

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ ИМ. А.Н. СЕВЕРЦОВА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

ЖАРОВ АНТОН АЛЕКСАНДРОВИЧ

**СТРУКТУРА И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ТАФОЦЕНОЗОВ
МАЛЫХ ВОДОЕМОВ**

03.02.10 – “гидробиология”

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
член-корреспондент РАН, профессор РАН, д.б.н., г.н.с. ИПЭЭ РАН
Котов Алексей Алексеевич

Москва–2021

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ	12
БЛАГОДАРНОСТИ	15
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	16
История изучения субфоссильных остатков растений и животных в отложениях болот и озер в России	16
Предпосылки к изучению озерных и торфяных отложений.....	16
Зарождение палеолимнологии и ее биоценологических методов.....	17
Развитие палеолимнологических методов и накопление знаний о прошлом экосистем континентальных водоемов.....	21
Апогей и угасание палеолимнологических работ в СССР и постсоветской России.....	23
Характеристика некоторых групп организмов, остатки которых встречаются в донных отложениях, с тафономическими комментариями	26
Диатомовые водоросли.....	27
Десмидиевые водоросли.....	30
Зеленые водоросли.....	31
Раковинные амебы.....	32
Губки.....	33
Мшанки.....	35
Хирономиды.....	37
Хаобориды и цератопогониды.....	38
Ракушковые ракообразные, или Остракоды.....	39
Ветвистоусые ракообразные.....	40
Тафоценоз водоема как «кривое зеркало» водных экосистем	44
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ	48
Районы исследований.....	48
Отбор наилок.....	49
Отбор колонок отложений.....	50
Хранение и камеральная обработка образцов.....	52
Приготовление микропрепаратов для анализа.....	52
Идентификация и количественный учет субфоссильных остатков.....	52
Дизайн отдельных исследований и критерии выбора водоемов.....	60

ГЛАВА 3. ПРЕДСТАВЛЕННОСТЬ ФАУНЫ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ТАФОЦЕНОЗАХ МАЛЫХ ВОДОЕМОВ СТЕПЕЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РФ ..	65
ГЛАВА 4. ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЗООГЕННЫХ ОСТАТКОВ В ТАФОЦЕНОЗЕ	74
ГЛАВА 5. НЕПРОПОРЦИОНАЛЬНАЯ ПРЕДСТАВЛЕННОСТЬ СКЕЛЕТНЫХ КОМПОНЕНТОВ В ТАФОЦЕНОЗАХ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ	81
ГЛАВА 6. СРАВНЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ДВУХ МЕТОДОВ КОЛИЧЕСТВЕННОГО УЧЕТА ОСТАТКОВ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ.	91
ГЛАВА 7. ВЫЯВЛЕНИЕ ЛОКАЛЬНЫХ ТИПОВ ТАФОЦЕНОЗОВ НА ПРИМЕРЕ ВОДОЕМОВ РУЗСКОГО И ШАТУРСКОГО РАЙОНОВ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ	98
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	108
ВЫВОДЫ	111
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	112
ПРИЛОЖЕНИЕ.....	147

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования и степень её разработанности.

В последние десятилетия палеоэкология стала одним из магистральных направлений биологических наук (Brenchley et al., 1998; Smol et al., 2001; Vegas-Vilarrubia et al., 2011; Napier et al., 2020). Исследованиями в области исторической биоценологии охвачен, главным образом, временной отрезок последних 11–12 тыс. лет, соответствующий эпохе голоцена. Такая ситуация связана с наибольшей доступностью и наилучшей сохранностью отложений этой эпохи по сравнению с более ранними периодами. Именно в этот период, по всей видимости, происходили процессы, окончательно сформировавшие современные экосистемы (Bradbury et al., 1994; Robinson, Parsons, 2002), поэтому данные об их прошлом представляют непосредственный интерес для понимания их структуры и функционирования в настоящем.

Большинство исследователей связывает изменения экосистем в голоцене с климатическими изменениями, в том числе с последствиями таяния ледника на рубеже голоцена и плейстоцена (Yu, 2000; Thiagarajan et al., 2014). Кроме того, именно в голоцене происходило становление человеческого общества, хозяйственная деятельность которого изменяла облик населенных территорий, их флору и фауну (Cooke et al., 2017; Bajard et al., 2018; Garcin et al., 2018, Rothacker et al., 2018). Антропогенное преобразование экосистем стало заметным уже в начале второй половины голоцена и далее только возрастало – вплоть до настоящего времени (Jones et al., 2016). Среди наиболее ранних антропогенных изменений биогеоценозов можно упомянуть, например, примитивноземледельческую дефляцию (выдувание и развеивания ветром частиц рыхлых горных пород вследствие нарушения растительного покрова) (Дарлинг, 1972), введение в культуру некоторых растений (Olsson, 2018), деградацию вечнозеленых лесов в Средиземноморье (Кларк, 1953), а также обширную пастбищную дигрессию растительных сообществ на Русской равнине (Динесман, 1977).

Озера, являющиеся естественными аккумуляторами разнообразного органического и неорганического материала, формируют на своем дне толщи отложений – своеобразные летописи, вмещающие свидетельства о множестве разномасштабных биотических и абиотических процессов, происходивших как в них самих, так и в их окружении. Палеолимнология объединяет множество методов и направлений, связанных с исследованием истории современных и уже исчезнувших водных экосистем. Эта в целом биологическая дисциплина сочетает в себе черты экологии, географии и палеонтологии. Любой биогеоценоз, подобно живому организму, рождается, преобразуется в ходе своего

развития и, в конечном итоге, умирает. Задачей палеолимнологии является реконструкция этих процессов с точки зрения биологии, геологии, географии и иных областей естествознания.

Современная палеолимнология имеет в своем арсенале разнообразные методы. Геохимические исследования озерных отложений позволяют судить о различных геологических процессах, происходивших на прилежащих к водоему территориях (например, эрозии почв (Hubay et al., 2018)), выявлять следы извержений вулканов (Watson et al., 2016), пожаров и иных природных катастроф (Andronikov et al., 2018). Определение содержания в отложениях хлорофиллов или иных биогенных пигментов используется для выявления трофических изменений в водоеме (Das et al., 2005; Michelutti et al., 2010), а также антропогенного загрязнения (Rybak, 1986).

Отдельную группу составляют методы, основанные на анализе остатков живых организмов, содержащихся в донных отложениях (Smol et al., 2001, 2002) и формирующих своеобразные “сообщества” – тафоценозы (“комплексы захороненных трупов” по Жерихину и др., 2008). Остатки представителей отдельных “индикаторных” групп используют в качестве инструмента для проведения реконструкций динамики абиотических факторов среды, например, изменений климата и ландшафта. Наиболее известны такие методы анализа, как диатомовый, кладоцерный, хирономидный, остракодный. При таком анализе исследователи определяют видовой состав остатков представителей соответствующей группы в колонке донных отложений и отслеживают его изменение в разных слоях. Поскольку в большинстве случаев такие исследования базируются на анализе остатков лишь одной или немногих групп организмов, общий состав биоты, населявшей водоем в разные периоды его существования, остается неизвестным, при том, что в отложениях присутствуют остатки представителей самых разных таксонов и в весьма разнообразных пропорциях (Smirnov, 2018).

Между тем, исследование исчезнувших экосистем в целом, а также изучение истории развития ныне существующих водных сообществ, имеет самостоятельное значение, поскольку все живые сообщества, и водные в частности, развиваются по определенным сценариям и закономерным образом отвечают на изменения среды. Выявление таких сценариев может иметь прогностическую ценность, однако для таких целей необходим комплексный подход, т.е. учет остатков представителей возможно большего числа таксонов и, в итоге, анализ структуры и временной динамики тафоценоза, а также биотических и абиотических факторов, влияющих на его формирование.

Впервые такой подход был предложен Н.В. Кордэ (1960), которая, будучи альгологом, при анализе озерных отложений учитывала остатки всех групп водорослей и

отдельных групп беспозвоночных, и указывала при этом на необходимость учитывать вообще все определимые остатки живых организмов хотя бы на уровне крупных таксонов, то есть анализировать тафоценоз в целом. Эта идея была реализована Н.Н. Смирновым (2010), предложившим трехуровневую систему учета остатков водорослей и беспозвоночных. Три уровня анализа различаются степенью таксономической детализации, а также тем, какие именно группы остатков следует учитывать на каждом из них. Такой подход, в отличие от анализа отдельных таксонов или комбинации немногочисленных таксонов (так называемых “multi-проху” исследований), дает представление о составе всего тафоценоза. Он позволяет выявить в последнем доминирующие, субдоминантные и третьестепенные группы, оценить долю остатков представителей каждой из них в тафоценозе.

Как и при анализе, использующем узкоспециализированные монотаксономические методы, изменения состава и соотношения групп в колонках отложений при таком подходе могут быть интерпретированы как реакции сообществ на изменение тех или иных факторов среды. При этом комплексный подход потенциально может дать гораздо больше материала для реконструкции структуры и динамики экосистем и экстраполяции ее на изменения ландшафта, климата, влияние хозяйственной деятельности и иной антропогенной нагрузки. Однако, ввиду пока недостаточной апробации комплексного подхода, утверждать, что этот метод имеет априори большой потенциал для исследования их динамики, было бы преждевременно.

Известно, что не все группы водных организмов оставляют в отложениях остатки, способные сохраняться на протяжении длительного времени (десятков, сотен и тысяч лет). Таким образом, тафоценозическая картина, даже при самом тщательном анализе остатков, всегда будет оставаться неполной. Ее качественное и количественное несоответствие первоначальному биоценозу было неоднократно продемонстрировано многими авторами на различных группах животных и растений (Davidson et al., 2007; Kattal et al., 2007; Nykanen et al., 2009). Однако если некоторые попытки изучить степень соответствия тафоценоза материнскому биоценозу, от которого он произошел, были сделаны для крупных озер, структура и особенности формирования тафоценозов небольших водоемов ранее никогда не становились объектом специального исследования. Кроме того, для многих групп-палеоиндикаторов исследования их представленности в озерных отложениях ограничивались сопоставлением качественного и количественного состава субфоссильных комплексов и сборов “живого” материала, без каких-либо попыток выяснить причины обнаруживаемых несоответствий. Между тем, использование любых организмов в качестве палеоиндикаторов без знания и учета их тафономических

свойств, на наш взгляд, подобно эксплуатации технических приспособлений без предварительного прочтения инструкции, под руководством одной лишь интуиции. Такой подход чреват неправильным использованием инструмента и, соответственно, получением неудовлетворительных результатов деятельности. При этом в отличие от ситуации с более древними палеонтологическими материалами и организмами, тафономические особенности представителей фауны и флоры, встречающихся в отложениях позднечетвертичных водоемов, а также закономерности их интеграции в летопись отложений могут быть подробно изучены путем наблюдения *in situ*, а также с помощью экспериментов.

Цель работы:

Выявить особенности формирования тафоценозов небольших водоемов Северной Евразии, изучить их структуру и соответствие материнским сообществам.

Для достижения этой цели были сформулированы следующие **задачи**:

1. Сравнить состав водных беспозвоночных, представленных в водоеме, с составом зоогенных остатков в донных отложениях на примере небольших и биотопически однородных водоемов.
2. Сравнить тафоценозы разнотипных малых водоемов с таковыми крупных озер.
3. Определить, насколько равномерно распределяются по площади дна водоема остатки представителей его биоты, если в разных частях водоема существуют разные биотопы и сообщества.
4. Сравнить тафоценозы разнотипных водоемов нескольких регионов и выяснить, возможно ли на основе анализа субфоссильных остатков в донных отложениях осуществлять типизацию водоемов.
5. Выяснить, насколько полно представлены различные части экзоскелетов у разных видов ветвистоусых ракообразных в тафоценозах.
6. Оценить применимость и эффективность двух методов количественного учета субфоссильных остатков ветвистоусых ракообразных в донных отложениях – по общему числу остатков и по минимальному числу обнаруженных особей.

Научная новизна

1. Впервые методом трехуровневого альго-зоологического анализа, предложенного Н.Н. Смирновым и применяемого ранее в основном для анализа отложений крупных озер, исследованы рецентные тафоценозы малых водоемов. Обнаружено, что тафоценозы

небольших и неглубоких водоемов отличаются от озерных тафоценозов, в том числе, более высоким содержанием остатков раковинных амеб.

2. Показано, что в некоторых случаях при применении стандартной методики обработки материала остатки представителей некоторых групп (*Anostraca*, *Notostraca*, “*Conchostraca*”, *Daphniidae* и *Moinidae*) в отложениях не выявляются, при очевидном присутствии данных организмов в водоеме. Под “стандартной” здесь понимается методика трехуровневого анализа образцов донных отложений, не подвергавшихся предварительной химической или механической обработке (щелочной дефлокуляции, просеиванию, промыванию и т.п.).

3. На примере водоема с простейшей морфометрией котловины и отсутствием выраженных течений, показано, что остатки ряда групп беспозвоночных могут захораниваться преимущественно вблизи зон их продукции, что делает тафоценоз водоема пространственно неоднородным.

4. Установлено, что ассоциации ветвистоусых ракообразных малых водоемов могут иметь территориальный характер, что, судя по всему, связано с региональными химическими особенностями почв и грунтовых вод.

5. Впервые на основе литературных данных и оригинальных наблюдений составлен обзор известных и прогнозируемых (на основе косвенных данных) тафономических свойств основных групп пресноводных беспозвоночных, наиболее часто встречающихся в донных отложениях.

6. Впервые подробно исследована представленность разных компонентов экзоскелета у различных видов ветвистоусых ракообразных в тафоценозах.

