental change using lake sediments. V. 4. Zoological indicators*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 2001. – P. 125–165.

159. Korhola A. Quantification of Holocene lake-level changes in Finnish Lapland using a cladocera-lake depth transfer function / Korhola A., Tikkanen M., Weckström J. // *J. Paleolimnol.* 2005. Vol. 34. – P. 175–190.

160. Kořínek V. Cladocera // In: Fernando C.H. (Ed.), *A guide to tropical freshwater zooplankton*. Backhuys Publishers, Leiden. 2002. – P. 69–122.

161. Korosi J.B. An illustrated guide to the identification of cladoceran subfossils from lake sediments in north-eastern North America: part 1 the Daphniidae, Leptodoridae, Bosminidae, Polyphemidae, Holopedidae, Sididae, and Macrothricidae / Korosi J. B., Smol J. P. // *Journal of Paleolimnology*. 2012 V. 48. – P. 571–586.

162. Korovchinsky N.M. *Ceriodaphnia* (Daphniidae) // In: Alexeev V.R. (Ed.), *Key book for freshwater invertebrates of Russia and surrounding territories. Vol. 2. Crustacea*. KMK, Moscow. 1995. – P. 47–48.

163. Korovchinsky N.M. On the history of studies on cladocerantaxonomy and morphology, with emphasis on early work and causes of insufficient knowledge of the diversity of the group // *Hydrobiologia* 360. 1997. – P. 1–11.

164. Korovchinsky N. M. The Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) as a relict group // *Zoological Journal of the Linnean Society* 147. 2006. – P. 109–124.
165. Korponai J. Reconstruction of flood events in an oxbow lake (Marótzugi-Holt-Tisza, NE Hungary) by using subfossil cladocerans remains and sediments / Korponai J., Gyulai I., Braun M., Kövér C., Papp I., Forró L. // *Advances in Oceanography and Limnology*, Vol. 7(2). – 2016. P. 125-135.
166. Kotov A. A. Notes on Aloninae Dybowski & Grochowski, 1894 emend. Frey, 1967 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae): 4. On the phylogeny of four genera. *Arthropoda Selecta*, 13(4). 2004. – P. 181-191.
167. Kotov A. A. Faunistic complexes of the Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) of Eastern Siberia and the Far East of Russia // *Biology Bulletin*. Vol.43. No.9. 2016. – P. 970–987.
168. Kotov A. World checklist of freshwater Cladocera species / Kotov A., Forró L., Korovchinsky N. M., Petrusek A. // World Wide Web electronic publication. 2013. - Available online at <http://fada.biodiversity.be/group/show/17> (дата обращения 25 января 2018)
169. Kotov A. Identification of species from the genus *Ceriodaphnia* Dana, 1853 (Crustacea: Cladocera) based on the ephippium morphology: a case of European Russia /Kotov A., Ibragimova A, Neretina A. // *Zootaxa*. Magnolia Press, 4527(1).2018. – P. 105–123.
170. Kotov A. A. Revision of the genus *Bosmina* Baird, 1845 (Cladocera: Bosminidae), based on evidence from male morphological characters and molecular phylogenies / Kotov A. A., Ishida S., Taylor D. J. // *Zool. J. Linn. Soc.* Vol.156. 2009. – P.1–56.
171. Kotov A. A. Phylogeography of the *Chydorus sphaericus* group (Cladocera: Chydoridae) in the Northern Palearctic / Kotov A. A., Karabanov D. P., Bekker E. I., Neterina T. V., Taylor D. J. // *PLoS ONE*. V. 11. №12. – 2016.
172. Kotov A. A. First record of fossil Mesozoic Ctenopoda (Crustacea, Cladocera) / Kotov A. A., Korovchinsky N. M. // *Zoological Journal of the Linnean Society* 146 (2). 2006. – P. 269–274.

173. Kotov A. A. Ehippia of the Daphniidae (Branchiopoda: Cladocera) in Late Caenozoic deposits: untapped source of information for palaeoenvironment reconstructions in the Northern Holarctic / Kotov A. A., Kuzmina S. A., Frolova L. A., Zharov A. A., Neretina A. N., Smirnov N. N. // *Invertebrate Zoology*, 2019, 16(2). – P. 183–199.
174. Kultti S. Palaeoecological evidence of changes in vegetation and climate during the Holocene in the pre-Polar Urals, northeast European Russia / Kultti S., Väiliranta M., Sarmaja-Korjonen K., Solovieva N., Virtanen T., Kauppila T. and Eronen M.J. // *Quaternary Sci.* 2003, Vol. 18. – P. 503–520.
175. Kuzina D. Micrometeorites in lake sediments of Volga-Ural region of Russia / Kuzina D., Kosareva L., Yusupova A., Nurgaliev D., Vorobev V. // *International Multidisciplinary Scientific GeoConference Surveying Geology and Mining Ecology Management, SGEM.* 2017. Vol. 17, N 62 – P. 907–914.
176. Lakatos C. Cryptic diversity of Japanese Diaphanosoma (Crustacea: Cladocera) revealed by morphological and molecular assessments / Lakatos C., Urabe J., Makino W. // *Inland Waters. International Society of Limnology.* 2015. – 5 p.
177. Lindholm T. Zaonezhye Peninsula – The pearl of Lake Onega in Reports of the Finnish environment institute / Lindholm T., Jakovlev J., Kravchenko A. // *Biogeography, landscapes, ecosystems and species of Zaonezhye Peninsula, in Lake Onega, Russian Karelia* Tapio Lindholm, Jevgeni Jakovlev & Alexey Kravchenko (eds.). Helsinki: Finnish Environment Institute, Natural Environment Centre. 2014. Vol. 40. – 364 p.
178. López P.V. An annotated checklist of the freshwater cladocerans (Crustacea: Branchiopoda: Cladocera) of Ecuador and the Galápagos Islands C / López P.V. Mosquera, H. Hampel, A.N. Neretina, M. Alonso, K. Van Damme, A.A. Kotov // *Mosquera. Invertebrate Zoology*, 2018, 15(3). – P. 277–291.
179. Lotter A. F. Modern diatom, Cladocera, chironomid, and chrysophyte cyst assemblages as quantitative indicators for the reconstruction of past environmental conditions in the Alps. I. Climate / Lotter A. F., Birks H. J. B., Hofmann W., Marchetto A. // *J. Paleolimnol.* 1997. Vol. 18. – P. 395–420.

180. Lu K.H. Morphology and ultrastructure of the ehippia of some Cladocera (Crustacea). *Acta zoologica Sinica*, 47. 2001. – P. 565–572.
181. Mäemets A. Eesti vesikirbuliste (Cladocera) ökoloogiast ja fenoloogiast. *Hüdrobioloogilised uurimused 2. Estonian*. 1961. – P. 108-158.
182. Marks L. Last Deglaciation of Northern Continental Europe // *Cuadernos de Investigación Geográfica*. N° 41 (2). – 2015. – 279 pp.
183. Mangerud J. Quaternary stratigraphy of Norden, a proposal for terminology and classification / Mangerud J., Andersen S. T., Berglund B. E., Donner J. J. // *Boreas*, 4. 1974. – P.109–128
184. Mergeay J. Daphnia species diversity in Kenya, and a key to the identification of their ehippia / Mergeay J., Verschuren D., De Meester L. // *Hydrobiologia*, 542. 2005. – P. 261–274.
185. Milan M. Effects of long term nutrient and climate variability on subfossil Cladocera in a deep, subalpine lake (Lake Garda, northern Italy) / Milan M., Bigler C., Tolotti M., Szeroczyńska K. // *J Paleolimnol*. 2017. – P. 1–17.
186. Milecka K. Climate-related changes during the Late Glacial and early Holocene in northern Poland, as derived from the sediments of Lake Sierzywk / Milecka K., Kowalewski G. & Szeroczyńska K. // *Hydrobiologia* 676, 2011. – P. 187–202. doi:10.1007/s10750-011-0874-2
187. Montvilo J.A. Aspects of the Anatomy of the Jelly Coat of Holopedium and Certain Other Cladocerans (Crustacea) / Montvilo J. A., Hegyi M. A. and Kevin M. J. // *Transaction of the American Microscopical Society*. 106. 2. – 1987. – P. 105-113.
188. Moritz C. Die Verteilung der Ehippien von *Bosmina longirostris* und *Ceriodaphnia pulchella* im Sediment des Piburger Sees (Ötztal, Tirol) (Cladocera, Crustacea) // *Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck*, 75. 1988. P. 91–107.
189. Nazarova L. Palaeoinvironmental investigations and reconstructions in Northern Russia using biological indicators / Nazarova L., Frolova L., Tumanov O., Gafiatullina L., Nigamatsyanova G., Nabeeva E., Kosareva L., KrylovP., Gilmanova D.,

Fattahov A., Nourgaliev D. // Environmental Radioecology and Applied Ecology – 2012 – Vol.18. – No.3-4.

190. Nazarova, L. Biological responses climate warming in lakes from the northern Urals, Russia [Текст] / L. Nazarova, Frolova L., Palagushkina O., Tumanov O., Tishin D., Kosareva L., Nigamatzyanova G., Nazarov D., Frolova A., Gilmanova D., Fattahov A., Nourgaliev D. // Environmental Radioecology and Applied Ecology. – Kazan: KSU, 2013. – Vol. 19. – No.3-4.

191. Nevalainen L. Sexual reproduction in chydorid cladocerans (Anomopoda, Chydoridae) in southern Finland - implication for paleolimnology // Helsinki: University of Helsinki. 2008. – 54 p.

192. Nevalainen L. Cladoceran (Crustacea) niches, sex and sun bathing – A long-term record of tundra lake (Lapland) functioning and paleo-optics / Nevalainen L., Kivilä E. H., Rantala M. V., Luoto T. P. // Water, Vol. 11(10) – 2008. – P. 1-13.

193. Nevalainen L. Late Holocene water-level changes in Lake Iso Lehmälampi, southern Finland, reflected in subfossil cladocerans and chironomids / Nevalainen, L., Luoto, T., and Sarmaja-Korjonen, K. // Studia Quaternaria, Vol. 25. – 2008. – P.33–42.

194. Nevalainen L. Spatio-temporal distribution of sedimentary Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) in relation to climate / Nevalainen L., Tomi P. Luoto, Seija Kultti, Kaarina Sarmaja-Korjonen // Journal of Biogeography (J. Biogeogr.) 40. – 2013. – P. 1548–1559.

195. Nevalainen L. Faunal (Chironomidae, Cladocera) responses to post-Little Ice Age climate warming in the high Austrian Alps / Nevalainen L., Luoto T. // Journal of Paleolimnology. V. 48. – 2012. – P. 711–724.

196. Nevalainen L. Sedimentary Cladocera as indicators of past water-level changes in shallow northern lakes / Nevalainen L., Sarmaja-Korjonen K., Luoto T. P. // Quaternary Research. V. 75. – 2011. – P. 430–437.

197. Nigamatzyanova G. Palynological analysis of bottom sediments of Rubskoe Lake (Ivanovo Region, Russia) / Nigamatzyanova G., Frolova L., Kosareva L., Nurgaliev D. // 18th International Multidisciplinary Scientific GeoConference, SGEM 2018. – 2018. – Vol. 18, Issue 5.1. – P. 629-635.

198. Nigmatullin N. Zooplankton community structure and environmental conditions of tundra lakes in the Pechora River Delta (Northern Russia) /Nigmatullin N., Frolova L. // 19th International multidisciplinary scientific geoconference, SGEM 2019. - 2019. Vol. 19, Issue 5.1. – P. 817-824.
199. Nilssen J. P. Selective vertebrate and invertebrate predation – some palaeolimnological implications. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 25. 1978. – P. 307–320.
200. Nilssen J. P. Recent lake acidification and cladoceran dynamics: surface sediment and core analysis from lakes in Norway, Scotland and Sweden / Nilssen J. P., Sandøy S. // *Phil. Trans. r. Soc., Lond. B.* 327 – 1990. – P. 299–309.
201. Orlova-Bienkowskaja M. Y. Cladocera: Anomopoda. 17. Daphniidae: genus *Simocephalus*. // In: H.J.F. Dumont (Ed.) *Guides to the identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World*. Leiden, Backhuys Publ. I–VII, 2001. – P. 1-130.
202. Pantle F. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse / Pantle F., Buck H. // *Gas- und Wasserfach.* 1955. Bd 96, N 18. - 604 p.
203. Patalas K. The crustacean plankton communities of lakes *Trans. Amer. Microsc. Soc.* 90 (1). 1971. – P. 117-118.
204. Patton H. Deglaciation of the Eurasian ice sheet complex / Patton H., Hubbard A., Andreassen K., Auriac A., Whitehouse P.L., Stroeven A.P., Shackleton C., Winsborrow M., Heyman J., Hall A.M. // *Quaternary Science Reviews.* 169. – 2017. – P. 148-172.
205. Pielou E. C. The measurement of diversity in different types of biological collections / Pielou E. C. // *Theoret. Biol.*, 1966. - № 13. – P. 131-144.
206. Popova E.V. Revision of the Old World *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *similis* group (Cladocera: Daphniidae) / Popova E.V., Petrusek A., Kořínek V., Mergeay J., Bekker E.I., Karabanov D.P., Galimov Y.R., Neretina T.V., Taylor D.J., Kotov A.A. // *Zootaxa*, 4161. – 2016. – P. 1–40.
207. Poulsen E. M. Faunistische und biologische Untersuchungen über die Cladocerenfauna von Dänemark // *Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren.* 86. – 1928. – P. 203–242.