7. Впервые проведено сравнение и оценка применимости двух разных методик количественного учета субфоссильных остатков ветвистоусых ракообразных.

Теоретическая и практическая значимость работы

1. Работа открывает перспективы создания типологии видовых ассоциаций ветвистоусых ракообразных и их приуроченности к водоемам с определенными локальными абиотическими условиями по их остаткам в наилках.

2. Выявлено закономерное увеличение относительного обилия субфоссильных раковинных амеб (ризопод) в отложениях небольших и неглубоких водоемов по сравнению с таковым в крупных и глубоких озерах, что связано, по всей видимости, с разным соотношением объема котловины водоема и площади его дна. Это позволяет судить о глубине исследуемого палеоводоема с априори неизвестными характеристиками, и ее динамике во времени.

3. Показано, что существуют устойчивые ассоциации таксонов беспозвоночных, которые могут быть выявлены путем комплексного анализа субфоссильных остатков в донных отложениях. При этом сходные ассоциации обнаруживаются как в рецентных, так и в древних тафоценозах. Выявление устойчивых ассоциаций, существующих в современных водоемах с разными характеристиками, позволяет, по крайней мере, в общих чертах, реконструировать древние биоценозы.

4. Показано, что метод группового альго-зоологического анализа рецентных тафоценозов может быть использован в качестве экспресс-метода оценки состава биоценозов современных озерных экосистем, поскольку в любой точке водоема имеет место частичное перемешивание остатков организмов, продукция которых происходит в разных частях акватории. При этом для получения наиболее полного списка групп и видов гидробионтов мы рекомендуем проводить отбор нескольких проб, как в глубинной, так и в мелководной частях водоема.

5. Наблюдения, касающиеся седиментационных и тафономических особенностей разных групп и видов гидробионтов, могут быть использованы для уточнения интерпретации проводимых палеорекоstructions. Полученные в работе выводы могут быть использованы при написании методических пособий по палеолимнологическому анализу, а также при проведении специальных курсов палеолимнологии и палеоэкологии для студентов ВУЗов.

Методология и методы исследования

В данной работе использован комплексный подход к изучению остатков живых организмов в донных отложениях континентальных водоемов, позволяющий получить максимальное количество информации о составе тафоценоза и, соответственно, “отраженных” в последнем материнских сообществах водоема. Основным используемым методом является трехуровневый комплексный альго-зоологический анализ по схеме, предложенной Н.Н. Смирновым. Этот метод подразумевает тотальный (не избирательный) учет всех идентифицируемых до некоторого таксономического ранга остатков водорослей и водных беспозвоночных таким образом, чтобы в конечном итоге можно было оценить долю участия в тафоценозе любой представленной в нем группы организмов. Полный состав тафоценоза (за исключением пыльцы, спор, семян и остатков вегетативных частей макрофитов) документировали в протоколе анализа, а полученные данные по относительному обилию различных групп анализировали статистическими методами (кластерный анализ, анализ главных компонент, дисперсионный анализ

ANOVA). Выявленные закономерности в обязательном порядке подвергали оценке достоверности общепринятыми статистическими методами.

Положения, выносимые на защиту

1. Получаемые в результате анализа тафоценозов водоемов численные данные по обилию различных групп и видов неправомерно экстраполировать на их соотношения в исходных материнских сообществах. Тем не менее, они могут иметь диагностическое значение при проведении палеореконструкций.

2. Комплексный подход к исследованию биологических остатков в донных отложениях водоемов позволяет выявлять закономерности формирования таких тафоценозов, а также получать новые палеомаркеры, способные дополнить и уточнить результаты “частных” палеолимнологических методов.

Соответствие паспорту научной специальности

Поскольку тафоценоз водоема может быть рассмотрен как своеобразная “экологическая группировка гидробионтов”, данная диссертация соответствует паспорту специальности 03.02.10 – “гидробиология”, а именно П. 4 (“Изучение сообществ гидробионтов (гидробиоценозов), их видовой структуры и разнообразия, межпопуляционных отношений как основы стабильности видового состава и функционирования биоценоза”) и П. 6 (“Изучение биогеографических аспектов распределения гидробионтов в водоемах разных типов на континентах (биолимнология) и в океанах (биоокеанология)”).

Личный вклад соискателя

Исследования, представленные в рамках данной диссертационной работы, были спланированы и выполнены соискателем. Это относится ко всем этапам исследований, включая отбор проб, их подготовку и микроскопию, анализ и обобщение полученных данных, подготовку полученных материалов к публикации. Статистический анализ результатов, а также их графическое оформление, были выполнены соискателем под руководством и согласно рекомендациям А.А. Котова, а также А.В. Чабовского и Б.Ф. Хасанова (ИПЭЭ РАН).

Степень достоверности и апробация результатов

Несмотря на то, что к настоящему моменту метод трехуровневого альго-зоологического анализа донных отложений не нашел широкого применения в мировой

палеолимнологической практике, он хорошо теоретически обоснован. Все наиболее значимые данные, полученные с применением этого метода, подвергались оценке достоверности и статистическому анализу по общепринятым методикам. Все статьи, в которых отражены основные положения работы, прошли рецензирование отечественными и зарубежными специалистами-гидробиологами и палеолимнологами, и опубликованы в журналах, представленных в международных базах Web of Science и Scopus. Основные результаты работы были доложены на XX Симпозиуме по Cladocera (28 сентября – 3 октября 2014 г., г. Леднице, Чехия), Международной конференции, посвященной 50-летию Совместной Российско-Монгольской Комплексной Биологической Экспедиции РАН и АНМ (23-25 октября 2019 г., г. Москва, Россия), V Международной научной конференции “Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды” (12–17 сентября 2016 г., г. Минск, Белоруссия), IV Всероссийской научной конференции (с международным участием) “Динамика современных экосистем в голоцене” (17–20 октября 2016 г., г. Пущино, Россия), III Международной конференции “Актуальные проблемы планктонологии” с таксономическим тренингом для молодых ученых (24–28 сентября 2018 г., г. Зеленоградск, Россия), Всероссийской конференции с международным участием “Экология водных беспозвоночных”, посвященная 110-летию Ф.Д. Мордухай-Болтовского (9–13 ноября 2020, пос. Борок, Россия), а также ряде коллоквиумов лаборатории экологии водных сообществ и инвазий ИПЭЭ РАН и межлабораторных коллоквиумов ИПЭЭ РАН (с приглашением сотрудников Московского Государственного Университета им. М.В. Ломоносова и Приволжского (Казанского) Государственного Университета).

Структура и объем диссертации

Содержание диссертации изложено на 148 страницах машинописного текста. Работа состоит из введения, списка работ, опубликованных по теме диссертации, благодарностей, семи глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Библиографический список содержит 379 источников, в том числе 314 – на иностранных языках. Текст проиллюстрирован 20 рисунками и снабжен семью таблицами в тексте и одной большой таблицей в Приложении.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки Российской Федерации:

1. Смирнов, Н.Н. Изменение зооценоза Озера Кроноцкое в конце голоцена / Н.Н. Смирнов, **А.А. Жаров**, Э.И. Извекова, Г.Н. Маркевич // Доклады Академии Наук. – 2013. – Т. 453. – № 6. – С. 710–714.

2. **Жаров, А.А.** Тафоценозы эфемерных водоемов степной зоны Европейской части России по данным альго-зоологического анализа рецентных отложений / **А.А. Жаров**, А.А. Котов // Известия РАН. Серия биологическая. – 2017. – № 3. – С. 312–321.

3. **Жаров, А.А.** Пространственная неоднородность тафоценоза озера Кендур (Московская область, Российская Федерация) по данным комплексного зоологического и кладоцерного анализа / **А.А. Жаров**, Б.Ф. Хасанов, А.А. Котов // Зоологический журнал. – 2018. – Т. 97. – № 11. – С. 1330–1339.

4. Kotov, A.A. Ehippia of the Daphniidae (Branchiopoda: Cladocera) in Late Caenozoic deposits: untapped source of information for palaeoenvironment reconstructions in the Northern Holarctic / A.A. Kotov, S.A. Kuzmina, L.A. Frolova, **A.A. Zharov**, A.N. Neretina, N.N. Smirnov // Invertebrate Zoology. – 2019. – Vol.16. – № 2. – P. 183–199.

5. Tsyganov, A.N. Distribution of benthic testate amoeba assemblages along a water depth gradient in freshwater lakes of the Meshchera Lowlands, Russia, and utility of the microfossils for inferring past lake water level / A.N. Tsyganov, E.A. Malysheva, **A.A. Zharov**, T.V. Sapelko, Y.A. Mazei // Journal of Paleolimnology. – 2019. – Vol. 62. – № 2. – P. 137–150.

6. **Жаров, А.А.** Сравнительный анализ рецентных субаквальных тафоценозов на примере 24 малых водоемов Шатурского и Рузского районов Московской области (Центральная Россия) // Зоологический журнал. – 2020. – Т. 99. – № 5. – С. 516–527.

7. Neretina, A.N. Crustacean remains from the Yuka mammoth raise questions about non-analogue freshwater communities in the Beringian region during the Pleistocene / A.N. Neretina, M.A. Gololobova, A.A. Neplyukhina, **A.A. Zharov**, C.D. Rogers, D.J. Horne, A.V. Protopopov, Kotov, A. A. // Scientific reports. – 2020. – Vol. 10. – № 1. – P. 1–10.

Материалы и тезисы конференций:

1. **Zharov A.A.** Subfossil Cladocera assemblages in two pond groups in Moscow Area, Central Russia / **A.A. Zharov** // Petrussek A. et al. (eds). 10th Symposium on Cladocera.

Lednice. Czech Republic. 28 September – 3 October 2014. Programme and Abstracts. – 2014. – P. 131.

2. **Жаров А.А.** Остатки ветвистоусых ракообразных и других водных беспозвоночных в отложениях современных и плейстоцен-голоценовых водоемов Берингийских территорий / **А.А. Жаров** // Удальцов С.Н. (отв. ред.). Материалы IV Всероссийской научной конференции (с международным участием) «Динамика современных экосистем в голоцене». Пушкино. 17-20 октября 2016 г. Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН. М: Товарищество научных изданий КМК. – 2016. – С. 82-83.

3. **Жаров, А.А.** Субфоссильные остатки водорослей и беспозвоночных в отложениях эфемерных водоемов Саратовской и Волгоградской областей / **А.А. Жаров, А.А. Котов** // Т. М. Михеева (ред.). Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: материалы V Международной научной конференции. 12–17 сентября 2016 г. Минск – Нарочь. – Мн.: БГУ. – 2016. – С. 216–217.

4. Сапелко, Т.В. Палеолимонологические исследования на Шатурских озерах (Московская область, Россия) / Т.В. Сапелко, Д.Д. Кузнецов, А.Н. Цыганов, **А.А. Жаров** // Л. А. Пестрякова и др. (Ред.) Труды Международной конференции «Paleolimnology of Northern Eurasia: Experience, Methodology, Current Status», Якутск, 22–27 августа 2016 г. – Якутск: СЗФУ. – С. 32–35.

5. Neretina, A.N. Remains of the branchiopod crustaceans associated with corps, skulls and hair of large mammals of Pleistocene "Mammoth Fauna" in the Beringian zone: further progress / A.N. Neretina, A.A. Kotov, **A.A. Zharov**, E.I. Izyumova // Rabus M., Knie M., Laforsch C., Karsch M., Kredler M. (eds). Cladocera XI. September 24th-29th 2017. Abstract Book. – Kulmbach. – 2017. – P. 67.

6. **Котов, А.А.** Новая группа в палеоэкологическом анализе водоемов Центральной и Северной Азии: Moinidae (Crustacea: Cladocera) / А.А. Котов, А.Н. Неретина, **А.А. Жаров** // Н.И. Дорофеев, С.Н. Бажа, Ю.И. Дробышев, Е.В. Данжалова, А.В. Андреев, С.-Х.Д. Сыртыпова (ред.). Материалы международной конференции, посвященной 50-летию СРМКБЭ РАН и АНМ. 23-25 октября 2019 г. – Москва. – 2019. – С. 104–105.

7. **Жаров, А.А.** О соотношениях компонентов экзоскелета Cladocera в тафоценозах пресных водоемов / **А.А. Жаров, А.В. Чабовский, А.А. Котов** // Экология водных беспозвоночных: тезисы Международной конференции, посвященной 110-летию со дня рождения Ф. Д. Мордухай-Болтовского. 09–13 ноября 2020 г./ ответственный редактор С. М. Жданова; Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. – п. Борок: ИБВВ; Ярославль: Филигрань, 2020 – С. 35.

8. **Жаров, А.А.** О соотношениях компонентов экзоскелета Cladocera в тафоценозах пресных водоемов / **А.А. Жаров**, А.В. Чабовский, А.А. Котов // Экология водных беспозвоночных: тезисы Международной конференции, посвященной 110-летию со дня рождения Ф. Д. Мордухай-Болтовского. 09–13 ноября 2020 г./ ответственный редактор С. М. Жданова ; Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. – п. Борок: ИБВВ; Ярославль: Филигрань, 2020 – С. 35.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор посвящает эту работу светлой памяти своего дорогого учителя **Николая Николаевича Смирнова** (1928-2019), без которого не было бы ни представленных исследований, ни научного коллектива, в котором работает автор. Я выражаю искреннюю признательность научному руководителю **Алексею Алексеевичу Котову** за безмерное терпение, доброжелательность и поддержку, и светлые годы совместной работы. Благодарю весь коллектив нашей лаборатории, ее руководителя **Ю.Ю. Дгебуадзе**, а также **А.А. Махрова** и **В.С. Артамонову** – за ценные рекомендации и за то, что в непростой момент помогли не опустить руки и продолжить научную работу. Многие этапы моей работы были бы невозможны без помощи и участия друзей и коллег: **Б.Ф. Хасанова, А.В. Чабовского, Я.Р. Галимова, А.Н. Неретиной, Е.И. Беккер, Ф.В. Казанского, Д.П. Карабанова, А.Н. Решетникова** и **Н.А. Решетникова, Р.А. Ракитова, И.В. Кирилловой, А.Н. Цыганова, Т.В. Сапелко, Г.Н. Маркевича** и многих других.

Также я благодарю своих родителей **А.К. Жарова** и **О.В. Жарову**, и свою супругу **М.Г. Языкову** за уверенность в необходимости продолжать научную деятельность, их всестороннюю поддержку и понимание.

Исследования выполнены в рамках Федерального Государственного Задания ИПЭЭ РАН АААА-А18-118042490059-5, а также проекта РФФИ 18-04-00398.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

История изучения субфоссильных остатков растений и животных в отложениях озер и болот в России

Предпосылки к изучению озерных и торфяных отложений. Как в России, так и во многих других странах, интерес к озерным и болотным отложениям возник в связи с попытками их хозяйственного использования и промышленной добычи природных ресурсов. Болота, главным образом верховые, издавна привлекали внимание в качестве источника торфа и железосодержащих руд. По всей видимости, первоначальные знания о торфе и путях его хозяйственного применения возникли еще во времена общинно-родовых поселений, когда происходило освоение способов добычи и обработки железных руд племенами северо-восточной Европы. Необходимость производить термическую обработку руды привела к тому, что внимание к добыче топлива стало возрастать. Бурые железняки приурочены к заболоченным районам, где в изобилии встречаются и торфяные отложения. По всей видимости, тогда и были предприняты первые попытки использования торфяных месторождений в хозяйственных целях. Однако во времена Древней Руси использование торфа, по-видимому, не находило широкого распространения – болота рассматривали главным образом как естественные преграды от вражеских нападений.

Более централизованные и осмысленные попытки добычи и использования торфа в России возобновились по инициативе Петра I, который в 1697–1698 гг. изучал основы горного дела в Голландии. По его возвращении оттуда были организованы первые торфоразработки в степных районах (Копенкина, 2002). 1725 году начала свою деятельность Российская Академия наук, одной из основополагающих задач которой являлись разведка и описание природных богатств страны. С этого момента начинается становление научного болотоведения. В конце XVIII – начале XIX вв. пропаганда исследования и использования торфяных месторождений стала набирать обороты. В этих целях губернаторов обязали предоставлять сведения о местоположении и объеме торфяных залежей, находящихся на подведомственных им территориях, а землевладельцам было разрешено добывать и использовать полезные ископаемые в пределах своих владений. При этом добыча торфа зачастую поощрялась правительственными наградами.

Заметную роль в становлении научного подхода к изучению болот и торфа сыграл российский академик А.К. Шлегельмильх, автор монографии “Практическое

исследование торфа”, вышедшей в 1809 году (Шлегельмильх, 1809). В конце XIX века научное болотоведение в России начало развиваться с новой силой (Кордэ, 1961).

В отличие от болотных, озерные отложения стали привлекать внимание человека значительно позже – лишь в конце XIX – начале XX века. До этого эпизодические исследования касались лишь поверхностных отложений крупных озерных водоемов, в основном – имеющих рыбохозяйственное значение. В первую очередь, это было связано с труднодоступностью донных отложений, скрытых под толщей воды, а кроме того – пути их хозяйственного применения были не столь очевидны, как в случае торфяников. Тем не менее, с развитием соответствующей техники, были обнаружены лечебные свойства некоторых озерных “грязей”, а впоследствии донные отложения с высоким содержанием органического вещества – сапропели – стали добывать и применять в сельском хозяйстве в качестве удобрений и подкормок для скота; также они нашли применение в химической промышленности (Таганцев, 1920). В 1919 году в Российской Академии Наук был организован Сапропелевый комитет, во главе которого стояли академики-болотоведы и озероведы В.Н. Сукачев, Н.Д. Зелинский, И.М. Губкин и другие (Трешников, 1986).

Таким образом, возможность хозяйственного применения болотных и озерных отложений стояла на первом месте при их исследовании, однако уже в начале XX века стали предприниматься первые попытки их использования в качестве источника информации об истории водных экосистем и их окружения.

Зарождение палеолимнологии и ее биоценологических методов (1890–1940 гг.).

Болотовед Г.И. Танфильев (Танфильев, 1889, 1890), изучая обширный ряд болот России, впервые высказал предположение, что некоторые болота сформировались на месте исчезнувших озер. Позднее, в первой четверти XX века, вопросам происхождения болот на месте бывших озер, а также исследованию лимногенеза как такового, посвятили свои капитальные труды В.Н. Сукачев (Сукачев, 1926), В.С. Доктуровский (Доктуровский, 1923) и др. В связи с этим возросло внимание к остаткам живых организмов – как животных, так и растений – в торфяных и сапропелевых отложениях.

Впервые глубинное бурение озерных отложений было предпринято Л.А. Ивановым (Иванов, 1901), во время детального изучения озера Бологое. В своей работе он подробно исследовал и описал современные и древние илы озера, и, кроме того, составил список групп и видов организмов, захороненных в толще отложений. Обнаруженная слоистая структура полученных колонок отложений дала основания предполагать, что отложения сохраняют хронологическую последовательность слоев, и, таким образом, отражают продолжительные сукцессии сообществ живых организмов, существовавших и сменявшихся в водоеме в течение всей его истории.

Среди биологических остатков первыми обратили на себя внимание болотоведов и лимнологов растительные остатки – фрагменты торфообразующих растений, а также плоды, семена, пыльца и споры. Именно последние приобрели широкую популярность при анализе голоценовых отложений, став основой спорово-пыльцевого, или, палинологического (раньше этим названиям придавали разное значение) анализа. К моменту, когда интерес к озерным и торфяным отложениям начал расти, основы спорово-пыльцевого анализа уже были заложены, и метод довольно успешно применялся, например, при исследовании археологических памятников и захоронений.

Примечательно, что споры и пыльцевые зерна сохраняются практически во всех типах отложений (как водного происхождения, так и терригенных) на протяжении тысяч и миллионов лет. В связи с этим они стали первым инструментом в биостратиграфии отложений плейстоцена и голоцена. Кроме того, данный тип анализа играл определенную роль в биогеографии, позволяя выяснять пути формирования современной флоры. Основателями метода спорово-пыльцевого анализа в России были В.Н. Сукачев и В.С. Доктуровский. Важнейшую роль в становлении и развитии метода сыграли работы шведских палинологов – Л. Поста, Г. Лагергейма и Г. Эрдмана (Трешников, 1986; Доктуровский, 1923).

Одновременно с палинологическим и карпологическим развивался альгологический анализ, использующий в качестве палеоэкологических индикаторов остатки водорослей, например, диатомей (так называемый диатомовый анализ). Одними из первых работ, в основе которых лежал этот метод исторической биоценологии, были работы П.И. Вертебной (Wertebnaja, 1929), исследовавшей отложения оз. Медвежье в Московской области. С.А. Яковлев (1924–1925 гг.) приводит в своих трудах списки диатомовых водорослей, обнаруженных в озерных отложениях, залегающих под толщей торфа (Яковлев, 1924–1925). В.С. Порецкий, А.П. Жузе и В.С. Шешукова в 1928–1933 гг. изучали диатомиты (отложения, почти полностью состоящие из остатков диатомовых водорослей) Кольского полуострова (Порецкий и др., 1934). В 1931 г. К.К. Марков, изучая постгляциальные трансгрессии водоемов Ленинградской области, применял диатомовый анализ одновременно со спорово-пыльцевым. Данные, полученные с помощью этих методов, хорошо согласовывались друг с другом, что позволило ученому произвести четкую стратификацию отложений на основе биологических остатков, разделив голоцен на три хронологических этапа (Марков, 1931). Основателем диатомового анализа является выдающийся российский биолог, профессор Ленинградского государственного университета, В.С. Порецкий (1893–1942).

Первые упоминания остатков водных беспозвоночных в отложениях появились в работах Л.А. Иванова (Иванов, 1901), В.Н. Сукачева (Сукачев, 1906), Б.В. Перфильева и В.М. Рылова (Перфильев, Рылов, 1923), И.И. Месяцева (Месяцев, 1924). В 1927 г. Л.Л. Россолимо (1927) издал первый “Атлас остатков животных организмов в торфах и сапропелях”, включающий ряд изображений некоторых остатков беспозвоночных разных таксономических групп. В то же время, стоит отметить, что эпизодические упоминания об остатках животных в послеледниковых отложениях имеются и в более ранних работах. Так, например, еще биолог К.Ф. Рулье находил в отложениях раковинки простейших (Райков, 1955), однако попыток интерпретировать эти находки с точки зрения палеоэкологии или применить в целях биостратиграфии в то время еще не предпринимали. Вышеупомянутые Перфильев и Рылов опубликовали обширные списки животных, найденных в отложениях водоемов района озера Селигер Калининской (ныне Тверской) области, но никаких выводов относительно истории водоемов и их биоценозов на основании полученных результатов они также не делали (Перфильев, Рылов, 1923).

Таким образом, в период 1890–1940 гг. в России зародился научный интерес к происхождению и развитию водоемов, появились и приобрели первичное распространение методы исторической биоценологии и палеолимнологии. При этом многие из методов того времени были рассчитаны на получение новых знаний преимущественно в области биостратиграфии и биогеографии и имели лишь косвенное отношение к палеоэкологии. С особым вниманием изучались вопросы хронологического расчленения голоцена в связи с климатическими изменениями.

Заметное влияние на развитие палеолимнологических исследований в России в это время оказали немногочисленные, но фундаментальные работы зарубежных авторов – в основном, немецких лимнологов и экологов Г. Лундквиста (Lundqvist, 1927), А.Ф. Тинемана (Thienemann, 1921, 1925) и шведского ботаника Э. Наумана (Naumann, 1932), посвященные типологии озерных водоемов, в том числе, на основе изучения донных отложений (Трешников, 1986; Смирнов, 2010).

В этот период появились первые в России учреждения, деятельность которых была направлена, преимущественно, на исследование озер и болот. Огромную роль в становлении и развитии палеолимнологии (не только российской, но и мировой) сыграла Косинская биологическая станция, организованная в 1908 г. директором Зоологического музея Московского Университета Г.А. Кожевниковым (1866–1933). Значительный вклад в ее развитие внес известный русский ученый, выпускник Московского Университета, Н.Ю. Зограф, который несколькими годами ранее организовал в составе Московского общества испытателей природы специальную комиссию по исследованию водоемов Московской

губернии. Биостанция располагалась на территории нынешнего Косино-Ухтомского района Москвы, в “трехозерье” Косинских озер (Черного, Белого и Святого), и это расположение представлялось крайне удачным, ввиду близости к столице и наличия трех разнотипных озер в пределах шаговой доступности.

В 1924 году вышел первый том “Трудов Косинской биологической станции Московского общества испытателей природы”. На Косинской биостанции трудились выдающиеся лимнологи и болотоведы, основатели российской школы гидробиологии и озераведения, а также основоположники биологического анализа озерных отложений в России: Л.Л. Россолимо, И.И. Месяцев, В.В. Кудряшов, В.Н. Сукачев, Н.В. Воронков и многие другие. В первом выпуске “Трудов...” в 1924 году вышли работы “Ископаемая фауна Косинских озер” (Месяцев, 1924) и “Основные моменты истории Косинских озер” (Кудряшов, 1924), ставшие одними из первых в России публикациями, касающимися исследования биологических остатков в голоценовых отложениях водоемов. В период 1924–1929 гг. вышло в свет 11 выпусков “Трудов Косинской биологической станции”, которые по сей день сохраняют свою научную значимость. Президент Международного объединения лимнологов, профессор Лундского университета (Швеция) Э. Науманн, основатель региональной лимнологии, считал за честь опубликовать свой главный фундаментальный труд “Цели и основные проблемы региональной лимнологии” в Трудах Косинской биологической станции (Науманн, 1927).

До этого, в 1891 г. по инициативе Н.Ю. Зографа, который на тот момент являлся председателем отдела ихтиологии Русского Императорского общества акклиматизации животных и растений, появилась биологическая станция на Глубоком озере (Рузский район Московской области) (Коровчинский, 2002). Это – старейшая в России и в мире пресноводная биологическая станция. С самого начала научная и учебная деятельность Косинской биостанции и биостанции на озере Глубоком (Московская область) были тесно связаны, а в начале 1930-х годов обе станции перешли в ведение Гидрометеорологического Комитета СССР, и были объединены в одно учреждение, выпускавшее “Труды лимнологической станции в Косино”. В 1939 г. биологическая станция на Глубоком озере была передана Академии Наук СССР, и вошла в состав Института эволюционной морфологии им. А.Н. Северцова (ныне Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской Академии Наук).

В 1919 году в системе академии наук по инициативе академика Н.С. Курнакова в составе Комиссии по изучению естественных производительных сил России (КЕПС) был создан Сапропелевый комитет, на который возложили обязанности по всестороннему изучению сапропелей, разведке ресурсов и разработке способов их использования (Штин,

2005). Комитет издавал периодический сборник “Известия Сапропелевого комитета” в Ленинграде. Руководителем комитета стал В.И. Вернадский (Страховенко и др., 2014).