208. Ramsey B.C. Radiocarbon calibration and analysis of stratigraphy: the OxCal program. *Radiocarbon* 37(2). – 1995. – P. 425-430.
209. Rautio M. Ecology of zooplankton in subarctic ponds, with a focus on responses to ultraviolet radiation / Rautio M. // *Kilpisjärvi Notes*. 2001. №15. – P. 1–30.
210. Rautio M. Cladocera / Rautio M., Nevalainen L. // Elias S.A. (Ed.). *Encyclopedia of Quaternary Science*. Amsterdam: Elsevier. 2013. – P. 271–280.
211. Rudaya N. Middle-Late Holocene environmental history of Kulunda, southwestern Siberia: vegetation, climate and humans / Rudaya N., Nazarova L., Nourgaliev D., Palagushkina O., Papin D., Frolova L. // *Quaternary Science Reviews*. V. 48. – 2012. – P. 32–42.
212. Rukhovets L. Ladoga and Onego – Great European Lakes. Observations and Modelling // L. Rukhovets, N. Filatov (eds.)// Chichester: Springer-Praxis. 2010. - 302 p.
213. Sandøy S. A geographical survey of littoral crustacea in Norway and their use in paleolimnology / Sandøy S., Nilssen J. P. // *Hydrobiologia* 143. 1986. – P. 277–286.
214. Santos-Flores C.J. *Dumontia oregonensis* n. fam., n. gen., n. sp., a cladoceran representing a new family of ‘water-fleas’ (Crustacea, Anomopoda) from U.S.A., with notes on the classification of the Order Anomopoda / Santos-Flores C. J., Dodson S. I. // *Hydrobiologia* 500. – 2003. – P. 145–155.
215. Sarmaja-Korjonen K. Mid-Holocene palaeoclimatic and palaeohydrological conditions in northeastern European Russia: a multi-proxy study of Lake Vankavud / Sarmaja-Korjonen K., Kultti S., Solovieva N., Väiliranta M. // *Journal of Paleolimnology*. 2003. Vol. 30. – P. 415–426.
216. Sarmaja-Korjonen K. Palaeolimnological Development of Lake Njargajavri, Northern Finnish Lapland, in a Changing Holocene Climate and Environment / Sarmaja-Korjonen K., Nyman M., Kultti S., Väiliranta M. // *Journal of Paleolimnology* 35(1). – 2006. – P. 65–81.
217. Scourfield D.J. The entomostraca of the bottom deposits of Windermere // *Proc. Linn. Soc. London* 154. – 1943. – P. 253–258.

218. Shannon C. E. The mathematical theory of communication / Shannon C. E., Weaver W. // Urbana: Univ. Illinois Press, 1963. – 117 p.
219. Sharma P. Morphological and molecular identification of three *Ceriodaphnia* species (Cladocera: Daphniidae) from Australia // *Advances in Zoology*, 2014, 25813 / <http://dx.doi.org/10.1155/2014/258134> (дата обращения: 14.02.2017).
220. Sharma P. Molecular approach to identify sibling species of the *Ceriodaphnia cornuta* complex (Cladocera: Daphniidae) from Australia with notes on the continental endemism of this group / Sharma P., Kotov A.A. // *Zootaxa*, 3702. – 2013. – P. 79–89.
221. Sinev A.Y. A key to identifying cladocerans of the genus *Alona* (Anomopoda, Chydoridae) from the Russian European part and Siberia // *Zool Zhurnal*. 2002. 81. – P. 926–939.
222. Sinev A.Y. Discrimination between two sibling species of *Acroperus* (Baird, 1843) from the Palearctic (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) // *Zootaxa*. Magnolia Press. 2009. 2176. – P. 1–21.
223. Sinev A.Y. A comparative morphological analyses of four species of *Camptocercus* Baird, 1843 (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) // *Zootaxa*. Magnolia Press. – 2014.
224. Sládeček V. System of water quality from the biological point of view // *Arch. Hydrobiol. Ergebnisse der Limnologie*. – 1973. – Bd.7. – P. 1-218.
225. Smirnov N. N. Changes in the zoocenosis of Lake Kronotskoe in late Holocene / Smirnov N. N., Zharov A. A., Izvekova E. I., Markevich G. N. // *Doklady Biological Sciences*. – 2013. – Vol. 453. – P. 383-386.
226. Smol John P. Climate-driven regime shifts in the biological communities of arctic lakes / Smol John P., Wolfe Alexander P., Birks J., Douglas M., Jones V. et al. // *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102 (12). – 2005. – P. 4397-4402. <https://doi.org/10.1073/pnas.0500245102>
227. Solovieva N. Palaeolimnological evidence for recent climate change in lakes from the Northern Urals, Russia / Solovieva N., Jones V.J., Nazarova L., Brooks

S.J., Birks H.J.B., Grytnes J.-A., Appleby P.G., Kaupila T., Kondratenok B., Renberg I., Ponomarev V. // *Journal of Palaeolimnology*. – 2005. – Vol. 33. – P. 463-482.

228. Sørensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *Kongelige Danske Videnskabernes Selsk.* – 1948.

229. Streble H. *Das Leben in Wassertropfen* / Streble H. // *Mikroflora und Mikrofauna des Suesswassers*. - Franckh- Kosmos. – 1997. – 399 p.

230. Subetto D. A. Climate and environment on the Karelian Isthmus, northwestern Russia, 13 000-9000 cal. yrs BP / Subetto D. A., Wohlfarth B., Davydova N.N., Sapelko T.V., Bjorkman L., Solovieva N., Wastegard S., Possnert G., Khomutova V. I. // *Oslo. Boreas*. – 2002. – Vol. 31. – P. 1–19.

231. Svendsen J.I. Reconstructed asynchronous maximum extent of ice sheet glaciations in northern Eurasia during the Quaternary / Svendsen J.I., Astakhov V. I., Bolshiyarov D. Yu., Demidov I.D., Julian A., Gataullin V., Hjort C., Hubberten H.-W., Larsen E.; Mangerud J., Melles M., Möller P., Saarnisto M., Siegert M.J. // *PANGAEA*. – 1999 / <https://doi.org/10.1594/PANGAEA.55994> (дата обращения 05.01.2017).

232. Syrykh L. Reconstruction of Holocene palaeoclimate and palaeoenvironment on the Kola peninsula (NW Russia) from lake sediment record // The 2nd International conference «Paleolimnology of Northern Eurasia and Young Scientists Meeting «Paleolimnology of Northern Eurasia» (Yakutsk, 2016). – 2016.

233. Szeroczyńska K. Anthropogenic transformation of nine lakes in Central Poland from Mesolithic to modern times in the light of Cladocera analysis // *Studia Geologica Polonica* 112. – 1998. – P. 123-165.

234. Szeroczyńska K. Atlas of Subfossil Cladocera from Central and Northern Europe / Szeroczyńska K., Sarmaja-Korjonen K. // *Świecie: Friends of the Lower Vistula Society*. – 2007. – 84 p.

235. Szeroczyńska K. Records of the 8200 cal BP cold event reflected in the composition of subfossil Cladocera in the sediments of three lakes in Poland // *Quaternary International*, Vol. 233, Issue. 2. - 2011. - P. 185.

236. – Szeroczyńska K. Subfossil faunal and floral remains (Cladocera, Pediastrum) in two northern Lobelia lakes in Finland / Szeroczyńska K., Zawisza E. // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems, Vol. 402. – 2011. – P. 1–15. DOI: 10.1051/kmae/2011066
237. Szeroczyńska K. Long term subfossil Cladocera record from the partly varved sediment of Lake Tiefer See (NE Germany) // Adv. Oceanogr. Limnol. Vol. 7. – 2016. - P. 185-193.
238. Szeroczyńska K. Forty years of my adventures with Cladocera remains: retrospection on my scientific work // J Paleolimnol, Vol. 61. – 2019. – P. 437–448 doi:10.1007/s10933-019-00070-8
239. Ter Braak C. Inferring pH from diatoms: a comparison of old and new calibration methods / C. ter Braak, H. van Dam // Hydrobiologia – 1989. – V.178. – P. 209–223.
240. Tumanov O.N. Benthic bioindicators from the lakes of Northern Yakutia (Siberia, Russia) in paleoclimatic research // O.N. Tumanov, L.B. Nazarova, L.A. Frolova, L.A. Pestryakova // Geophysical Research Abstracts, Vol. 14. EGU2012-329. <http://meetingorganizer.copernicus.org/EGU2012/EGU2012-329.pdf>
241. Ulrich M. Rapid thermokarst evolution during the mid-Holocene in Central Yakutia, Russia. / Ulrich M., Wetterich S., Rudaya N., Frolova L., Schmidt J., Siegert C., Fedorov A.N, Zielhofer C. // The Holocene, 2017, Vol. 27(12). – 2017. – P. 1899-1913.
242. Ustaoglu M.R. A Check- list for Zooplankton of Turkish In land Waters // Journal of Fisheries & Aquatic Sciences 21. – 2004. – P. 191– 199.
243. Van Damme K. Limb morphology of the carnivorous anomopods *Anchistropus emarginatus* Sars, 1862 and *Pseudochydorus globosus* (Baird, 1843) (Crustacea: Branchiopoda: Anomopoda) / Van Damme K., Dumont H.J. // Annales de Limnologie – International Journal of Limnology. V. 43. – 2007. – P. 271–284.
244. Van Damme K. The ‘true’ genus *Alona* Baird, 1843 (Crustacea: Cladocera: Anomopoda): position of the *A. quadrangularis*-group and description of a new species

from the Democratic Republic of Congo / Van Damme K., Dumont H.J. // *Zootaxa*. V. 1943. – 2008. – P. 1–25.

245. Van Damme K. Adaptations to the hyporheic in Aloninae (Crustacea: Cladocera): Allocation of *Alona protzi* Hartwig, 1900 and related species to *Phreatalona* / Van Damme K., Brancelj A., J. Dumont H. // *Hydrobiologia* 618(1). – 2009. – P. 1-34.

246. Van Damme K. Endemism in the Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) of Southern Africa / Van Damme K., Bekker E., Kotov A. // *Limnol* [Internet]. – 2013. Vol. 72. – No. 3 / <https://www.jlimnol.it/index.php/jlimnol/article/view/jlimnol.2013.e36> (дата обращения 12.08.2019).

247. Van Damme K. The fossil record of the Cladocera (Crustacea: Branchiopoda): Evidence and hypotheses / Van Damme K., Kotov A.A. // *Earth-Science Reviews*. Vol. 163. – 2016. – P. 162–189.

248. Van Damme K. The most latent cladoceran in the holarctic revealed – sinking *Unapertura Sarmaja-Korjonen*, Hakojärvi, Korhola 2000 into *Rhynchotalona Norman*, 1903 (Branchiopoda: Cladocera: Chydoridae) / Van Damme K., Nevalainen L. // *Zootaxa*, Vol 4613, No 3. – 2019.

249. Vandekerkhove J. Use of ephippial morphology to assess richness of anomopods: potentials and pitfalls / Vandekerkhove J., Declerck S., Vanhove M., Brendonck L., Jeppesen E., Conde Porcuna J.M., De Meester L. // *Journal of Limnology*, 63 (Suppl. 1). – 2004. – P. 75–84.

250. Verbitskii B. Population Dynamics of *Daphnia longispina* (O.F. Müller, 1785) and *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin, 1848) (Crustacea, Cladocera) under Stable and Graded Temperature Regimes/ Verbitskii B., Verbitskaya T.I., Malysheva O.A. // *Izvestiya Akademii Nauk, Seriya Biologicheskaya*, 2009, No. 1. – P. 79–87.

251. Welcome to the Meghalayan age - a new phase in history. *Science & Environment*. [Электронный ресурс]. BBC. 2018. URL: <https://www.bbc.com/news/science-environment-44868527>.