В 1920 г. в Залучье Тверской области по инициативе географа В.Н. Таганцева была сформирована Опытная Сапропелевая станция, которую возглавил Б.В. Перфильев (Колотилова, 2019). В 1931 г. в Ленинграде основан Сапропелевый Институт АН СССР, научная деятельность которого была направлена, в первую очередь, на изучение генезиса озерных отложений (Страховенко и др., 2014).

Развитие палеолимнологических методов и накопление знаний о прошлом экосистем континентальных водоемов. Этот период развития советской палеолимнологии и биоценологии водных сообществ характеризовался значительным увеличением количества работ, в которых применялись методы биологического анализа озерных и болотных отложений. Наблюдалось увеличение числа таксономических групп животных и растений, используемых в качестве палеоэкологических индикаторов развития водоемов. Кроме того, начали появляться методики количественной оценки биологических остатков в отложениях, делающие возможным графическое изображение полученных результатов (Кордэ, 1961), а также значительно расширяющие возможности оценки и сравнения палеобиоценозов разных водоемов и их сукцессий. Сведения и разработки, накопленные за прошлые десятилетия, послужили основой для создания крупных методических пособий по палеолимнологии и изучению истории голоцена.

В годы Великой Отечественной войны изучение отложений не прекратилось. Так, например, в 1942–1943 гг. В.Н. Сукачев продолжал свои исследования на Урале (Сукачев, Поплавская, 1946). В течение этого периода им и его коллективом были исследованы 100 озер и несколько крупных торфяников. Более 1030 образцов, собранных во время экспедиции, были обработаны методом спорово-пыльцевого анализа, причем спорово-пыльцевые диаграммы стали гораздо более детальными (Трешников, 1986). В 1948 г. В.П. Гричук совместно с Е.Д. Заклинской издает монографию “Анализ ископаемых пыльцы и спор, и его применение в палеогеографии” (Гричук, Заклинская, 1948), отмеченную Государственной премией, и не потерявшую своего значения по сей день. В ней впервые в российской науке были изложены методические основы пыльцевого анализа и раскрыты его широкие возможности в решении теоретических и прикладных проблем.

В 1949–1950 гг. вышли три тома фундаментального труда “Диатомовый анализ” (Жузе и др., 1949), составителями которого стали А.И. Прошкина-Лавренко, А.П. Жузе, И.А. Киселев, В.С. Шешукова и М.М. Забелина. В этот труд были включены и обширные наработки В.П. Порецкого. В 1953 году данную монографию дополнила

книга “Диатомовый сборник”, написанная теми же и некоторыми новыми авторами (Прошкина-Лавренко, Шешукова, 1953).

В это же время в альгологическом анализе отложений появилась тенденция использовать в качестве палеоиндикаторов остатки не только диатомовых водорослей, но и водорослей других групп. Такие попытки предпринимались и ранее, однако они носили эпизодический характер и не сопровождались какой-либо палеоэкологической интерпретацией. В 1945 году, обрабатывая материалы Уральской комплексной экспедиции, А.И. Прошкина-Лавренко (1945) учитывала остатки всех водорослей, сохранившихся в отложениях. Такой подход был принят Ниной Витальевной Кордэ, и разрабатывался ею далее в течение всей ее научной деятельности (Кордэ, 1951, 1961, 1979). Она же стала применять в альгологическом анализе количественные методы учета, определяя относительные доли водорослей различных систематических групп в отложениях, а также абсолютное количество остатков на единицу массы или объема отложений в качестве показателя осадконакопления и аккумуляции биологических остатков (Смирнов, 2010).

По инициативе В.Н. Сукачева в 1944 г. в Москве был создан Институт Леса, в котором вскоре начала функционировать лаборатория сапропелевых отложений. В выпускаемом Лабораторией сборнике “Труды лаборатории сапропелевых отложений” публиковались и статьи, касающиеся остатков животных и растений в озерных и торфяных отложениях (Ласточкин, 1949; Козловская, 1956).

Как уже было отмечено, в этот период происходило формирование и обособление метода зоологического анализа отложений, который постепенно приобрел выраженные биоценологические мотивы. Был расширен спектр животных-гидробионтов, чьи остатки удавалось идентифицировать в отложениях, были разработаны методики их определения по субфоссильным фрагментам. Д.А. Ласточкин (1949) в “Очерках по палеолимнологии Урала” вводит в качестве палеоэкологического “инструмента” такую важную группу беспозвоночных, как хирономиды (водные личинки комаров-звонцов). Работы по остаткам хирономид в озерных отложениях были продолжены А.С. Константиновым (1951) при изучении отложений озер Северного Казахстана. Л.С. Козловская (1951) издала первые работы, целиком посвященные изучению голоценовых моллюсков и остракод. Н.В. Кордэ, проводившая в основном альгологический анализ отложений, в некоторых своих исследованиях учитывала также остатки ветвистоусых ракообразных – кладоцер. В некоторых случаях ей удавалось установить даже их видовую принадлежность (Кордэ, 1960).

Помимо непосредственно палеоэкологических и биоценологических разработок, в этот период в мире появляются методы, позволяющие изучать биологические остатки в новом контексте. В их числе – радиоуглеродный анализ, который дал возможность производить точную датировку органических материалов (в том числе, донных отложений). Данный метод был предложен американским физико-химиком Уиллардом Либби (Университет Чикаго) в 1946 г., а в 1960 г. за данную разработку автор был удостоен Нобелевской премии по химии (Libby, 1955).

В 1941 г. была закрыта Косинская биологическая станция, несмотря на многочисленные жалобы и письмо протеста. В 1942 г. был ликвидирован Косинский государственный заповедник, а на озере Черном началась добыча торфа (Широкова, Озерова, 2019). Таким образом, были прерваны многолетние наблюдения за “трехозерьем”, а сами озера обречены на угасание. Лаборатория сапропелевых отложений перестала существовать, по всей видимости, в 1959 г., когда Институт Леса был передан Сибирскому отделению Академии Наук.

Апогей и угасание палеолимнологических работ в СССР и постсоветской России. В конце 1960-х – начале 1970-х гг. изучение зоологических остатков начало дифференцироваться на отдельные направления, использующие в качестве палеоиндикаторов остатки животных разных таксономических групп. Обособились такие биоценологические методы, как ризоподный анализ, использующий в качестве индикаторов остатки раковинных амеб (Чибисова, 1979), малакологический анализ (при котором изучают остатки моллюсков) (Козловская, 1979), колеоптерологический анализ (анализ остатков жуков) (Медведев, 1979), остракодологический (исследование остатков ракушковых раков – остракод) и кладоцерный (анализ остатков ветвистоусых ракообразных – Cladocera) (Смирнов, 1979, 2010). Эти методы позволяют выявлять пути и закономерности формирования фаун отдельных таксономических групп животных, изучать историю их развития в голоцене. Однако, возникшая тенденция к увеличению детализации исследований в рамках каждого из этих направлений, привела к тому, что число специалистов, исследующих остатки и животных, и растений в отложениях, стало уменьшаться, поскольку использование каждого из этих частных методов требовало высокой подготовки специалистов по отдельным таксономическим группам.

Вместе с тем, прочие направления озероведения – химические, геологические и гидрологические – также продолжали развиваться все большими темпами. В 1961 г. на основе Байкальской биологической станции постановлением Президиума АН СССР был учрежден Лимнологический институт сибирского отделения Академии Наук в Иркутске. Десятилетием позже на базе Лаборатории Озероведения, организованной в

1944 г. по инициативе выдающегося ученого-лимнолога Г.Ю. Верещагина, был сформирован Институт Озероведения в Ленинграде.

С середины 70-х гг. в СССР исследования зоологических остатков в озерных отложениях стали проводиться лишь эпизодически. Они продолжились, главным образом, в отношении ветвистоусых ракообразных – кладоцер, которые сначала фигурировали в комплексном подходе Н.В. Кордэ, а затем стали отдельным предметом исследований Н.Н. Смирнова (Смирнов, 1978).

Большую роль в развитии так называемого карцинологического, или кладоцерологического, анализа сыграли работы зарубежных авторов, в первую очередь, это были работы американского лимнолога и карцинолога Д.Г. Фрая (David Grover Frey), в которых он показал возможность определения многих остатков ветвистоусых ракообразных до уровня вида (Frey, 1959, 1960). Необходимо отметить, что за рубежом это открытие было встречено с большим энтузиазмом, и породило целый каскад как методологических, так и фундаментальных палеолимнологических работ, основанных на остатках кладоцер (Goulden, 1964a,b; Adamska, Mikulski, 1969; Harmsworth, 1968; Whiteside, 1969; Deevey, 1969 и др.).

Однако, первые зарубежные работы, посвященные карцинологическому анализу озерных отложений, практически не содержали попыток количественной оценки субфоссилий (Смирнов, 2010). Н.Н. Смирнов, будучи хорошо знакомым с работами Н.В. Кордэ и сотрудничая с ней (Кордэ и др., 1975), успешно совместил разработанную ею методику количественной оценки остатков (относительный и абсолютный учет фрагментов) с разработками зарубежных коллег в идентификации остатков кладоцер.

Начав изучение отложений с остатков кладоцер, Н.Н. Смирнов в своих работах постепенно перешел к комплексному многоуровневому биологическому анализу, учитывая при количественной и качественной обработке материала остатки всех сохраняющихся групп водорослей и животных, и в отдельности – кладоцер. Такой подход позволяет оценивать тафоценоз как целое. Благодаря данному методу, палеолимнология и палеоэкология получили новый инструмент для изучения истории голоценовых водных сообществ.

Следует особо отметить, что выбор кладоцер в качестве детально изучаемой группы организмов был неслучайным. По сравнению со многими другими группами беспозвоночных, сохраняющихся в озерных отложениях, кладоцеры имеют ряд существенных преимуществ в качестве палеоиндикаторов. Во-первых, в донных отложениях их остатки практически всегда присутствуют в изобилии, во-вторых, группа представлена достаточно большим числом видов, хорошо идентифицируемых по

фрагментам, и, в-третьих, присутствие в водоеме представителей отдельных таксонов хорошо маркирует ряд факторов среды (Korhola, Rautio, 2001).

Благодаря взаимодействию с зарубежными коллегами, у отечественных специалистов появилась возможность производить датировки отложений радиоизотопными методами, в результате чего изучение долгосрочных сукцессий пресноводных зооценозов в кернах постепенно приобретало все большую хронологическую точность.

Как за рубежом, так и в СССР (главным образом, в работах Н.Н. Смирнова) карцинологический анализ стал применяться для решения двух принципиально разных задач. Одна из них состояла в изучении поверхностного слоя донных отложений с целью получить представление о современном состоянии исследуемого водоема, его абиотических характеристиках и степени антропогенного влияния на него (Whiteside, 1969). Другое направление имело своей целью изучение истории сообществ озерных водоемов в различные периоды голоцена, и было основано на послойном исследовании остатков в колонках донных отложений.

В настоящее время в России исследованием зоологических остатков в отложениях занимается по-прежнему небольшой круг специалистов. Многолетнюю работу Н.Н. Смирнова продолжают несколько его учеников. Еще одна исследовательская группа, специализирующаяся на анализе остатков кладоцер, базируется в Казанском Университете (Frolova, 2016; Frolova et al., 2014, 2017, Ibragimova et al., 2017). Субфоссильные раковинные амебы исследуются А.Н. Цыгановым и Ю.А. Мазеем с коллегами (Tsyganov et al., 2016, 2019), А.А. Бобровым (Bobrov et al., 2003), а тафоценозы хирономид – Б.П. Ильящук и Е.А. Ильящук (Plyashuk, Plyashuk, 2001; Plyashuk et al., 2005, 2010) и Л.Б. Назаровой (Nazarova et al., 2017, 2020).

При этом в некоторых других странах, – например, в Канаде, Польше и Финляндии – методы палеолимнологии, основанные на анализе зоогенных остатков (и кладоцер – в особенности), нашли широкое применение в последние десятилетия, и активно используются по сей день. Помимо карцинологического анализа, широкое распространение в мире получил так называемый хирономидный анализ, который позволяет получать сведения об истории климата отдельных регионов, поскольку хирономиды чутко реагируют на изменения температурных показателей, уровня воды, количества растворенного в ней кислорода и ряда других факторов (Hoffman, 1983, Nazarova et al., 2017, Vajolle et al., 2018).

В России, ввиду нехватки специалистов, хирономидный анализ в настоящее время применяется редко. Тем не менее, в 2000-х гг. был выпущен ряд работ по хирономидному

анализу отложений некоторых озер Сибири и Кольского полуострова (Ильяшук и Ильяшук, 2002). В настоящее время изучением субфоссильных хирономид занимается группа исследователей под руководством Л.Б. Назаровой (Nazarova et al., 2017; 2020). По всей видимости, это первые в России работы в этом направлении после работ Д.А. Ласточкина (Ласточкин, 1949) и А.С. Константинова (Константинов, 1951), которые были выполнены в первой половине XX века.

Необходимо отметить, что в мировой палеолимнологии и исторической биоценологии в последние два десятилетия вновь наблюдается тенденция к совмещению различных видов биологического анализа при исследовании отложений. Так, например, хирономидный анализ часто совмещают с карцинологическим и диатомовым (Lotter et al., 1997; Sarmaja-Korjonen, 1999; Korhola et al., 2000; Bigler et al., 2006). Последний также получил широчайшее распространение в реконструкциях голоценового климата и истории водоемов. Он достиг высокой степени детализации благодаря успехам в систематике и экологии диатомовых водорослей, а также некоторым новейшим разработкам в области автоматизации диатомового анализа (Batterbee, 1988; Sato et al., 2016; Fernandez et al., 2018; Von der Au et al., 2019). При совмещении нескольких частных методов палеоэкологического анализа, однако, взаимные соотношения исследуемых групп и видов в тафоценозах остаются неизвестными.

К сожалению, весьма перспективный комплексный подход к анализу отложений, предложенный Н.Н. Смирновым, не нашел распространения среди зарубежных лимнологов. В то же время, именно комплексный подход позволяет наиболее обобщенно характеризовать экосистемы озер и прилегающих территорий, а также абиотические факторы среды в разные периоды существования водоемов. Кроме того, исследование одной пробы поверхностных озерных отложений во многих случаях позволяет оценить состав сообществ водоема более точно и обобщенно, чем многолетние наблюдения за биотой водоема традиционными методами гидробиологического мониторинга.

Характеристика некоторых групп организмов, остатки которых сохраняются в отложениях, с тафономическими комментариями

Возможность использования тех или иных организмов в качестве палеоиндикаторов напрямую связана с их представленностью в субаквальных отложениях. Очевидно, что группы, которые не оставляют никаких сохраняющихся в долгосрочной перспективе остатков (например, большинство червей, кишечнополостные) или те, чьи остатки встречаются лишь спорадически (например, копеподы, коловратки), не могут служить

полноценными палеолимнологическими инструментами. Тем не менее, эпизоды их обнаружения должны фиксироваться, т.к. могут указывать на специфические условия седиментации и тафономических процессов, а также дополнить реконструируемую палеоэкологическую обстановку.

Еще одним немаловажным фактором, определяющим перспективность использования той или иной группы организмов в качестве палеоиндикаторной, является ее таксономическое разнообразие в пределах исследуемых водоемов. Если в водоеме группа представлена одним или немногими видами, даже при выдающейся сохранности их остатков в отложениях она не сможет стать самодостаточным и эффективным инструментом для проведения палеореконструкций. Вместе с тем, такая группа может оказаться отнюдь не бесполезной в рамках комплексного анализа. В качестве примера здесь можно упомянуть пресноводных губок (Porifera, будут более подробно рассмотрены ниже). В большинстве водоемов Центральной части России (за очень редким исключением) эта группа представлена 1–2 видами с достаточно сходными экологическими характеристиками. Их спикеры могут быть одним из самых массовых типов остатков в донных отложениях таких водоемов, однако навряд ли они позволят выявить какие-либо события в истории водоема и его экосистем при использовании в качестве единственного палеоэкологического инструмента. Притом, в рамках комплексного анализа тафоценоза того же водоема, динамика даже общего (без разделения на виды и рода) участия губок, наблюдаемая в колонке отложений, может дать важную палеоэкологическую информацию – значительное уменьшение/увеличение их обилия, или эпизоды появления/исчезновения могут позволить выявить довольно масштабные и значимые изменения экосистем.

Далее мы рассмотрим группы водных организмов, чьи остатки наиболее часто встречаются в донных отложениях континентальных водоемов – как крупных озер, так и малых водоемов. Будут даны их краткие таксономические, биологические и экологические характеристики, перечислены основные типы оставляемых ими субфоссильных остатков, а также некоторые тафономические черты, выявленные соответствующими специальными исследованиями (к сожалению, таковые существуют лишь для очень немногих групп) или проистекающими из косвенных эколого-биологических данных.

Диатомовые водоросли (*Bacillariophyceae* Haeckel, 1878). Широко распространенная в пресных, солоноватых и морских водах, а также в разнообразных влажных наземных биотопах и непосредственно в почве группа одноклеточных водорослей из царства Chromista, включающая, по меньшей мере, 30 тысяч (а по

некоторым оценкам, до 100 тысяч) видов (Mann, Vanormelingen, 2013). В настоящее время группе чаще всего присваивают ранг отдела, объединяющего три парафилетических класса. В большинстве своем – одиночные, реже встречаются колониальные формы. Обладают билатеральной либо радиальной симметрией, и по данному признаку подразделяются на две группы – пеннатные и центрические, соответственно. Морские формы известны с раннего мела, пресноводные – с эоцена (Moyle et al., 2003; Harwood et al., 2007). Благодаря кремнеземному панцирю, который присущ подавляющему большинству видов, обычно хорошо сохраняются в отложениях субаквального генеза. В некоторых случаях столь обильны, что формируют рыхлые или сцементированные осадочные горные породы – диатомиты (Bark, 2010).

Отложения четвертичных водоемов, в том числе рецентных, также часто насыщены панцирями диатомей (Смирнов и др., 2013), что, наряду с их большим разнообразием и наличием индикаторных групп и видов, обусловило широкое распространение диатомового анализа как одного из ведущих палеоолимологических методов (Battarbee, 1986; Battarbee et al., 2000; Abrantes, 1988; Reed, 1995; Ruhland et al., 2003; Chen et al., 2009), а также как вспомогательного метода в археологии (Battarbee, 1988) и криминалистике (Horton, 2007; Zimmerman, Wallace, 2008; Levkov et al., 2017). С помощью него удается выявлять периоды и тренды эвтрофикации водоемов (Hall et al., 1999; Klee, Schmidt, 1987, Zeeb et al., 1994), изменения pH (Renberg, Hellberg, 1982; Davis, Anderson, 1985; Birks et al., 1990), температуры (Weckstrom et al., 2006; Joynt, Wolfe, 2001), уровня воды (Wolin, Duthie, 1999) и других факторов среды (Dixit et al., 1992; Anderson, 2000; Gasse, 1987).

Диатомовые водоросли, несмотря на в целом хорошую представленность в геологической летописи (включая как древние, так и позднеголоценовые отложения), являются одной из немногих групп, для которых были проведены специальные исследования в области тафономии и биостратомии. Было обнаружено, что в некоторых условиях кремнеземные панцири диатомовых могут растворяться. Возрастание температуры и pH воды ускоряют растворение диатомового кремнезема (Jorgensen, 1955; Lewin, 1961). При этом было отмечено, что присутствие катионов металлов, особенно железа и алюминия, ингибируют растворение диатомей, вероятно за счет адсорбции на их поверхности. Серией лабораторных экспериментов, выполненных несколькими группами исследователей, было показано, что наибольшее разрушающее воздействие оказывает щелочная среда, а также высокие концентрации некоторых солей (Hecky, Kilham, 1973; Barker et al., 1994).

Сходные результаты были получены в экспериментах, проведенных как на субфоссильном материале, так и на диатомеях, изъятых из живого сообщества. Проблемы интерпретации данных, связанные с растворением диатомей, характерны как для исследований морских отложений (Samtleben et al., 1995; Shemesh et al., 1989; Yim, Li, 2000), так и отложений солоноводных озер (Barker et al., 1994). На примере колонки из озера Маньяра (Танзания) было показано, что растворение диатомей может приводить к значительному искажению исходного субфоссильного сообщества и ошибочным палеоэкологическим выводам (Barker, 1992). Рид (Reed, 1998) исследовал диатомей в поверхностных и более давних отложениях 59 водоемов с разной соленостью и разной степени постоянства/эфемерности. Наилучшая сохранность диатомей была обнаружена в постоянных водоемах с низкой (менее 15 мС/см) соленостью. Сохранность ухудшалась с возрастанием солености и степени эфемерности, вплоть до полного их отсутствия в отложениях эфемерных водоемов с высокой (более 15 мС/см) соленостью. Таким образом, разрушению панцирей диатомей способствует не только высокая соленость, но и периодическое высыхание отложений.

Особенно негативным представляется тот факт, что растворение диатомей происходит избирательно – то есть одни виды разрушаются быстрее, чем другие (Barker et al., 1994; Ryves, 1994; Ryves et al., 2001, Battarbee et al., 2005). Предрасположенность к растворению определяется, по всей видимости, отношением площади поверхности панциря к его объему (Van Cappellen et al., 2002). Створки панцирей, подвергшихся частичному растворению, узнаваемы, однако фрагментированы и выглядят истончено. Наличие таких остатков в материале указывает на нарушение естественного состава диатомового сообщества.

Преобладание в отложениях “малорастворимых” видов также позволяет заподозрить неполноту субфоссильного таксоценоза. На основании этого были предложены методы объективной оценки степени растворения (Ryves et al., 2006, 2009). При этом отмечалось, что данные о динамике растворения диатомей обладают собственной информативностью в рамках палеореконструкций, что было показано на примере двух озер северной Дакоты (Ryves et al., 2009). Участки кернов отложений с полным отсутствием диатомей трактуются более однозначно, нежели иные участки, в которых наблюдаются признаки частичного их растворения (Barker et al., 1994).

Отдельного внимания заслуживает тот факт, что зависимость сохранности диатомей от таких факторов среды, как рН и температура, может породить искажения не только во времени, но и в пространстве. То есть представленность одного и того же сообщества диатомовых в отложениях разных точек водоема может быть различна из-за наличия

градиентов физико-химических показателей, а также особенного течения диагенетических процессов в анаэробных условиях глубинных участков (McMinn, 1995; Ryves et al., 2013).

В рамках комплексного альго-зоологического анализа избирательность растворения диатомей не имеет существенного значения, поскольку остатки этих водорослей согласно методике Смирнова учитываются суммарно. Тем не менее, следует иметь в виду вероятность их недостаточной представленности в тафоценозе (особенно в эфемерных и/или солоноводных водоемах), и обращать внимание на периоды их “исчезновения” из летописи отложений водоема при работе с колонками, т.к. это может указывать на вполне конкретные абиотические изменения в соответствующих периодах.

Десмидиевые водоросли (Desmidiiales Bessey, 1910). Группа (порядок) пресноводных водорослей из класса конъюгат (Charophyta: Zygnematomphyceae), объединяющая немногим менее 3000 видов (Guiry, 2013). Это преимущественно бентосные, реже – планктонные, одноклеточные или колониальные (нитчатые) формы. В отложениях они достоверно известны с миоцена (Songtham et al., 2004; Worobiec, 2011, 2014). Их клеточные покровы трехслойные, пронизанные порами; наружный слой содержит пектины, два нижележащих слоя сложены микрофибриллами и фибриллярными лентами целлюлозы (Паламарь-Мордвинцева, 1982; Анисимова, Штаер, 2018).

Несмотря на частое присутствие в субаквальных отложениях и достаточное экологическое разнообразие, десмидиевые редко используются в палеоэкологических реконструкциях. Их остатки нечасто фигурируют в палеолимнологических исследованиях, и обычно рассматриваются в составе сборной группы “непыльцевых палиноморф” (англ. non-pollen palynomorphs, NPP), объединяющей микроостатки представителей самых разных таксономических групп (даже разных царств), присутствующие в качестве “примеси” в споро-пыльцевых препаратах (Van Geel, 2002; Rull et al., 2008). Вместе с тем, многие представители потенциально могут быть индикаторами определенных факторов среды – таких, как трофность, pH и жесткость воды. В большинстве своем, десмидиевые населяют водоемы с низкой трофностью, мягкой нейтральной или кислой водой, однако есть среди них и представители, предпочитающие высокотрофные водоемы со щелочной реакцией воды (Volic et al., 2016).

Поскольку многие исследователи ограничиваются рассмотрением остатков представителей только фокальных групп организмов и почти никогда не описывают тафоценоз в целом, достаточно трудно оценить, насколько часто встречаются в отложениях пресных водоемов остатки десмидиевых водорослей. Некоторые авторы называют их редкими в голоценовых отложениях (Lamentowicz, Obremska, 2010). Вместе с тем, представители отдельных родов (например, *Cosmarium*, *Staurastrum*) упоминаются в

палеолимнологических работах относительно часто. Так, субфоссильных *Cosmarium clepsydra* отмечали в отложениях возрастом ~ 3290 лет арктического озера Skallen Ôike (Matsumoto et al., 2010). В оз. Бива (Япония) субфоссильные *Staurastrum* sp. присутствуют в отложениях второй половины XX века (Tsugeki et al., 2009). Фредерик (Frederick, 1981) отмечает несколько видов *Cosmarium* и *Staurastrum* в 45-сантиметровой колонке отложений оз. Эри (США) до глубины отложений 40 см, что по оценкам автора примерно соответствует 200-летнему возрасту (т.е. концу XVIII века). В отложениях озера Симко (Канада) обнаружены *Cosmarium* sp., *Staurastrum* sp. и *Euastrum* sp. на всем протяжении метровой колонки, причем их обилие возрастало по направлению вглубь (Danesh et al., 2013). Десмидиевые составляли 19.8–57% от всех NPP в образцах от 95 до 54 см. Стоит отметить, что данные исследователи исключили щелочную и кислотную обработку образцов из процесса пробоподготовки, опираясь на соответствующие рекомендации (Mertens et al., 2009). Возможно, именно это позволило обнаружить столь высокое обилие остатков десмидиевых в тафоценозе.

Специальных исследований, выясняющих тафономические особенности и представленность данной группы в отложениях, по-видимому, не проводилось. В литературе, однако, имеются сведения, указывающие на возможность значительного и избирательного разрушения субфоссильных остатков десмидиевых при кислотной обработке в рамках стандартной процедуры подготовки образцов для споро-пыльцевого анализа (Riddick et al., 2016). Возможно, широко применяемая процедура дефлокуляции образцов отложений в горячем растворе щелочи также приводит к деградации остатков десмидиевых, однако, по крайней мере некоторые представители обладают довольно устойчивыми к агрессивным средам оболочками. Субфоссильные *Staurastrum* spp. из рецентных отложений озер Миннесоты выдержали дефлокуляцию горячим 10% раствором КОН в течение получаса, с последующей обработкой соляной кислотой (Crisman, 1978). Несомненно, сохраняемость и устойчивость остатков разных представителей десмидиевых требует специальной, в том числе экспериментальной, проверки. Косвенно на их избирательную фиксацию в палеолимнологической летописи указывает тот факт, что в большинстве случаев в отложениях встречаются представители всего нескольких указанных выше родов, тогда как упоминания других весьма распространенных в водоемах и болотах десмидиевых, например *Penium*, *Cylindrocystis*, *Closterium* – единичны (Van Geel, Van der Hammen, 1978; Songtham et al., 2004; Rybnickova, Rybnicek, 2006, 2014).