252. Whiteside M.C. Danish chydorid Cladocera: modern ecology and core studies // *Ecol. Monogr.*, V. 40. – 1970. – P. 79–118.

253. Womack T. First cladoceran fossils from the Carboniferous: palaeoenvironmental and evolutionary implications / Womack T., Slater B.J., Stevens L.G., Anderson L.I., Hilton J. // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 344–345. – 2012. – P. 39–48.

254. Zawiska I. Cladocera and geochemical evidence from sediment cores show trophic changes in Polish dystrophic lakes / Zawisza E, Woszczyk M, Szeroczyńska K, Spychalski W, Correa-Metrio A. // *Hydrobiologia*, Vol. 715. - 2013. – P. 181-193.

255. Zawiska I. The Response of a Shallow Lake and Its Catchment to Late Glacial Climate Changes – A Case Study from Eastern Poland / Słowiński, M., Correa-Metrio, A., Obremaska, M., Luoto, T., Nevalainen, L., Milecka, K., et al. // *Catena*, Vol. 126. – 2015. – P. 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2014.10.007>.

256. Zawisza E. 2016. Subfossil Cladocera and pollen as indicators of natural and anthro-pogenic trophic changes of Lake Jelonek (Tuchola Forest, Poland) during the Holocene // Zawisza E., Filbrandt-Czaja A, Correa-Metrio A. // *Adv. Oceanol. Limnol.*, Vol. 7. – P. 157-170.

257. Zawiska I. Exploring the world of microsculptures-subfossil Cladocera remains under the SEM / Zawiska I., Zawisza E., Wojewódka M., Sinev A.Y. // *Advances in Oceanography and Limnology*, 7(2). – 2016. – P. 177–183.

258. Zawiska I. Climate variability and lake ecosystem responses in western Scandinavia (Norway) during the last Millennium / Zawiska I., Luoto T.P., Nevalainen L., Tylmann W., Jensen T.C., Obremaska M., Słowiński M., Woszczyk M., Schartau A.K. & Walseng B. // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, Vol. 466 – 2017. - P. 231-239. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.11.034> 2017.

259. Zinnatova E. Diatom complexes in the bottom sediments of Rubskoe Lake (the east European Plain, Russia) / Zinnatova E., Frolova L., Kulikovskiy M., Glushchenko A., Nurgaliev D. // 18th International Multidisciplinary Scientific GeoConference, SGEM 2018. – 2018. – Vol. 18, Issue 5.1. – P. 275-281.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1. СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ, ИСПОЛЬЗОВАННЫХ В РАБОТЕ

Аббревиатуры коллекций:

ААК, Личная коллекция А.А. Котова (Лаборатория экологии водных сообществ и инвазий, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, Москва, Россия);

NNS, Личная коллекция Н.Н. Смирнова (Лаборатория экологии водных сообществ и инвазий, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, Москва, Россия);

Аббревиатуры географических названий (по Patton et al., 2017):

FJL – Земля Франца-Иосифа;

KG – Кандалакшский залив;

IS – Ирландское море;

NZ – Новая Земля

Обозначения в тексте и на иллюстрациях:

МММ – многолетнемерзлые породы;

ППП – потеря при прокаливании.

**ПРИЛОЖЕНИЕ 2. СПИСОК СОВРЕМЕННЫХ ОБРАЗЦОВ
ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ, ИСПОЛЬЗОВАННЫХ В
ИССЛЕДОВАНИИ ЭФИПНИУМОВ *CERIODAPHNIA* SPP.**

Номер образца	Вид	Место отбора проб	Дата	Отборщик проб	Координаты
NNS 1998-090	<i>Ceriodaphnia megops</i>	Озеро Глубокое, Московская область	17.09.1981	Н. Н. Смирнов	N 55,75361°, E 36,50417°
NNS 2000-075	<i>Ceriodaphnia megops</i>	Кавгольское озеро, Ленинградская область	18.09.1985	А. В. Макрушин	N 60,17525°, E 30,5270°
NNS M-2824	<i>Ceriodaphnia laticaudata</i>	Луцинское болото, Московская область	06.2013	М. А. Гололобова	Неизвестно
NNS 1998-081	<i>Ceriodaphnia laticaudata</i>	Cherepovetskoe Reservoir, Vologda Area	08.08.1963	Н. Н. Смирнов	Неизвестно
ААК M-2741	<i>Ceriodaphnia rotunda</i>	Канал озера Светец, Владимирская область	08.08.2014	А. А. Котов, А. А. Жаров, Ю. Р. Галимов	N 55.83299°, E 39.53505°
ААК 2004-023	<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	Озеро Дубровское, Дарвинский Заповедник, Вологодская Область	09.1994	В. И. Лазарева	N 58,56°, E 37,62°
NNS 2000-075	<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	Кавголовское Озеро, Ленинградская Область	18.09.1985	А. В. Макрушин	N 60,17525°, E 30,52706°
ААК 2004-023	<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	Озеро Дубровское, Дарвинский Заповедник, Вологодская Область	09.1994	В. И. Лазарева	N 58,56°, E 37,62°
ААК 2012-015	<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	Торфяные карьеры, деревня Васютино, Московская область	28.09.2012	О. В. Анисимова	N 55,885°, E 38,715°
ААК M-1233	<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	Болотистая пойма реки Кондоба, Костромская область	25.09.2009	Е.С.Преображенская	N 58,2243°, E 44,3098°

ААК 2012-015	<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	Торфяные карьеры, деревня Васютино, Московская область	28.09.2012	О. В. Анисимова	N 55,885°, E 38,715°
ААК 2003-018	<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	Пруд на стадионе завода АЗЛК возле станции метро "Текстильщики", г. Москва	09.10.2000	А. Ю. Синев	N 55,7055°, E 37,7336°
ААК М-1203	<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	Озеро Яголомба, Автономная Республика Карелия	08.2009	А. В. Тиунов	N 65,80695°, E 34,73306°
ААК М-1213	<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	Озеро Чаячье 1, Дальние Зеленцы, Мурманская область	08.2009	А. Е. Федосов	N 69,10658°, E 36,07322°
ААК М-1223	<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	Озеро Вехнее (Большое) Турье, Кабардино- Балкарская Автономная Республика	08.2009	Л. В. Разумовский В. Л. Разумовский	N 43,26611°, E 42,59111°
NNS 1998-081	<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	Череповецкое Водоохранилище, Вологодская Область	08.08.1963	Н. Н. Смирнов	Неизвестно
ААК М-1223	<i>Ceriodaphnia reticulata</i>	Озеро Вехнее (Большое) Турье, Кабардино- Балкарская Автономная Республика	09.2009	Л. В. Разумовский В. Л. Разумовский	N 43,26611°, E 42,59111°
ААК М-2182	<i>Ceriodaphnia reticulata</i>	Бассейны у дороги, село Ривицкое, Тверская область	04.09.2011	С. В. Павлова	N 57,6092°, E 35,9139°2
NNS 1998-081	<i>Ceriodaphnia reticulata</i>	Череповецкое Водоохранилище, Вологодская Область	08.08.1963	Н. Н. Смирнов	Неизвестно

**ПРИЛОЖЕНИЕ 3. АТЛАС МИКРОФОТОГРАФИЙ ЭФИППИУМОВ
*CERIODAPHNIA SPP***

Рис. 1. *Ceriodaphnia megops* Sars, 1862, эфиппиальная самка из озера Глубокое, Московская область.

А – вид самки сбоку.

Б– латеро-дорсальный вид эфиппиума.

В– дорсальный вид.

Г– фрагмент дорсальной части эфиппиума, дорсальный вид.

Д– дорсо-латеральный киль, дорсальный вид.

Е– латеральный вид.

Ж–З– вентральная часть эфиппиума.

Масштабные линейки: 0,1 мм для А–Г, З; 0,01 мм для Д–Ж.

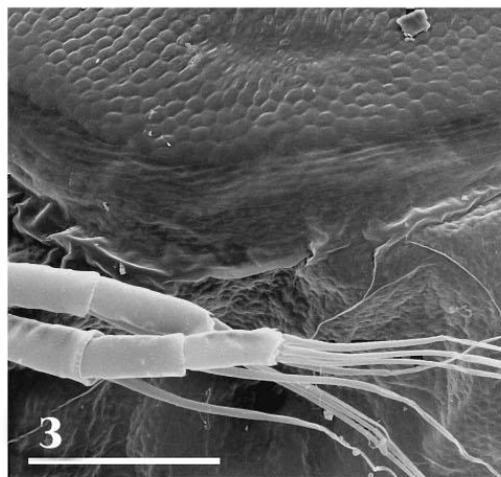
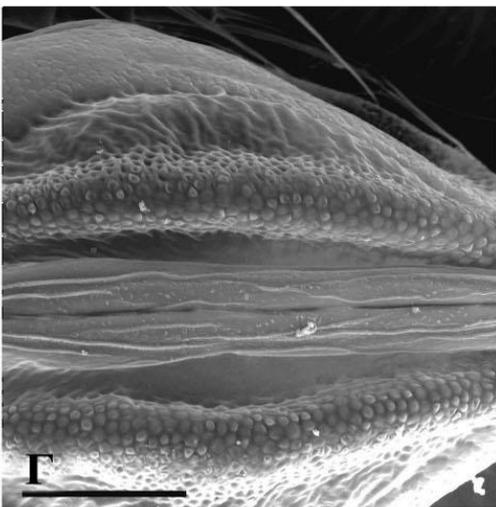
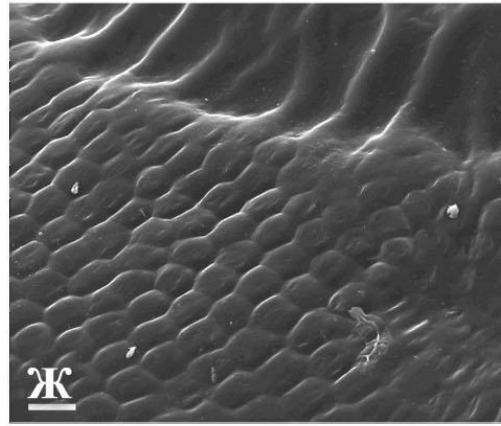
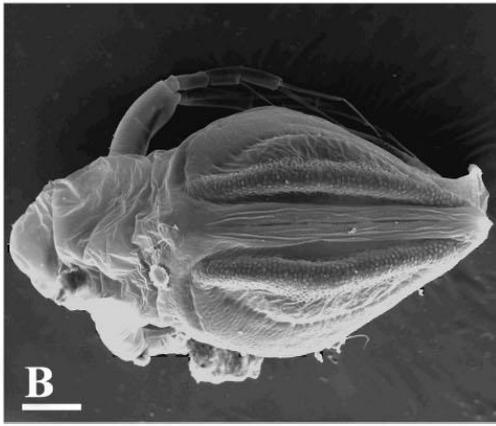
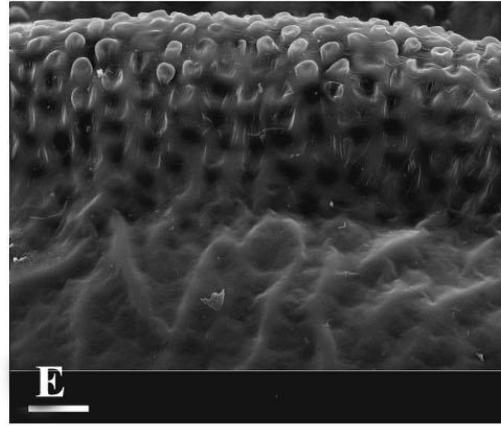
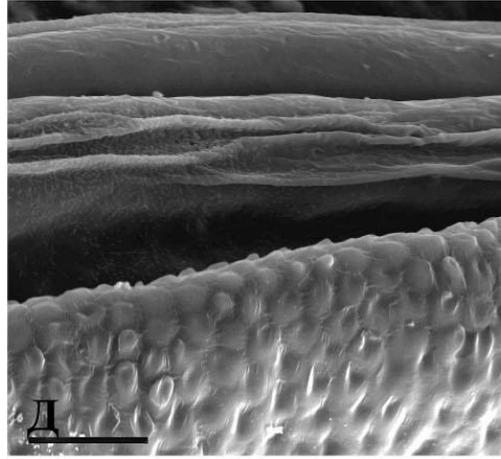
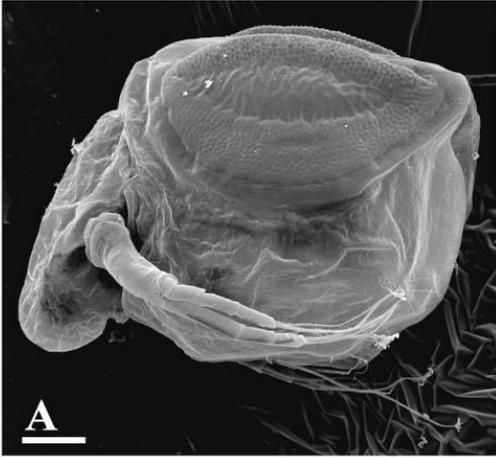


Рис. 2. *Ceriodaphnia megops* Sars, 1862, эфиппиум самки из озера Глубокое, Московская область.