Зеленые водоросли (Chlorophyta Pascher, 1914). Отдел низших растений, включающий по данным AlgaeBase на апрель 2020 около 6700 видов. Среди

представителей встречаются одноклеточные, колониальные и многоклеточные формы, пелагические и бентосные, морские, солоноводные и пресноводные виды. Они отличаются преобладанием хлорофилла среди пигментов, благодаря чему обычно имеют зеленую окраску клеток и таллома. Известны с палеозоя (Colbath, 1983; Telnova, 2012). Несмотря на очень широкое распространение и большое разнообразие в пресных водах (Komarek, Marvan, 1992; Nielsen, Sorensen, 1992 и др.), зеленые водоросли слабо представлены в отложениях континентальных водоемов, в палеолимнологической литературе по ним имеются отрывочные сведения. Фактически, подавляющее большинство упоминаний субфоссильных остатков зеленых водорослей относятся к нескольким родам – *Pediastrum* (Alhonen, Ristiluoma, 1973; Medeanic et al., 2003; Lenarczyk et al., 2015), *Scenedesmus* (Huber, 1996) и *Botryococcus*. Обычно остатки этих таксонов рассматриваются в составе NPP (non-pollen palynomorphs) при споро-пыльцевом анализе (Rull et al., 2008) или выступают в качестве дополнительных палеомаркеров при исследовании субфоссильных остатков какой-либо другой группы гидробионтов (Sebestyen, 1969; Szeroczynska, Zawisza, 2011).

Индикаторное значение, приписываемое разным видам зеленых водорослей, касается в основном изменений трофности и температуры (Niemeuer et al., 2015;), а также уровня воды (Whitney, Mayle, 2012). На примере арктических и субарктических озер было также показано влияние pH и количества растворенной органики на присутствие и состав таксоценозов *Pediastrum* (Weckstrom et al., 2010).

Примечательно, что представители упомянутых родов встречаются, в том числе, в весьма древних – мезозойских и раннекайнозойских – отложениях (Gray, 1960; Evitt, 1963; Ji, Yan, 2010; El Atfy et al., 2017). Вероятно, своей высокой устойчивостью к разрушению в процессе седиментации и диагенетических преобразований эти водоросли (*Pediastrum*, *Botryococcus*, *Scenedesmus*) обязаны инертному биополимеру спорополленину и подобным ему веществам, входящим в состав их клеточных стенок (Good, Chapman, 1978; Burczyk, Dworzanski, 1988; Kadouri et al., 1988; Jankovska, Komarek, 2000). Представители других таксонов, по всей видимости, плохо сохраняются в отложениях, или же не сохраняются вообще. Нельзя исключать, однако, что в некоторых случаях они попросту не опознаются, либо игнорируются исследователями донных отложений.

Раковинные амебы (“Testacea”). Судя по наиболее актуальным и авторитетным обзорам (Adl et al., 2005; Мазей, Цыганов, 2006), раковинные амебы – полифилетическая внесистематическая группа протистов, объединяющая представителей двух крупных таксономических группировок – Amoebozoa и Rhizaria. В донных отложениях наиболее часто встречаются представители Arcellinida (Amoebozoa) и Euglyphida (Rhizaria),

имеющие своеобразные раковины, состоящие из органического вещества, эндогенного кремнезема или инкрустированные экзогенными минеральными частицами (песчинками, панцирями диатомовых водорослей). Они населяют различные водные и увлажненные наземные биотопы. Распространены повсеместно, и часто представлены многими десятками видов и форм в пределах одного водоема. Точное определение корненожек требует специальной подготовки, однако, благодаря разнообразию видов с разными экологическими предпочтениями, в руках специалиста они являются ценным инструментом при работе с субаквальными отложениями (Bobrov et al., 2004; Novenko et al., 2015; Tsyganov et al., 2017). Благоприятствует этому весьма высокая устойчивость раковин тестацид к разрушению. Наиболее ранние находки группы относятся к девону (Strullu-Derrien et al., 2019), неоднократно раковинные амебы отмечались в отложениях и янтарях мезозоя (Schmidt et al., 2004, 2010). Благодаря большому таксономическому разнообразию и многообразию экологических предпочтений раковинных амеб, анализ их субфоссильных остатков является перспективным методом палеоэкологии и палеолимнологии (Mitchell et al., 2008), однако по неочевидным причинам пока не получил такого широкого распространения, как, например, кладоцерный и хирономидный методы.

Губки (Porifera Grant, 1836). Тип многоклеточных организмов, широко распространенных в морях и в значительно меньшей степени – в пресных водоемах. На 2012 г. число известных современных видов оценивалось в 8553 (Van Soest et al., 2012), из которых в пресных водах обитает лишь около 220 видов, принадлежащих к 45 родам из 6 семейств (Manconi, Pronzato, 2008). Половина из этих видов являются эндемиками, поэтому возможности их использования в качестве палеоиндикаторов ограничиваются их местообитанием. Губки ведут прикрепленный образ жизни, обрастая различные подводные субстраты – стебли макрофитов, коряги, валежник, камни. Колонии обычно имеют вид тонких корочек и пятен на субстрате, но могут быть весьма объемными и разветвленными. Для губок характерно как половое размножение, сопровождающееся выбросом гамет в воду так и бесполое – фрагментацией, почкованием, либо с помощью геммул – своеобразных плотных капсул с заключенными внутри низкодифференцированными родительскими клетками и запасом питательных веществ (Reiswig, Miller, 1998). Геммулы являются и стадией покоя, способной переживать периоды аноксии (там же), промерзания (Fell, Bazer, 1990) и высыхания (De Santo, Fell, 1996).

Наиболее древние находки пресноводных губок относятся к границе карбона и перми (Schindler et al., 2008). Также они известны из отложений мезозоя и палеогена

(Dunagan, 1999; Pisera et al., 2013). Впервые на их присутствие в озерных отложениях обратил внимание МакКей (MacKay, 1885). В отложениях современных водоемов губки представлены спикулами различных типов, геммулами и геммосклерами, которые могут быть определены до рода или даже вида (Frost, 2002). Поскольку они состоят из кремнезема, нет причин сомневаться в их высокой прочности и устойчивости к внешним воздействиям. По этой причине они могут быть крайне полезны в качестве палеоэкологического инструмента в тех случаях, когда остатки других организмов сохраняются крайне плохо (Kuerten et al., 2013).

В минеральных грунтах, а также в результате переотложения, спикулы могут быть поломаны, что, однако, не мешает их идентификации. Их доля в тафоценозе может быть незначительна, а в некоторых случаях они могут доминировать над прочими зоогенными остатками (Мартинсон, 1954; Кордэ, 1960). Обилие губок указывает на благоприятные кислородные условия и небольшое количество взвесей в воде (Кордэ, 1959, 1960). Харрисон (Harrison, 1988) обозначил довольно широкий спектр факторов среды, которые могут быть отражены остатками губок в летописи отложений. Среди них он перечислил освещенность, заиленность, проточность, pH, карбонатную жесткость, и некоторые другие параметры. Судя по всему, еще одним фактором, лимитирующим развитие пресноводных губок, является соленость воды. Было отмечено, что губки редко встречаются в водоемах с летней соленостью выше 1 г/л (Cumming et al., 1993).

В большинстве водоемов губки представлены одним или немногими видами, тогда как в отдельных озерах число их видов велико (например, оз. Байкал), и в этих случаях они могут иметь большое значение для палеореконструкций (Racek, 1974; Hall, Herrmann, 1980; Weinberg et al., 2003). Отсутствие или малое количество геммул и геммосклер в отложениях может быть признаком круглогодичного существования колоний в водоеме.

Тафономические особенности пресноводных губок, судя по всему, специально не изучались, однако можно предполагать, что при определенных условиях их спикулы могут растворяться, как и панцири диатомей, поскольку также состоят из кремнезема. При проведении экспериментов по извлечению и количественной оценке биогенного кремнезема из озерных отложений (Conley, Schelske, 1993) авторы отмечали, что панцири диатомей ввиду своих сравнительно меньших размеров, растворялись в горячем (85°C) 1%-ом растворе Na_2CO_3 за 1–2 часа, тогда как спикулы губок растворялись медленнее (до 12 часов). Это говорит о том, что в щелочных условиях спикулы губок теоретически могут не сохраняться, хотя, по всей видимости, губки вряд ли будут развиваться в таком водоеме в принципе. Примечательно, в том же исследовании было

показано, что на спикулы губок приходилось около 40% биогенного кремнезема, извлеченного из отложений исследованных озер. Это говорит о том, что губки могут быть важным звеном в круговороте кремния в пресноводных экосистемах.

В силу своего относительно большого удельного веса, спикулы губок стоят первыми в ряду тех остатков, для которых следует предполагать неравномерное распределение в отложениях водоема. Поскольку колонии губок продуцируют огромное количество спикул, всегда нужно учитывать вероятность случайного отбора пробы в участке с повышенной их концентрацией. В рецентных отложениях иногда встречаются конгломераты спикул, что указывает на их недавнее происхождение из одной колонии. С течением времени связующий спикулы спонгин разрушается, и определить, произошли эти спикулы из одной или многих колоний, становится невозможно. Поэтому к интерпретации динамики обилия губок нужно относиться с осторожностью, и производить отбор проб по возможности на удалении от потенциальных субстратов.

Мшанки (Bryozoa Ehrenberg, 1831). Тип животных из клады щупальцевых (Lophophorata), куда входят также брахиоподы и форониды современной фауны. По разным оценкам тип объединяет до 8000 видов. Это преимущественно морские организмы, однако около 100 видов мшанок, относящихся к классам Phylactolaemata и Gymnolaemata (отряд Stenostomatida), населяют пресные воды (Massard, Geimer, 2007). Мшанки являются колониальными (или модульными) организмами; каждая колония состоит из многих сотен и тысяч модулей – зооидов (цистид), размеры которых колеблются от микроскопических до достаточно заметных невооруженным взглядом. Зооиды питаются, улавливая взвешенные в воде частицы детрита и планктон с помощью специального органа – лофофора, несущего реснитчатые щупальца. Все виды с ветвящимися колониями ведут строго прикрепленный образ жизни, тогда как у других видов (например, *Cristatella mucedo*, *Pectinatella magnifica* и др.) может наблюдаться определенная подвижность (Wilcox, 1906; Starunov et al., 2018). Колонии пресноводных мшанок обычно невелики, однако иногда способны достигать внушительных размеров. Так, например, гигантские студенистые массы *Pectinatella magnifica* около 2 м в длину и 0,5 м в ширину были обнаружены в Японии (Oda, 1974).

Все пресноводные мшанки – гермафродиты. Phylactolaemata, помимо полового размножения и почкования, размножаются бесполом путем с помощью статобластов, имеющих большое значение для идентификации видов (Reynolds, 2000). Ктеностоматиды известны тем, что производят зимующие почки – так называемые гибернакулы – изолированные зооиды, покрытые прочными хитиновыми капсулами (Massard, Geimer, 2007; Woollacott, Zimmer, 2013). Как и геммулы губок, гибернакулы и

статобласты мшанок – своеобразные покоящиеся почки, заключенные в плотную хитиновую оболочку (Francis, 2001), способны сохранять жизнеспособность после высыхания, воздействия экстремальных температур, агрессивных и токсичных соединений и иных неблагоприятных факторов (Bushnell, Rao, 1974; Smyth, Reynolds, 1995). Они обладают высокой механической прочностью и химически инертны, поэтому хорошо сохраняются в отложениях и могут быть идентифицированы до вида.

С точки зрения эволюционной морфологии и филогенетики класс Phylactolaemata, к которому относится большинство пресноводных мшанок, является “примитивным”, и должен быть древнее многих морских таксонов (хотя, есть и противоположные этой точки зрения (Mundy et al., 1981)). Последние появляются в палеонтологической летописи в кембрии (Lacourt, 1968).

Ввиду этого кажется крайне удивительным тот факт, что пресноводные мшанки практически не известны из дочетвертичной геологической летописи. Безусловно, зооиды, состоящие из достаточно мягких тканей, практически не имеют шансов на фиксацию в летописи отложений, однако статобласты, кажется, обладают необходимым набором характеристик, чтобы делать это достаточно беспрепятственно. Тем не менее, наиболее ранние продемонстрированные находки, притом, сомнительные, относятся к олигоцену (Kohring, Reitner, 1991). Также присутствие статобластов отмечали в отложениях нижнемелового местонахождения Koonwatta в Австралии (Jell, Duncan, 1986), однако эти находки не были никак проиллюстрированы авторами и остались без возможности перепроверки и, соответственно, внимания других специалистов. В четвертичных отложениях мшанки встречаются довольно часто (Kuc, 1973; Courtney-Mustaphi et al., 2016), однако в палеолимнологических исследованиях им редко уделяется большое внимание.

Существуют статобласты нескольких типов, различающиеся по своему предназначению. Не вдаваясь в подробности их типологии, отметим, что статобласты бывают тонущими (сессобласты) и плавающими (флотобласты). Именно эти характеристики важны с точки зрения тафономии. Сессобласты, высвобождаясь из колонии, оседают на дно вблизи самой колонии, либо могут переноситься течением на некоторое расстояние. Флотобласты же немедленно всплывают (благодаря наличию пузырчатых воздушных камер) и, увлекаемые волноприбойными процессами, скапливаются около уреза воды. Впоследствии их створки оседают на дно в мелководной зоне, поэтому здесь их концентрация оказывается порой крайне высокой. Как и губки, мшанки ведут прикрепленный образ жизни, и их колонии сконцентрированы на подходящих субстратах, которыми являются макрофиты и

валежник. Таким образом, наибольшей концентрации статобластов следует ожидать в прибрежной зоне, а по их обилию в отложениях центральной части можно косвенно судить о степени развития макрофитов, на что указывали ранее (Crisman et al., 1986).

Теми же исследователями обнаружена корреляция количества статобластов с биомассой фитопланктона, составляющего кормовую базу мшанок. Также есть указание на негативное воздействие заиливания и наличия взвесей в воде на развитие мшанок (Pennak, 1989), а также то, что пресноводные мшанки плохо переносят воды бедные кислородом и низкие значения pH (Økland et al., 2003). Некоторые представители (например, *Victorella* из класса Stenostomata) населяют солоноватые воды (Carter et al., 2010).

Несмотря на обычно незначительное присутствие статобластов в пресноводных тафоценозах, а также малое число видов, нет оснований игнорировать их присутствие в тафоценозах, т.к. оно само по себе может указывать на некоторые черты водоема.

Хирономиды (Diptera: Chironomidae Jacobs, 1900). Космополитическое семейство двукрылых (Diptera), называемых комарами-звонцами или комарами-дергунами, объединяющее более 7000 современных видов (по данным “Systema Dipterozum”, eds. Pape, Thompson, 2020). В водной среде обитают личинки хирономид (например, хорошо известный аквариумистам и рыбоводам “мотыль”), подавляющее большинство которых являются детритофагами и альгофагами (редко – хищниками), и населяют донные биотопы. Они известны с верхнего триаса (Krzeminski, Jarzembovski, 1999), в юре и мелу уже были широко распространены представители некоторых современных подсемейств, на что указывают многочисленные находки в литифицированных отложениях и янтарях (Lukashevich, Przhiboro, 2011, 2018; Lukashevich, 2012; Jarzemowski et al., 2008). Благодаря повсеместному распространению и высокому разнообразию хирономид, вариативности экологических предпочтений, как водных личинок, так и наземных имаго, а также хорошо сохраняющимся в отложениях остаткам, уже на протяжении нескольких десятилетий они являются одной из ведущих групп-индикаторов в палеоэкологических исследованиях (Frey, 1976; Walker, 1987, 2001; Verschuren, Eggermont, 2006; Brooks, 2006). Одними из первых на субфоссильные остатки хирономид обратили внимание советские исследователи Ласточкин (1949) и Константинов (1951). В субаквальных отложениях хирономиды представлены, главным образом, целыми либо фрагментированными головными капсулами, хорошо различающимися между видами по деталям ротового аппарата (Hofmann, 1971).

Индикаторное значение Chironomidae отмечали в отношении многих факторов среды: трофического статуса водоема (Hofmann, 1993; Warwick, 1980; Stewart, 2018),

ацидификации (Henrikson et al., 1982), солености (Clair, Paterson, 1976; Walker et al., 1995; Eggermont et al., 2006), уровня растворенного кислорода в гипolimнионе (Quinlan et al., 1998; Luoto, Salonen, 2010), температурных показателей (Brodersen, Anderson, 2000; Luoto, 2009; Eggermont et al., 2010) и различного рода антропогенных загрязнений (Plyashuk et al., 2003).

Тафономия хирономид, по всей видимости, специально не изучалась. Наиболее детальный и направленный обзор свойств хирономид как палеомаркеров приведен в книге “Антропогенные модификации экосистемы озера Имандра” (Ильящук, Ильящук, 2002). Считается, что тафоценозы хирономид в целом достаточно адекватно отражают исходные живые сообщества. Головные капсулы достаточно сильно хитинизированы, и сохраняются даже в тех отложениях, в которых не сохраняются другие палеоиндикаторные организмы. Тем не менее, в отложениях не сохраняются головные капсулы личинок первых двух возрастов (Ильящук, Ильящук, 2002), что связано с их физиологическим растворением перед линьками (Iovino, 1975, по Walker, 1987). В своем преимагинальном развитии большинство видов хирономид имеет 4 стадии, отличающиеся друг от друга только по линейным характеристикам головных капсул (McCaulei, 1974). Некоторые авторы отмечали несколько худшую сохранность представителей отдельных подсемейств (например, Tanyrodinae (Walker, 1987)). Кроме того, известно, что тафоценозы хирономид неодинаковы в разных участках одного водоема: в отложениях глубоководной части преобладают остатки профундальной фауны. Перенос остатков литоральной фауны в профундальные тафоценозы незначителен в больших водоемах (Frey, 1976), тогда как в меньших может оказывать существенное влияние на состав субфоссильных комплексов глубинной части водоема (Kansanen, 1985).

В целом, остатки хирономид встречаются в отложениях водоемов часто, однако общая их доля среди беспозвоночных тафоценоза обычно невелика. По данным Хоффмана (Hoffman, 1983), в 10 г отложений обычно содержится от нескольких десятков до нескольких сотен головных капсул.

Хаобориды и цератопогониды (Diptera: Chaoboridae Edwards, 1912; Ceratopogonidae Newman, 1934). Это еще два семейства земноводных двукрылых, остатки которых относительно часто встречаются в отложениях пресных водоемов и имеют заметное значение для палеоэкологических исследований. Хищные водные личинки хаоборид населяют пелагиаль, личинки цератопогонид – бентосные организмы. Оба семейства известны с конца мезозоя (Lukashevich, 1996; Choufani et al., 2013). В современной фауне насчитывается около 50 видов хаоборид и 6000 цератопогонид (Wagner et al., 2008). Отмечалось палеоиндикаторное значение представителей этих

семейств в отношении показателей кислородного режима (Quinlan, Smol, 2010), температуры (Rees et al., 2008), исторической динамики ихтиофауны (Uutala, 1990; Sweetman, Smol, 2006; Palm et al., 2011), смещения линии лесов (“treeline”) (Walker, MacDonald, 1995)б а также антропогенного загрязнения (Kansanen, 1985). Остатки представителей этих семейств часто используются в палеолимнологических реконструкциях совместно с хирономидами (Ilyashuk et al., 2005). Цератопогониды, как и рассмотренные выше хирономиды, оставляют в отложениях головные капсулы, отличающиеся обычно более вытянутой формой. От хаоборид сохраняются лишь элементы ротового аппарата, чаще всего – хорошо узнаваемые мандибулы.

Ракушковые ракообразные, или Остракоды (*Ostracoda Latreille, 1802*). Класс ракообразных, представители которого населяют пресные, солоноватые и морские воды земного шара. Несеgmentированное тело заключено в двустворчатую раковину, состоящую из хитина и кальцита с низким содержанием магния (Keatings et al., 2006). Размеры современных представителей, как правило, не превышают 1–3 мм. В неморских водах обитают более 2000 видов, большинство из которых относятся к семействам Cyprididae и Candonidae (Martens et al., 2007; Meisch et al., 2019).

Их остатки известны с кембрия (Raymond, 1937; Gozalo, Hinz-Schallreuter, 2002). Наиболее ранние находки неморских форм относятся к верхнему девону (Swain, 1999). Раковины остракод достаточно часто встречаются в неотвердевших отложениях позднечетвертичных водоемов. Благодаря большому числу видов и их экологическому разнообразию, остракоды имеют большой потенциал в качестве палеоиндикаторов при работе с отложениями континентальных водоемов (Holmes, 2001), однако не столь часто используются, как, например, кладоцеры, из-за относительной трудности определения субфоссильных остатков. В значительной степени последнее связано с тем, что в отложениях сохраняются только раковины остракод, а их систематика базируется в основном на морфологических признаках конечностей и иных придатков. Отдельным направлением в использовании остракод в палеоэкологических целях является геохимический и изотопный анализ их субфоссильных и ископаемых раковин (Holmes, 1996; Holmes, De Deckker, 2017).

Специальные тафономические исследования остракод касались преимущественно прочностных характеристик их раковин, т.е. устойчивости к механическому разрушению. Было установлено, что большое влияние на такую устойчивость оказывают ширина, толщина и форма раковины (Kontrovitz et al., 1998), что потенциально может приводить к избирательному разрушению раковин наименее «прочных» видов. Парк с соавторами (Park et al., 2003) исследовали постмортальный перенос раковин остракод в африканских

озерах Малави и Танганьика, и обнаружили значительное осреднение состава таксоценозов остракод во времени. Переотложение, особенно заметное на малых глубинах и участках с каменистым грунтом, существенно сглаживало в летописи отложений сезонную и межгодовую динамику, фиксируемую мониторингом живых сообществ остракод. Было также отмечено, что в оз. Малави происходит более активное разрушение субфоссильных раковин. В другом исследовании, выполненном на примере семи озер острова Святого Сальвадора (Багамский архипелаг), субфоссильные комплексы остракод в большинстве случаев достаточно полно отражали состав живых сообществ, однако некоторые локально действующие факторы (крутой профиль дна, колебания уровня воды из-за приливно-отливных явлений и хозяйственной деятельности человека) могут существенно исказить картину (Michelson, Park, 2013).

Влияние гидрохимических условий на сохранность раковин остракод, по-видимому, не изучалось, однако их обызвествление вынуждает предполагать, что в водоемах со слабокислой и кислой водой раковины могут быть растворены (по крайней мере, их кальцифицированные структуры).

Ветвистоусые ракообразные (Cladocera Latreille, 1829). Широко распространенная, обильно и разнообразно представленная в континентальных водоемах группа микроскопических ракообразных (Fotro et al., 2008). В палеонтологической летописи ветвистоусые достоверно появляются в мезозое (Smirnov, 1992; Kotov, 2007; 2009), хотя группа, очевидно, имеет более раннее происхождение. Находки Cladocera из палеозойских отложений редки (Smirnov, 1970; Womack et al., 2012) и не вызывают большого доверия (Van Damme, Kotov, 2016). В силу видового и экологического богатства, а также вследствие того, что большинство субфоссильных остатков поддается определению до вида (Freu, 1959), группа является важным палеоэкологическим инструментом (Hoffman, 1987; Korhola, Rautio, 2001; Bredersen et al., 2002; Korponai et al., 2011; Nevalainen et al., 2011; Frolova, 2016, 2017; Cheng et al., 2020). Знания о тафономических особенностях кладоцер весьма скудны, и, по сути, ограничиваются в основном констатацией выпадения или “недопредставленности” некоторых таксонов в летописи озерных отложений.

Остатки представителей семейств Chydoridae, Eurycercidae и Bosminidae представлены в тафоценозах головными щитами, створками, мандибулами и постабдоменами с постабдоминальными коготками. Все эти остатки обычно очень хорошо сохраняются (Korhola, Rautio, 2001; Korosi, Smol, 2012b; Wojewodka et al., 2020). Сложнее дело обстоит с другим массовым во всех континентальных водоемах семейством – Daphniidae. На их недостаточную представленность в отложениях озер указывали

многие авторы. С уверенностью можно сказать, что наиболее “выносливыми” их остатками являются дистальные части (“коронки”) мандибул, а также постабдомены с постабдоминальными коготками, однако эти остатки могут быть определены в лучшем случае до рода или группы видов. Жевательные поверхности мандибул видоспецифичны, но доступны для определения только с применением методов электронной микроскопии, что далеко не всегда уместно при проведении анализа. Несколько реже в отложениях встречаются хвостовые иглы дафнид с частями зубчатой окантовки створок. Эти остатки почти всегда деформированы и истончены, и легко рвутся на отдельные фрагменты. К еще более редким остаткам представителей этого семейства можно отнести головные щиты, створки и элементы фильтрующих конечностей.

Помимо *Daphniidae*, плохо сохраняются остатки представителей *Macrothricidae sensu lato* (*Macrothricidae*, *Acantholeberidae*, *Ophryoxidae*), а также все *Harplopoda* и *Stenopoda* (из отложений известны только редко встречающиеся мандибулы, постабдомены с коготками и сегменты антенн) (Davidson et al., 2007; Sarmaja-Korjonen, 2007; Korosi, Smol, 2012a; Garcia-Giron et al., 2018).

Отдельного обсуждения заслуживают эфиппиумы дафнид и других представителей отряда *Anomopoda* – своеобразные хитиновые капсулы с заключенными в них покоящимися яйцами (Kotov et al., 2016, 2019). Их оболочки образуются из утолщенных, видоизмененных створок тела самки и сбрасываются ею при линьке вместе с заключенными между ними созревшими покоящимися яйцами. В соответствии со своим биологическим предназначением, эфиппиумы обладают выдающейся устойчивостью к разнообразным воздействиям среды (Котов, 2013; Radzikowski, 2013). В многолетнемерзлых отложениях плейстоцена, а также в осадках регулярно пересыхающих степных водоемов, изобилующих минеральными частицами, эфиппиумы встречаются весьма часто в идеальной сохранности, тогда как любые другие остатки кладоцер в тех же отложениях могут отсутствовать. Большинство эфиппиумов *Daphniidae* может быть определено до рода или группы видов, однако исследования на СЭМ показывают, что архитектура их поверхности довольно разнообразна и видоспецифична, и при надлежащем исследовании может быть использована в качестве диагностической структуры (Mergeay et al., 2005; Kotov et al., 2018), причем эфиппиумы обычны не только в позднеголоценовых, но и раннеголоценовых и плейстоценовых отложениях озер и временных водоемов (Kotov et al., 2019).