А–Б– эфиппиальная самка с одним яйцом в эфиппиуме, вид сбоку.

В–Г– открытый эфиппиум, яйцо удалено.

Д–Е– его центральная и брюшная часть.

Масштабная линейка: 0,1 мм.

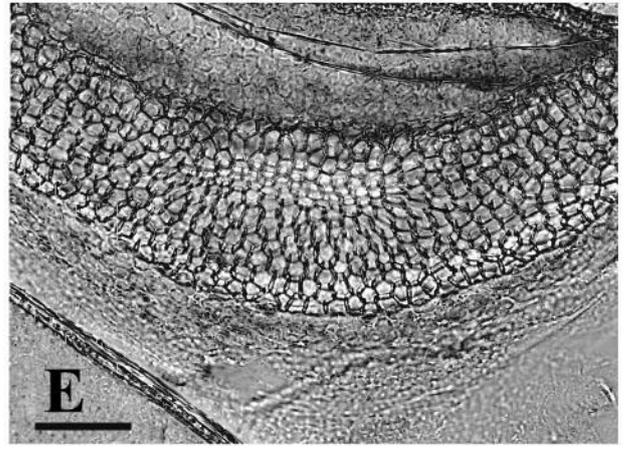
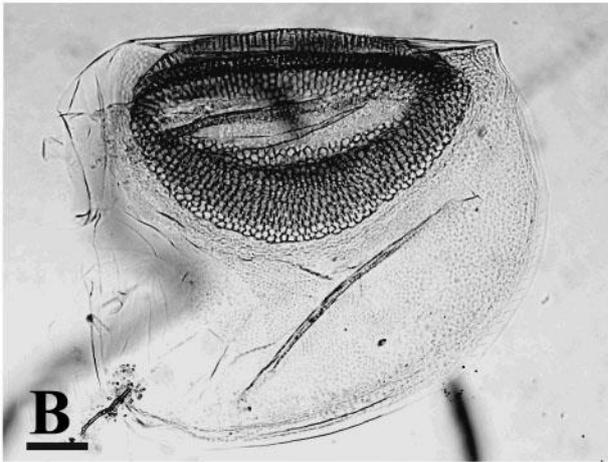
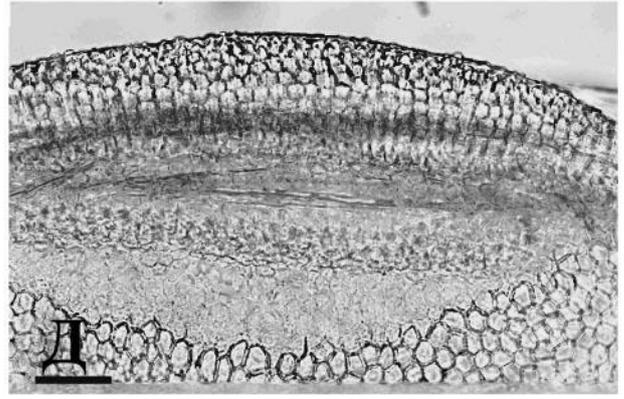
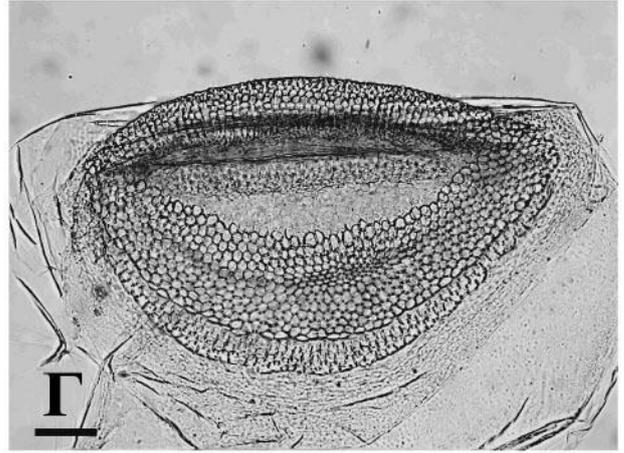
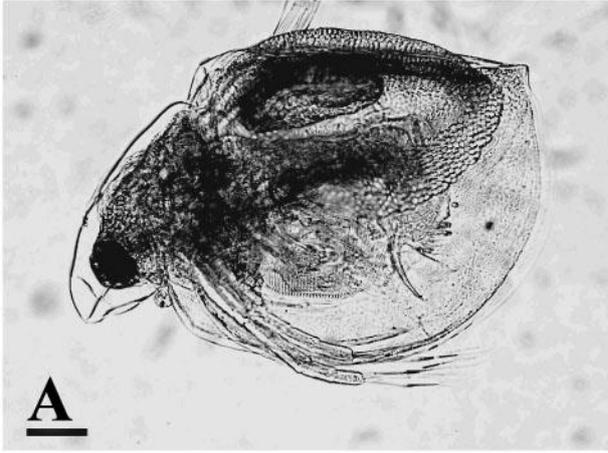


Рис. 3. *Ceriodaphnia laticaudata* P.E. Müller, 1867, эфиппидальная самка из Череповецкого водохранилища.

А— вид самки сбоку.

Б— латеро-дорсальный вид эфиппиума. дорсальный вид.

В— дорсальный вид.

Г— фрагмент дорсальной части эфиппиума, дорсальный вид.

Д— эфиппиум.

Е— дорсальная часть, вид сбоку.

Ж— скульптура центральной части.

З— вентральная часть эфиппиума.

Масштабная линейка: 0,1 мм для А-В, Д, 0,01 мм для Г, Е-З.

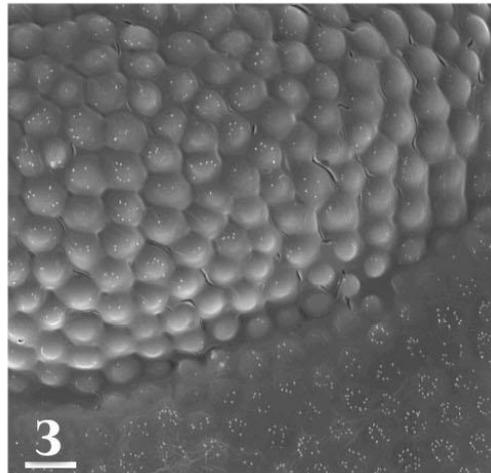
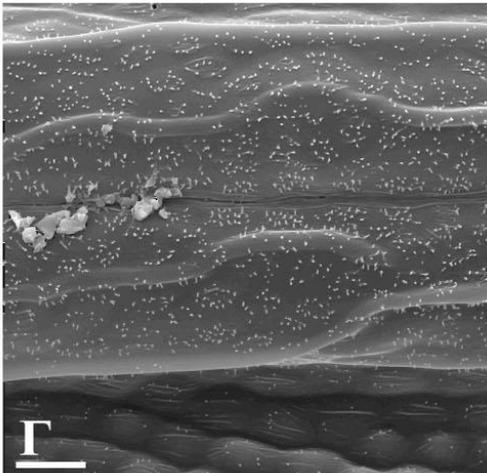
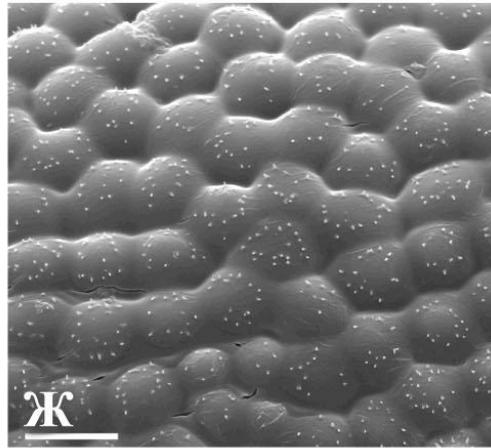
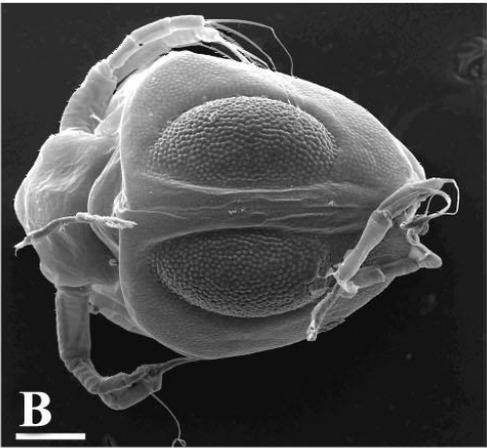
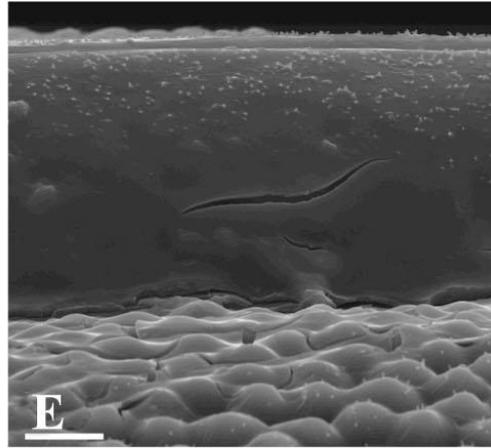
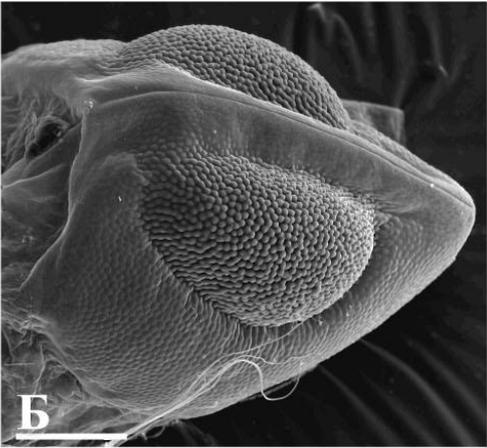
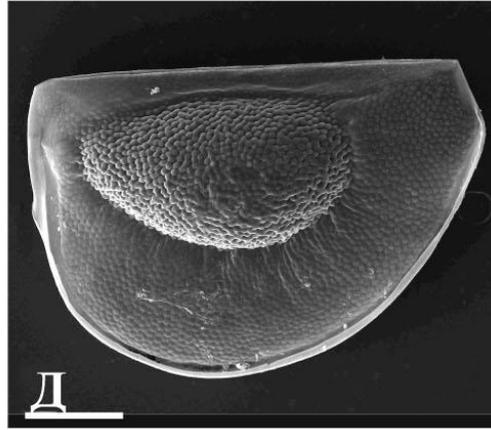
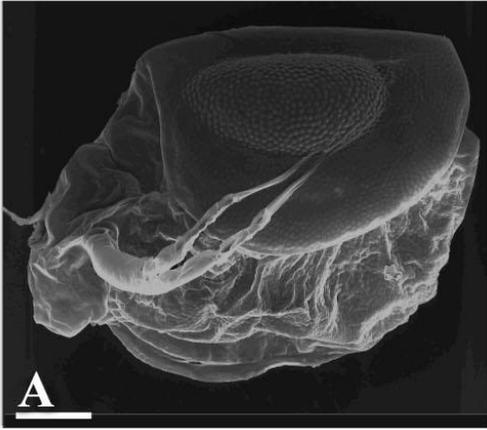


Рис. 4. *Ceriodaphnia laticaudata* P.E. Müller, 1867, эфиппидальная самка из Череповецкого водохранилища.

А–Б– эфиппидальная самка с одним яйцом в эфиппидии, вид сбоку.

В–Г– открытый эфиппидий, яйцо удалено.

Д–Е– его центральная и брюшная часть.

Масштабная линейка: 0.1 мм.

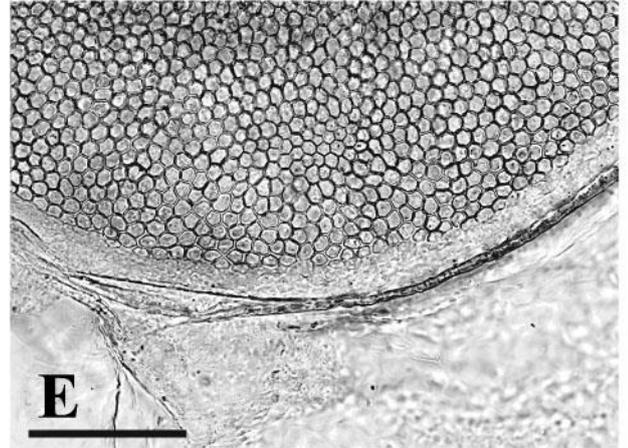
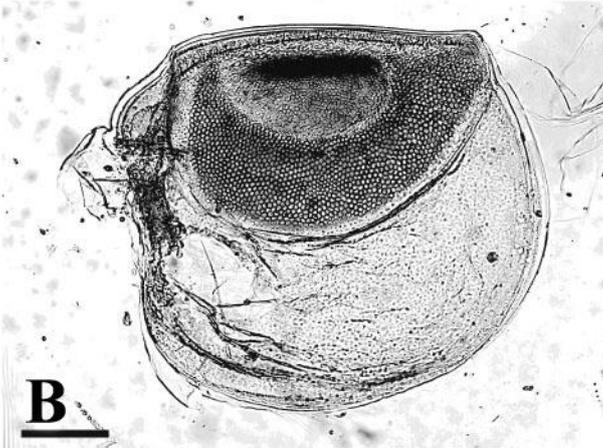
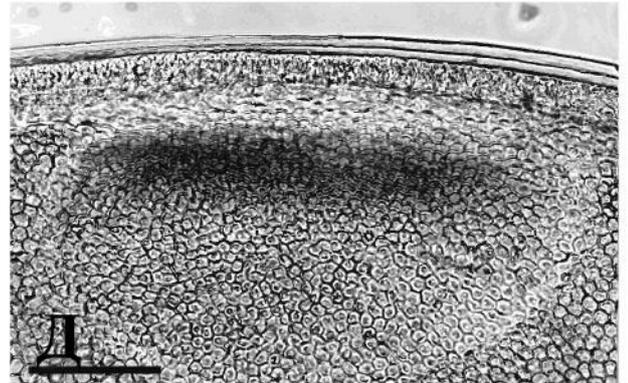
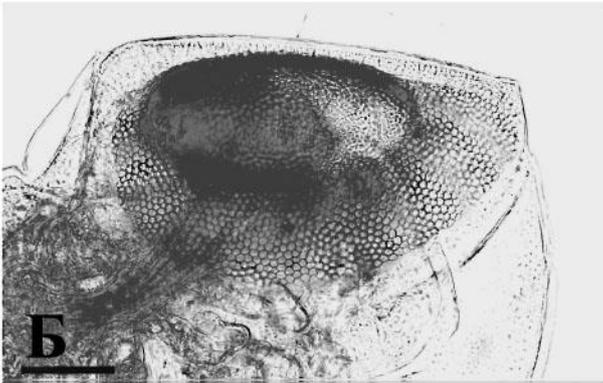
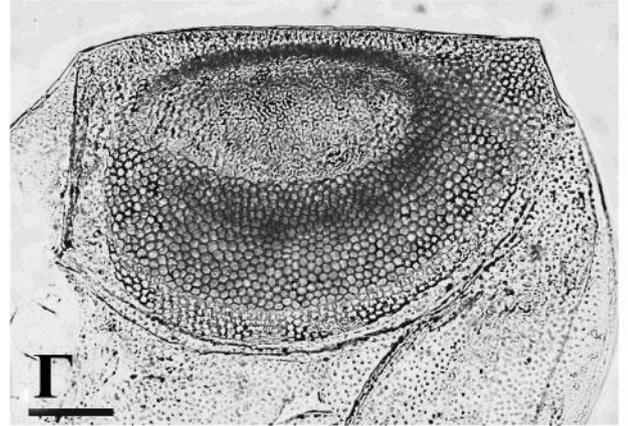
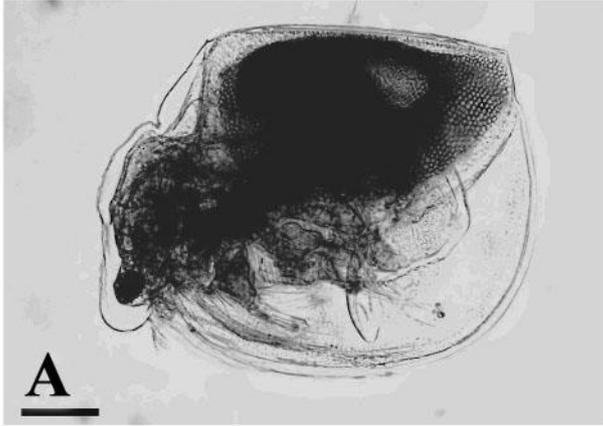


Рис. 5. *Ceriodaphnia rotunda* (Straus, 1820), эфиппиум из канала озера Светец, Владимирская область.

А— вид эфиппия сбоку.

Б— его дорсальная часть, вид сбоку.

В— дорсальная часть, вид сбоку.

Г— центральная часть.

Д— скульптура задней части.

Е— вентральная часть.

Масштабная линейка: 0,1 мм для А; 0,01 мм для Б-Е.

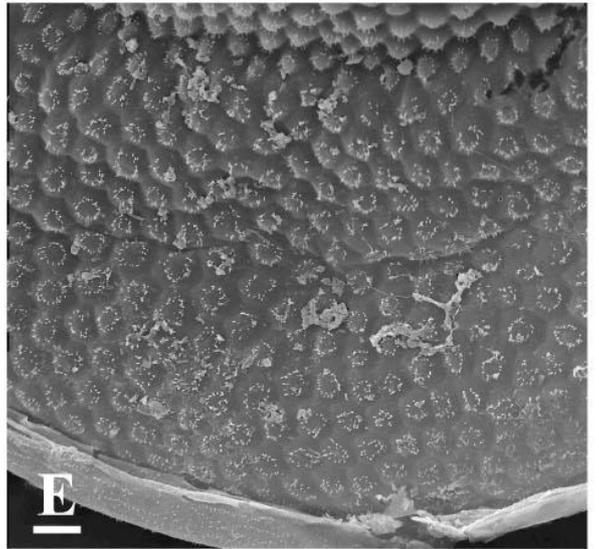
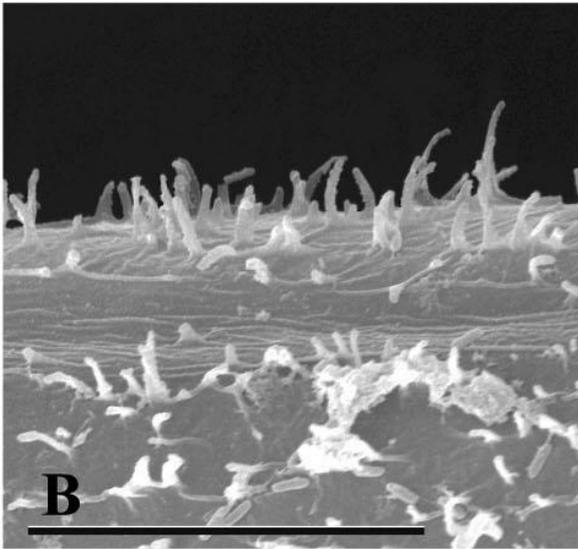
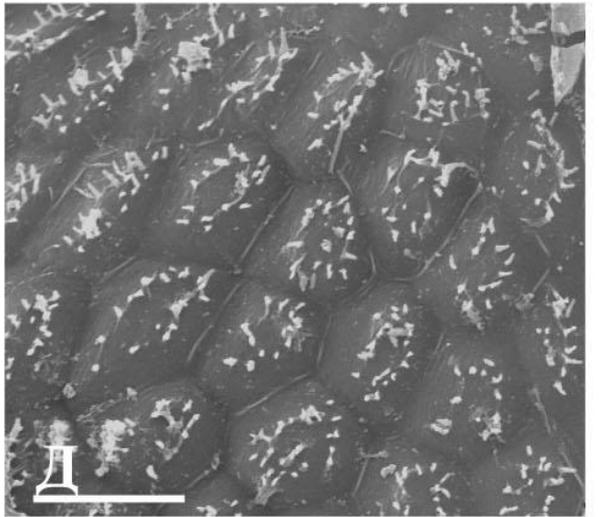
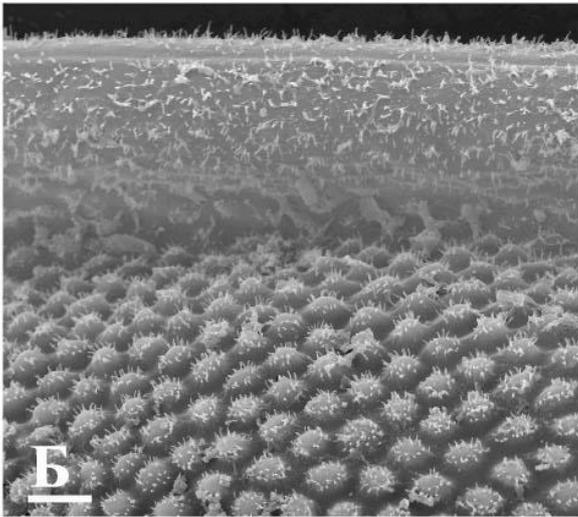
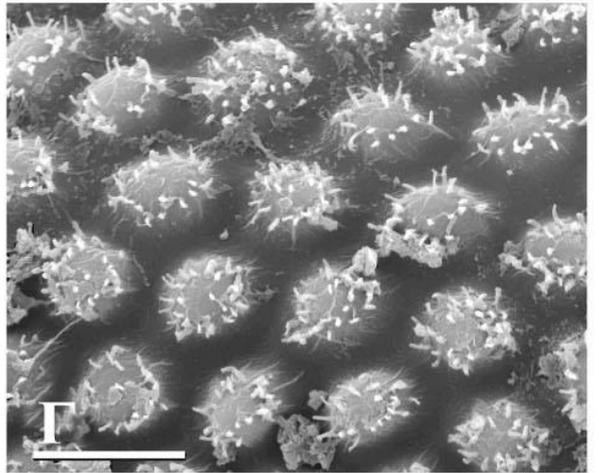
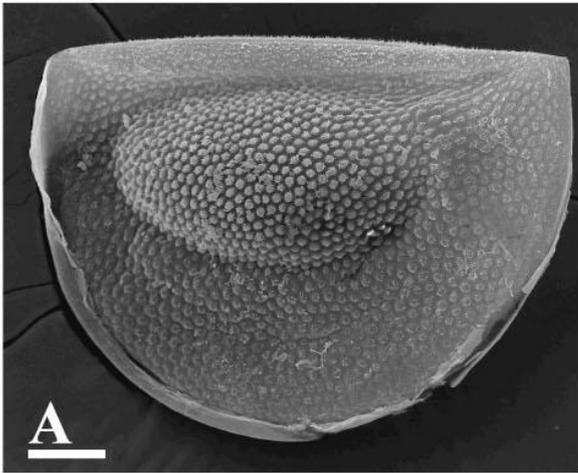


Рис. 6. *Ceriodaphnia rotunda* (Straus, 1820), эфиппидальная самка из канала озера Светец, Владимирская область.

А—общий вид.

Б–В— эфиппиум в эфиппидальной самке.

Г— разделенный эфиппиум.

Масштабная линейка: 0,1 мм.

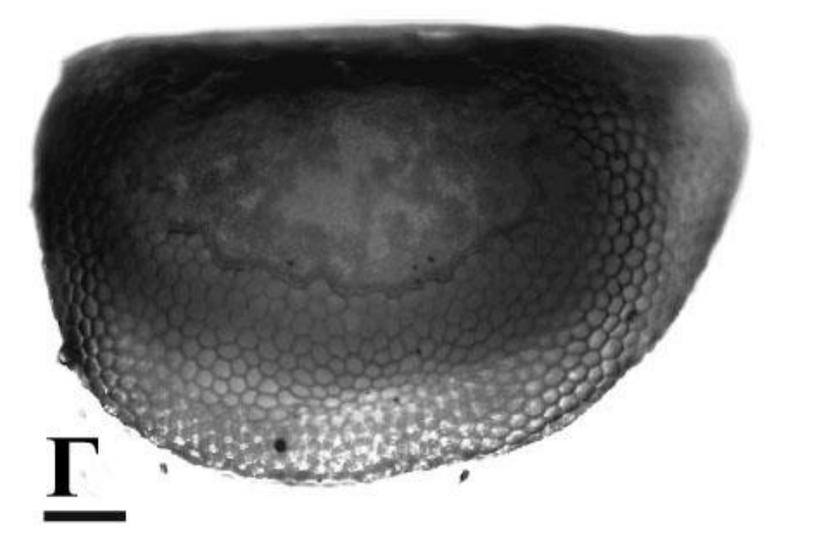
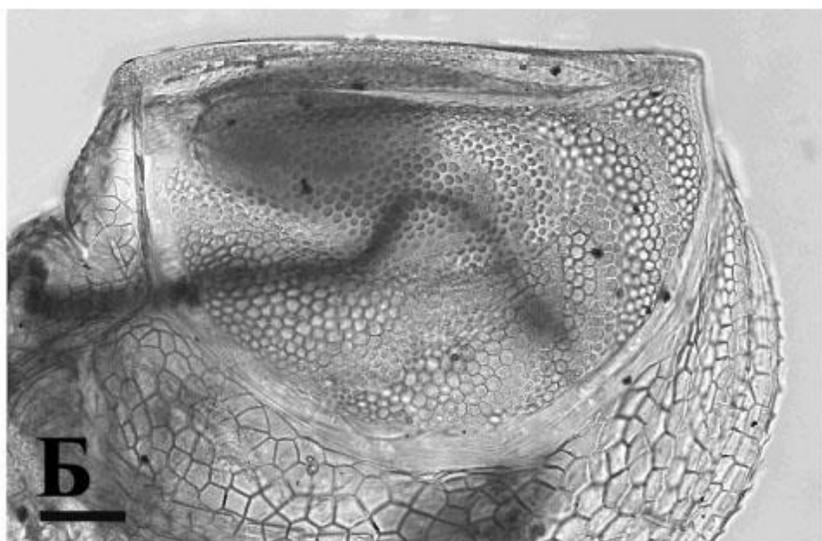
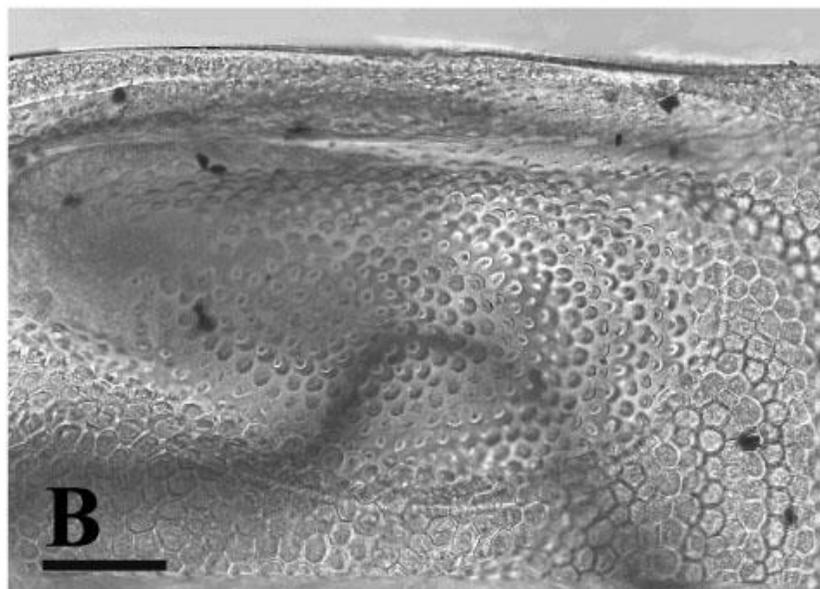
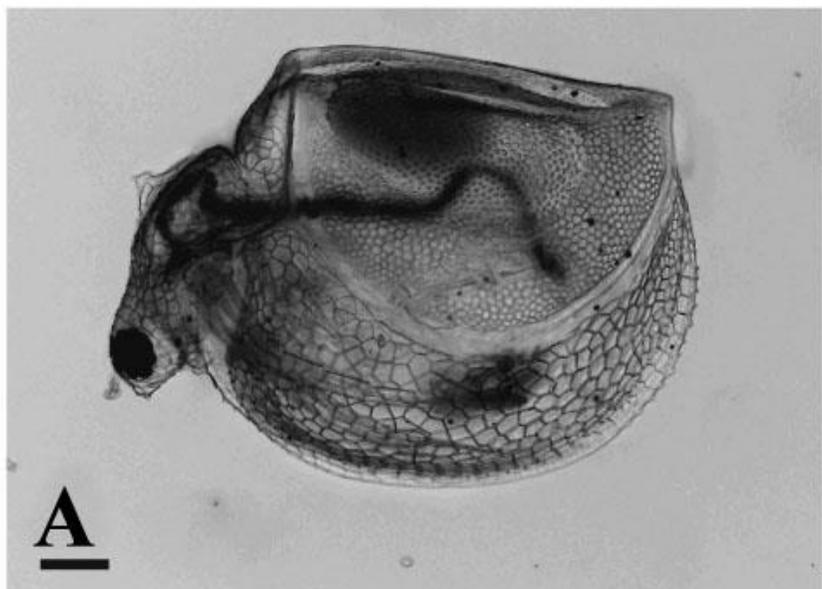


Рис. 7. *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Müller, 1785), эфиппидальная самка из озера Дубровское, Дарвинский заповедник, Вологодская область.

А, вид самки сбоку.

Б— латеро-дорсальный вид эфиппиума.

В— дорсальный вид.

Г— фрагмент дорсальной части эфиппиума, дорсальный вид.

Д— скульптура эфиппиума.

Е–Ж— скульптура центральной части.

З— задне-брюшная часть эфиппиума.

Масштабная линейка: 0,1 мм для А–В, 0,01 мм для Г–З.

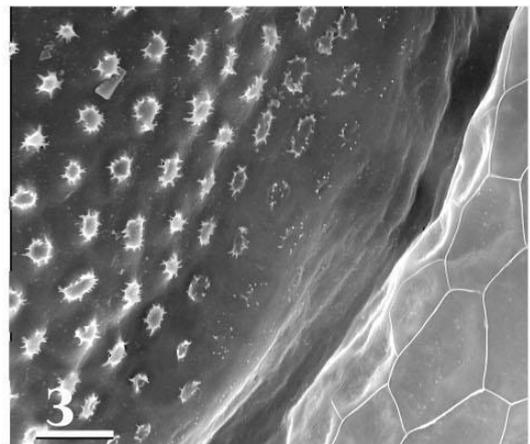
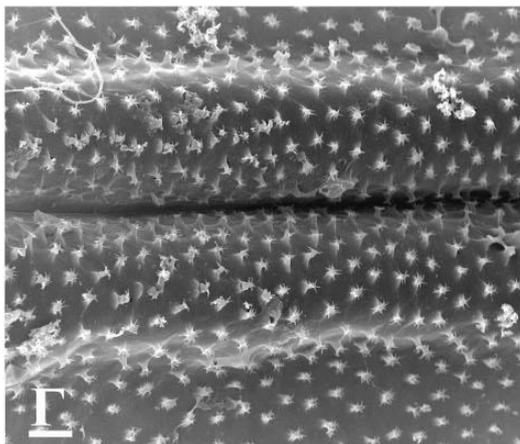
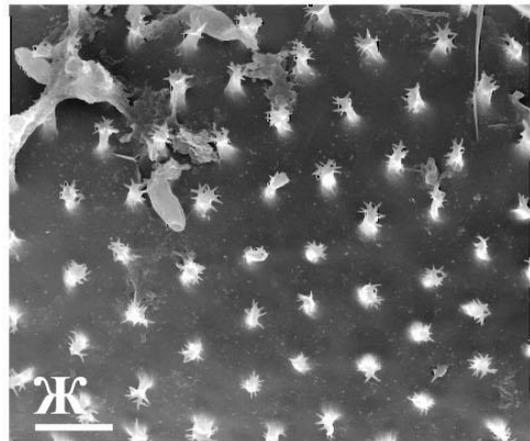
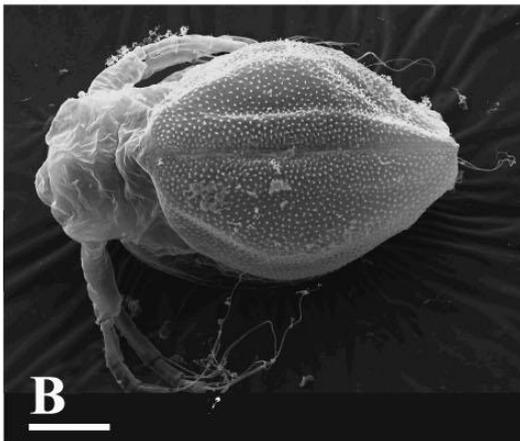
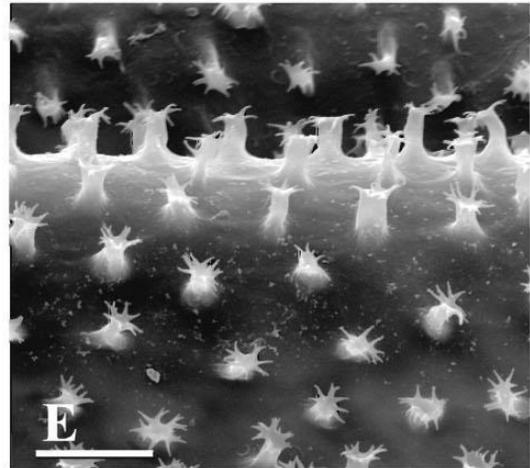
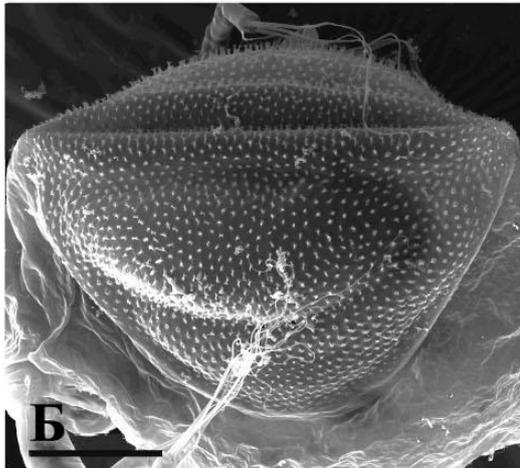
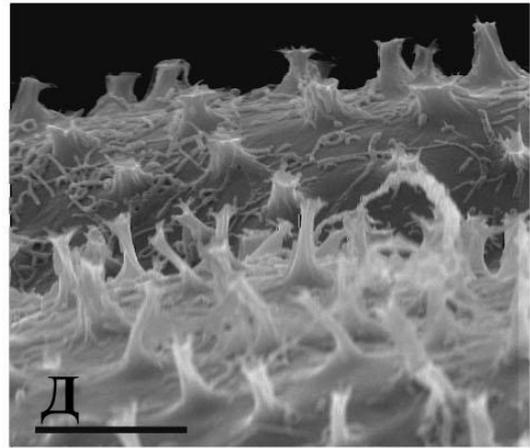
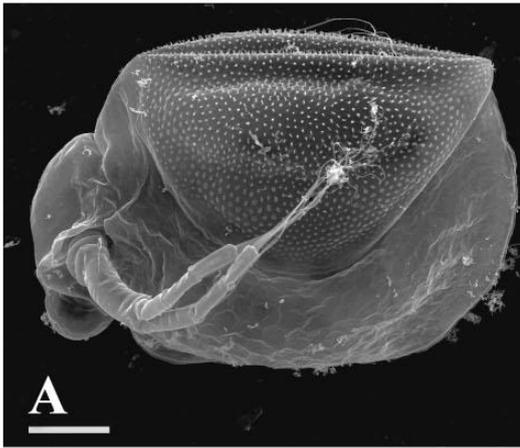


Рис. 8. *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Müller, 1785), эфиппидальная самка из торфяных карьеров возле деревни "Васютино", Подмосковье.

А–Б– эфиппидальная самка с одним яйцом в эфиппидиуме, вид сбоку.

В– разделенный эфиппидиум.

Г–Е– открытый эфиппидиум, яйцо удалено, дорсальная и брюшная части.

Масштабная линейка: 0.1 мм.

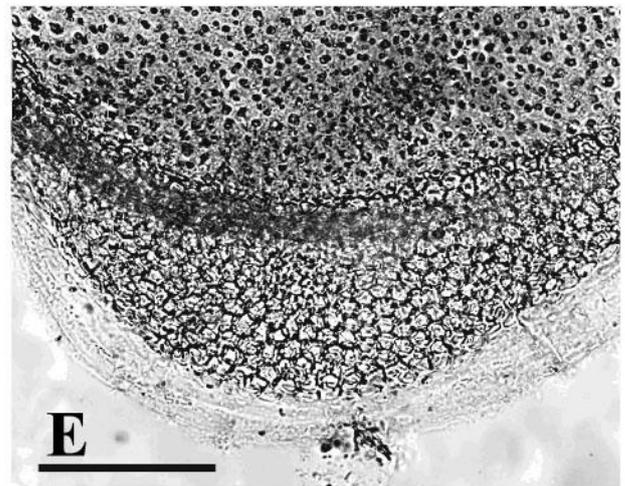
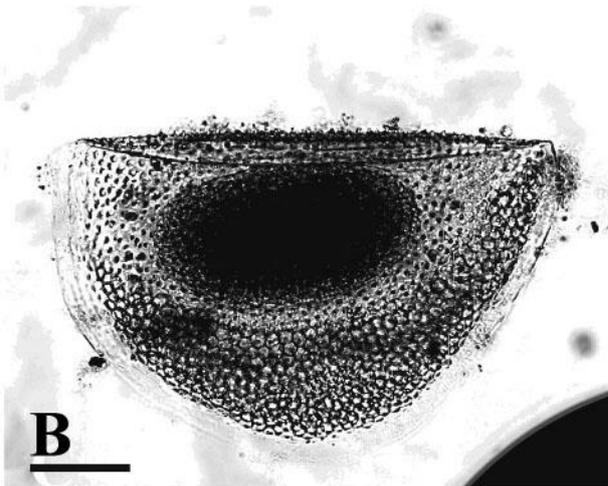
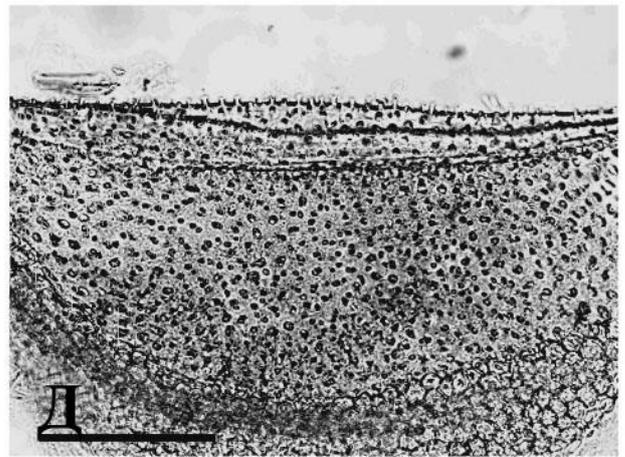
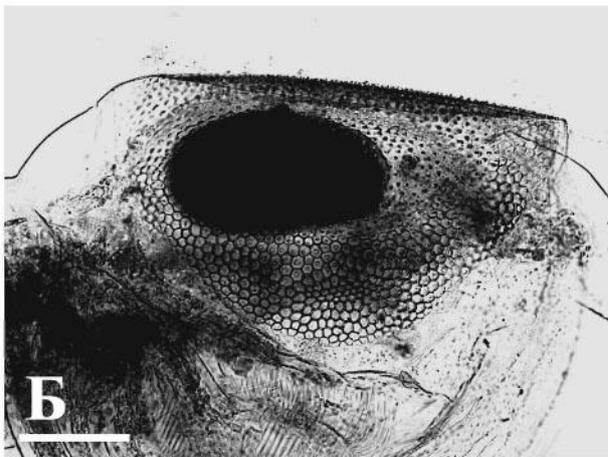
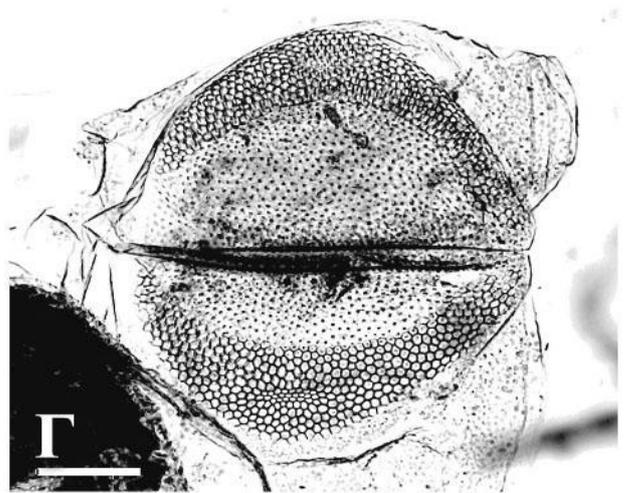


Рис. 9. *Ceriodaphnia pulchella* Sars, 1862, эфиппидальная самка из пруда на стадионе завода АЗЛК возле станции метро "Текстильщики", г. Москва.

А— вид самки сбоку.

Б— дорсальный вид эфиппиума.

В— передне-боковой вид.

Г— фрагмент дорсальной части эфиппиума.

Д— вид сбоку, скульптура его центральной части.

Е— задне-брюшная часть эфиппиума.

Масштабная линейка: 0,1 мм для А–В; 0,01 мм для Г–Е.

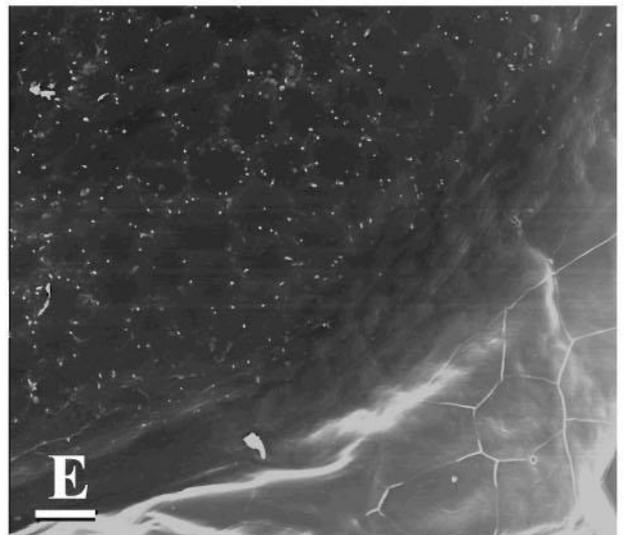
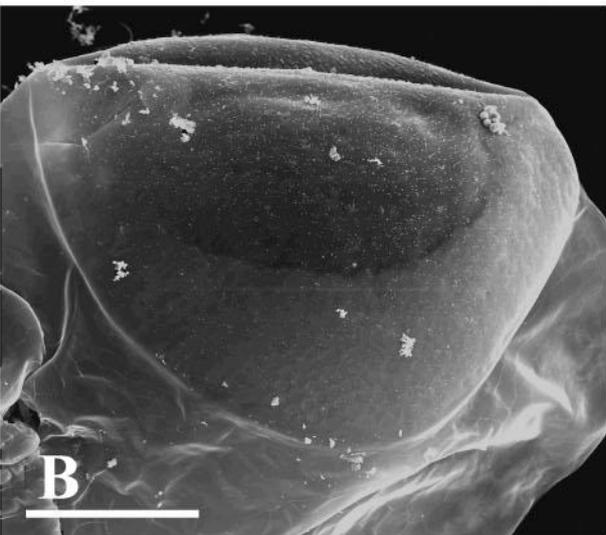
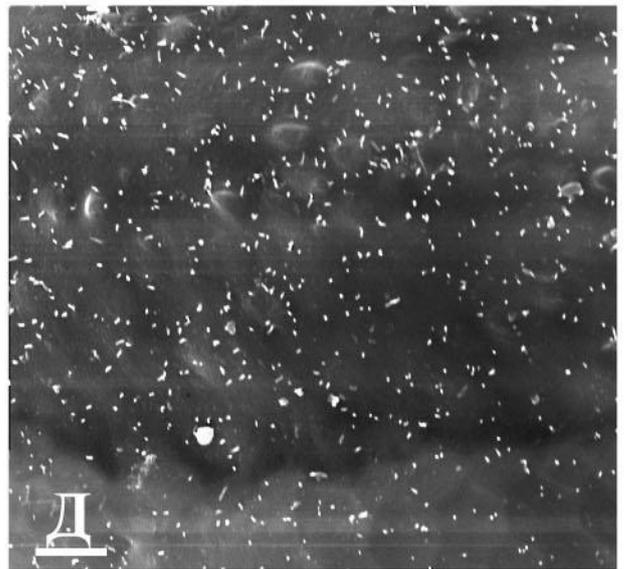
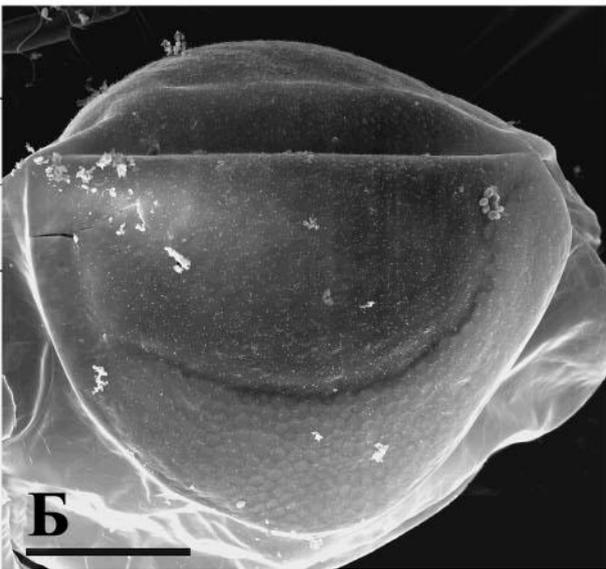
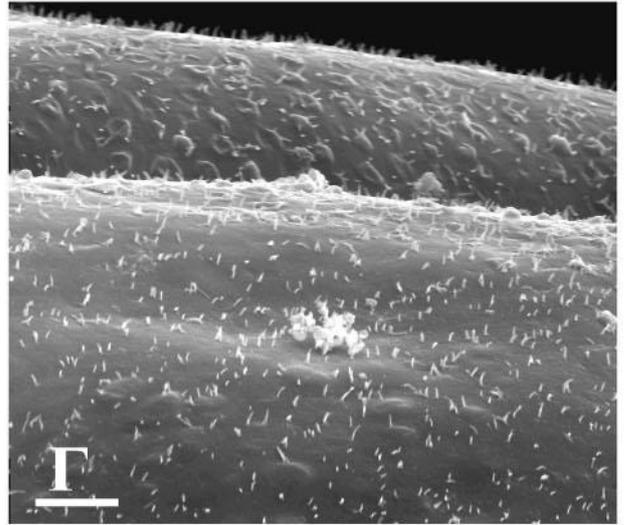
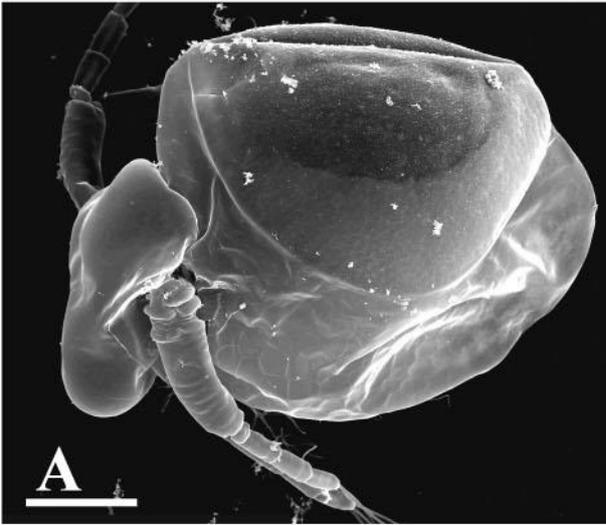


Рис. 10. *Ceriodaphnia pulchella* Sars, 1862, эфиппидальная самка из пруда на стадионе завода АЗЛК возле станции метро "Текстильщики", г. Москва.

А–Б– эфиппидальная самка с одним яйцом в эфиппидеуме, вид сбоку.

В–Г– открытый эфиппидеум.

Д–Е– дорсальная и брюшная части.

Масштабная линейка: 0.1 мм.

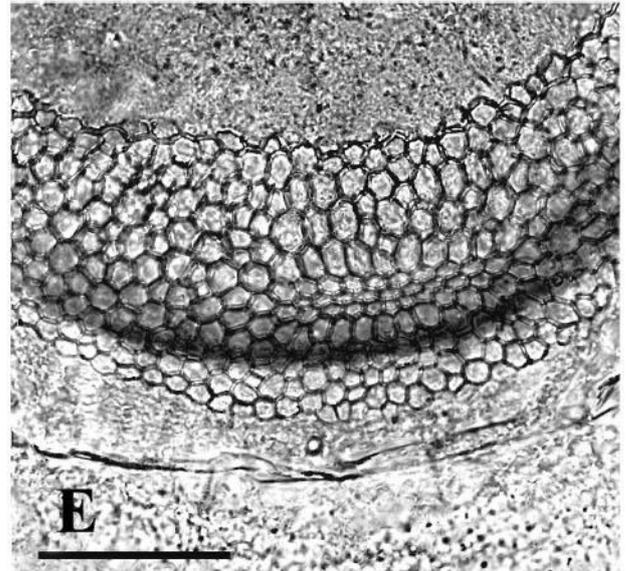
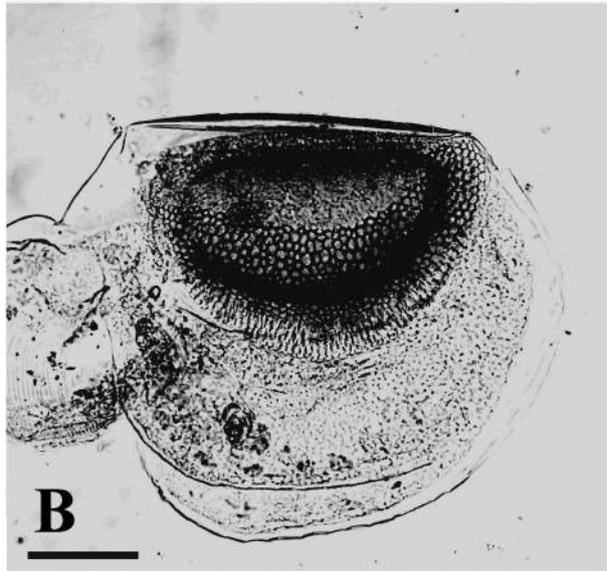
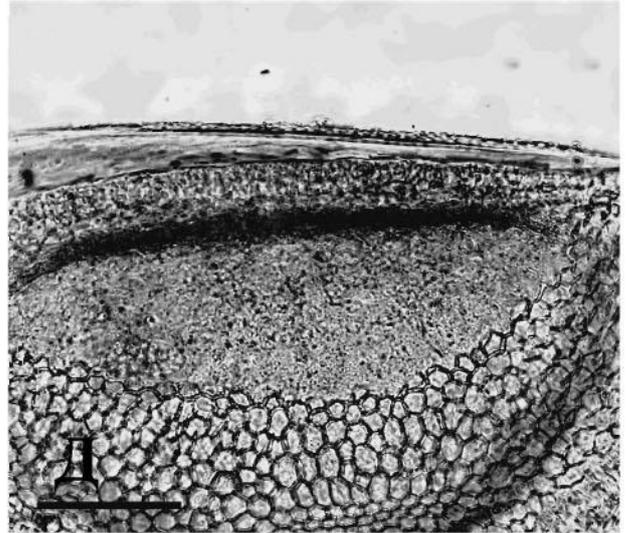
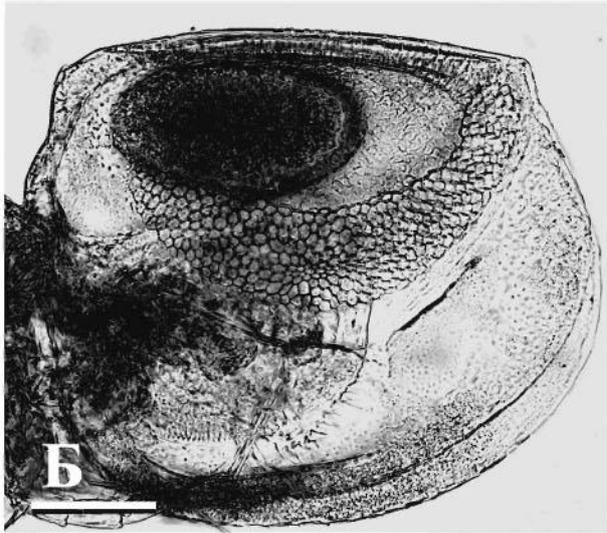
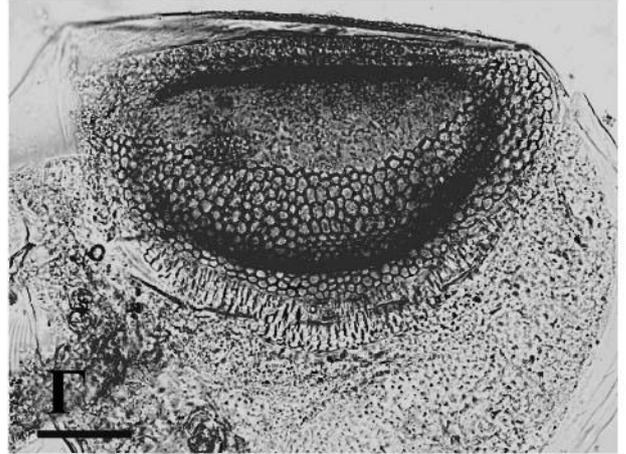
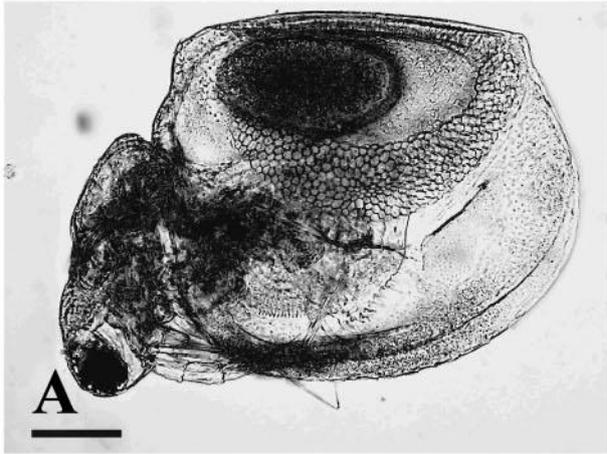


Рис. 11. *Ceriodaphnia reticulata* (Jurine, 1820), эфиппидальная самка из Череповецкого водохранилища, Вологодская область.

А— вид самки сбоку.

Б— дорсо-латеральный вид эфиппиума.

В— латеральный вид.

Г— фрагмент дорсальной части эфиппиума, вид сбоку.

Д–Е— скульптура центральной части.

Масштабная линейка: 0,1 мм для А–С; 0,01 мм для Д–Е.

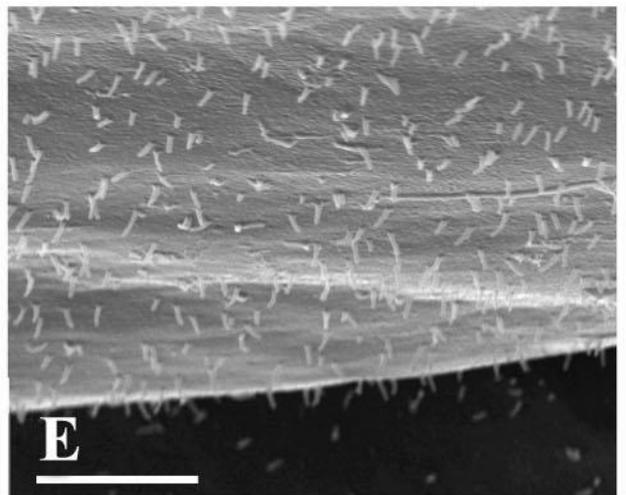
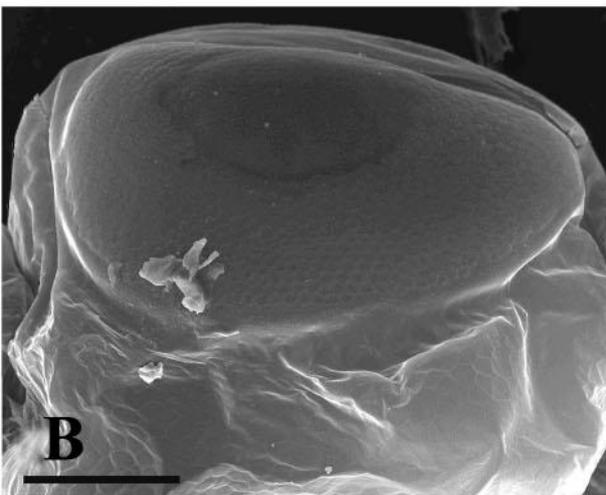
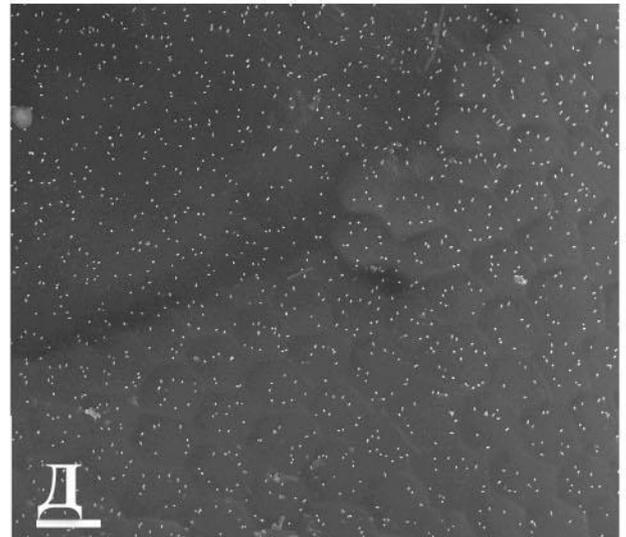
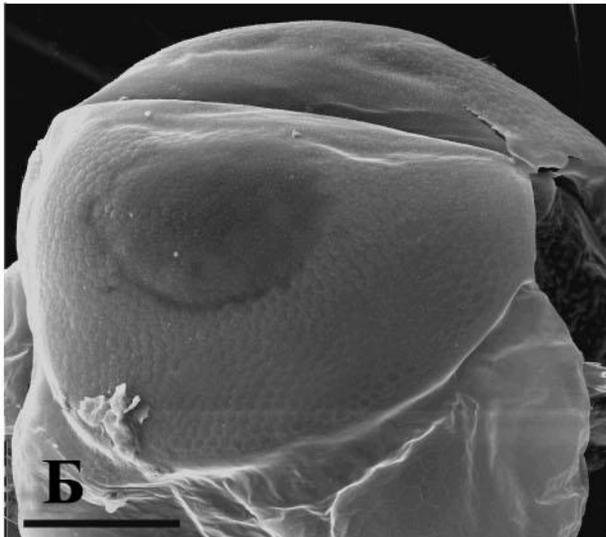
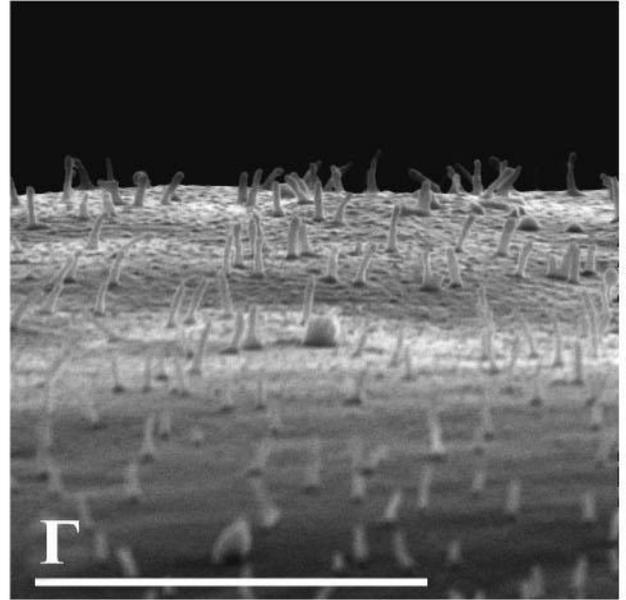
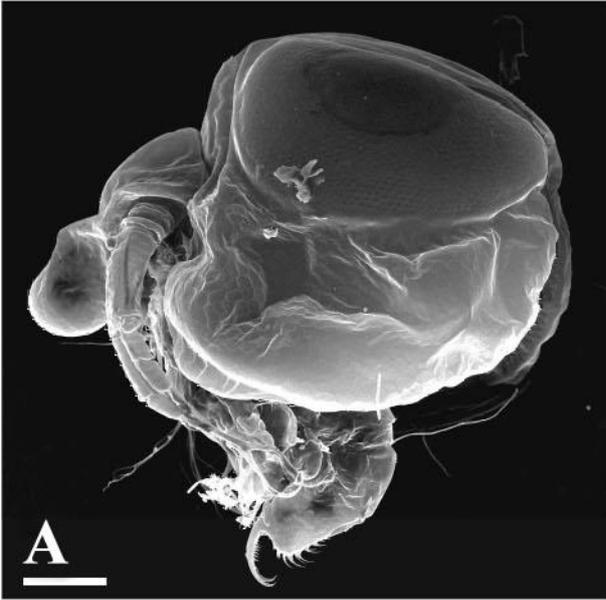


Рис.12. *Ceriodaphnia reticulata* (Jurine, 1820), эфиппидальная самка из Череповецкого водохранилища, Вологодская область.

А–Б– эфиппидальная самка с одним яйцом в эфиппидиуме, вид сбоку.

В–Г– открытый эфиппидиум.

Д–Е– дорсальная и брюшная части.

Масштабная линейка: 0,1 мм.