На примере ряда водоемов было показано, что соотношения, в которых остатки разных видов кладоцер встречаются в отложениях озера, одинаковы в пределах этого самого озера (Mueller, 1964; Frey, 1976). Согласно этим работам, абсолютное число

остатков на единицу грунта уменьшается от берега к центру, но пропорции видов остаются неизменными. Позже на примере озера Pieni-Kaugo (Финляндия) была продемонстрирована гетерогенность состава остатков кладоцер в пространстве, связанная автором с влиянием локальных гидрологических процессов (обусловленных впадением и истечением реки) (Nevalainen, 2011). В данном озере остатки пелагических видов кладоцер захораниваются преимущественно в глубинной части, а литоральных и зарослевых форм, соответственно – в мелководных участках. Исходя из этого, закономерности пространственного распределения остатков кладоцер при седиментации и связанный с этим вопрос репрезентативности проб отложений требуют более детального исследования.

Зачастую тафономические свойства исследуемой группы подсказывают нам определенный характер работы с ней, ограничивая возможности инструментальной или химической обработки материала, и вынуждая задумываться о пригодности тех или иных методов исследования. На ранних этапах становления карцинологического анализа, поднимался вопрос выбора наиболее приемлемого способа численного учета остатков кладоцер в исследуемом материале (Смирнов, 2010). Сложность создавал тот факт, что хитиновые экзоскелеты ветвистоусых ракообразных крайне редко захораниваются целиком, распадаясь, как правило, на отдельные элементы (Frey, 1960; Sebestyen, 1965). Для большинства (но не для всех) видов Cladocera “стандартным” является набор, состоящий из головного щита, левой и правой створок карапакса (которые могут оставаться соединенными, а могут разделиться в процессе седиментации), постабдомена (в отдельных случаях также может разделиться на две части по линии симметрии) (Szeroczynska, Sarmaja-Korjonen, 2007). Такая ситуация создает потенциальную опасность при подсчете остатков учесть одну и ту же особь несколько раз. Чтобы избежать этого, предлагалось при анализе “собирать” из обнаруженных остатков каждого вида полные экзоскелеты (“комплекты” из головного щита, двух створок и постабдомена) (см. Смирнов, 2010), однако этот подход не нашел применения, по-видимому из-за выраженного лимитирующего действия наиболее малочисленных фрагментов. Неоднократно отмечалось, что в отложениях фрагменты некоторых кладоцер присутствуют не в естественных пропорциях (Brugam, Speziale, 1983; Bilska, Mikulski, 1979), однако данный вопрос подробно не изучался.

Гораздо более удачным оказалось предложение учитывать каждый вид по преобладающему в образце типу его остатков (Goulden, 1969; Frey, 1986). Например, если в ходе анализа были найдены 5 головных щитов, 3 карапакса и 1 постабдомен *Chydorus sphaericus*, то следует считать, что остатки принадлежат 5 условным особям данного вида

– по числу головных щитов, как преобладающего типа остатков данного вида. Этот способ подсчета был признан оптимальным и применяется в настоящее время большинством исследователей субфоссильных кладоцер (Szeroczynska, Sarmaja-Korjonen, 2007; Nykanen et al., 2009; Bos, Cumming, 2003; Korosi, Smol, 2012, Frolova et al., 2017). Такой способ подсчета полностью исключает вероятность учета нескольких разрозненных остатков, принадлежащих одной особи. Получаемые в итоге значения соответствуют минимальному числу особей каждого вида, находящихся в исследованном объеме материала, а соотношения видов (по числу особей) якобы оказываются наиболее приближенными к таковым в некогда существовавшем сообществе. Однако в отношении последнего имеются возражения, проистекающие из биологических и тафономических особенностей именно кладоцер. В отложениях захораниваются не только трупы особей, но и многочисленные экзувии (линочные шкурки), сброшенные этими особями в течение их жизни, причем количество экзувиев существенно превышает количество трупов. Хитиновые фрагменты, происходящие из экзувиев и погибших особей в субфоссильном состоянии неотличимы. Частота линек у кладоцер зависит от условий среды (в частности, температуры воды и обилия кормовых ресурсов), и видоспецифична, т.е. за равный промежуток времени при одинаковых условиях особи разных видов кладоцер линяют неодинаковое число раз (Смирнов, 1971; Bottrell, 1975a, 1975b; Murugan, Job, 1982). Учитывая, что в отложения попадает гораздо большее число экзувиев (линочных шкурок), нежели трупов, а также принимая во внимание невозможность их визуально отличать среди субфоссильных остатков кладоцер, мы вынуждены констатировать, что еще на стадии “дождя трупов и экзувиев” соотношения численностей видов оказываются искаженными неизвестным для нас образом. Таким образом, за определенный промежуток времени разные виды кладоцер, населяющие водоем, привносят в его отложения разное количество экзувиев в пересчете на одну особь, и какие бы то ни было попытки оптимизировать палеолимонологические данные и экстраполировать их на реальные соотношения видов в биоценозе, заранее обречены на провал.

Еще одним альтернативным способом учета субфоссильных остатков кладоцер является таковой, подразумевающий принятие любого идентифицируемого фрагмента за условную единицу соответствующего вида (далее – метод подсчета “по общему числу остатков”) (Megard, 1967; Whiteside, 1969; Смирнов, 2010). Результаты такого учета, выраженные в процентах, представляют собой доли остатков разных видов кладоцер в тафоценозе, в меньшей мере претендуя на соответствие каким-либо количественным характеристикам нативного сообщества.

Тафоценоз водоема как “кривое зеркало” водных экосистем

Исследователями неоднократно отмечалось, что состав тафоценоза не в полной мере соответствует таковому материнского сообщества, его сформировавшего (Kattel et al., 2007; Davidson et al., 2007; Nykanen et al., 2009; Garcia-Giron et al., 2018). Несмотря на это обстоятельство, получаемые в результате анализа субфоссильных остатков первичные данные зачастую интерпретируют так, будто они идентичны наблюдениям за живым сообществом и происходящими в нем процессами. Так, увеличение или уменьшение обилия остатков отдельных групп и видов, их появление или исчезновение в летописи отложений водоема отождествляется с реальными колебаниями численности, эпизодами вселения и вымирания в водоеме. Вместе с тем, есть основания полагать, что искажения, вносимые разнообразными тафономическими процессами, в значительной мере отдаляют субфоссильное сообщество от сообщества исходного (Barker, 1992).

Наибольшую проблему составляет отнюдь не разрушение остатков как таковое, а то, что оно может происходить избирательно (Barker et al., 1994; Ryves et al., 2001, Battarbee et al., 2005). Один и тот же повреждающий фактор по-разному действует на остатки разных групп и видов организмов, в результате чего их естественные соотношения искажаются. Действие такого фактора может неоднократно усиливаться и ослабевать, появляться и исчезать полностью в течение существования водоема, имитируя в летописи отложений динамику тех групп и видов, на сохранность которых этот фактор влияет наиболее ощутимо. Тем не менее, даже это прискорбное, на первый взгляд, обстоятельство может быть использовано во благо исследования, если тафономические особенности изучаемой “индикаторной” группы в достаточной мере изучены (Wilson, 1988). Мы можем наблюдать успех применения таких “тафономических изъянов” в пользу науки на пока немногочисленных, но весьма убедительных примерах – в частности, на исследованиях растворения раковин диатомей в морских и континентальных водах с высокой минерализацией (Battarbee et al., 2005; Ryves et al., 2009). Однако на данный момент лишь немногие группы организмов могут считаться достаточно исследованными с точки зрения тафономии. Необходимость таких знаний диктуется не только и не столько их самостоятельной интерпретационной ценностью (как в приведенном выше примере), но обязательством по мере возможности избегать ошибочной трактовки наблюдаемых трендов.

Тафоценоз есть отражение экосистемы в “кривом зеркале”, поскольку в процессе седиментации биологические остатки подвергаются воздействию множества факторов. Степень искажения отражения материнской экосистемы в тафоценозе может изменяться

как в пространстве, от водоема к водоему (Park et al., 2003; Flower, Ryves, 2009; Tietze, De Francesco, 2017), так и во времени – в разные периоды существования одного водоема в нем могут наблюдаться разные тафономические обстановки (Ryves et al., 2009).

В разных участках одного водоема условия седиментации и захоронения остатков живых организмов также могут существенно отличаться (McMinn, 1995; Ryves et al., 2013, Cristini, De Francesco, 2017; Hassan et al., 2018). Часть остатков более устойчива к воздействиям среды, другие же – деформируются, повреждаются или даже полностью разрушаются и выпадают из тафоценоза. В разных водоемах условия, способствующие или, наоборот, препятствующие сохранению остатков тех или иных групп организмов, также могут существенно отличаться. Количественные показатели субфоссильного комплекса, таким образом, являются изначально искаженными, и их, по нашему убеждению, следует воспринимать несколько изолированно от показателей биоценоза водоема.

Помимо искажений, вносимых естественными тафономическими процессами, на оценку состава тафоценозов и, следовательно, интерпретацию получаемых в результате палеоэкологического анализа данных оказывают влияние и используемые специалистами методы предварительной обработки материала и проведения анализа. Так, на примере субфоссильных кладоцер (выше) мы увидели, что оценка обилия видов может производиться по разным методикам, результаты применения которых, очевидно, будут различаться. На данный момент большинство палеолимнологов-кладоцерологов оценивают обилие видов в тафоценозах по наиболее частому (для каждого вида) типу остатков. Мы же в своей работе вынуждены учитывать кладоцер по числу всех встреченных фрагментов. Такой подход применял российский гидробиолог и карцинолог Н.Н. Смирнов (1978; 2010; 2011) в рамках предложенного им метода комплексного альго-зоологического анализа озерных отложений. Этот метод предполагает тотальный учет всех остатков водных беспозвоночных и альгофлоры, которые могут быть определены хотя бы до таксонов высокого ранга. Каждый встреченный субфоссильный фрагмент принимается за условную единицу, в результате чего выясняется доля остатков любой группы или вида в тафоценозе. Поскольку охватываемые таким исследованием организмы (а это, например, хирономиды, губки, мшанки, остракоды, кладоцеры, раковинные амёбы и инфузории) оставляют заведомо различное (иногда в тысячи раз) количество сохраняющихся в отложениях остатков, можно с уверенностью сказать, что получаемые в результате такого анализа значения обилия прямо не соответствуют никаким показателям живого сообщества, сформировавшего тафоценоз. На первый взгляд, этот факт кажется досадным, и даже дискредитирующим сам метод исследования. С другой стороны, прежде

чем считать его таковым, следует, во-первых, признать принципиальное отсутствие альтернативного способа учета сразу всех групп, составляющих тафоценоз, а во-вторых – выяснить, чему соответствуют численные данные, получаемые в ходе других, общепризнанных и широко используемых методов, таких как диатомовый, хирономидный и кладоцерный анализ.

Независимо от применяемого способа количественного учета субфоссильных остатков, при анализе и интерпретации полученных результатов крайне важно понимать и принимать во внимание, что в определенных условиях остатки той или иной группы могли сохраняться не в полном объеме, или не сохраняться вовсе. Их отсутствие в пробах отложений не указывает однозначно на их реальное отсутствие в водоеме в соответствующем данному слою периоде времени.

Применение некоторых способов предварительной подготовки образцов также может исказить структуру тафоценоза. Методики обработки образцов донных отложений для зоологического анализа могут быть весьма разнообразны, однако все они преследуют сходные цели – удаление мешающих просмотру препаратов частиц, а также повышение концентрации интересующих субфоссильных остатков. Среди примесей, затрудняющих изготовление препаратов для анализа и непосредственно идентификацию и количественный учет биологических остатков, в донных отложениях могут присутствовать как минеральные (глинистые и известковые частицы, песок, камни), так и органические – растительный детрит, частицы торфа, фрагменты вегетативных частей растений. Крупные (более 0.5–1 мм) неорганические частицы легко удаляются путем промывания образца на сите с последующим сбором и отстаиванием фильтрата. Также избавиться от песчинок и камешков можно с помощью отмучивания навески отложений в воде и дальнейшего отстаивания (либо центрифугирования) взвеси. Для анализа отбирают материал, осевший поверх минеральной фракции. Более мелкие минеральные фракции предлагали удалять обработкой образца соляной HCl или плавиковой HF кислотами (Freu, 1986).

Частичное или полное удаление аморфного органического материала и небольших частично разложившихся фрагментов растений часто удается выполнить путем нагревания образца отложений в 10% растворе КОН (дефлокуляция). Данная методика давно и широко применяется в мировой палеолимнологической практике (Goulden, 1969; Freu, 1986; Bigler et al, 2006 и др.). В отдельных случаях дефлокуляция с помощью КОН не приносит существенного результата, либо для его достижения требуются продолжительное время (Goulden, 1966). Существенным недостатком данной методики является ее разрушающее действие на некоторые тонкие и нежные остатки, что приводит

к утрате части субфоссилий (Matveev, 1986). Разрушение биологических остатков, содержащихся в образце, при этом происходит избирательно, что может весьма существенно исказить процентный состав субфоссилий, и привести к недоучету отдельных групп и видов, что особенно недопустимо при проведении комплексного зоологического анализа. Так, в результате дефлокуляции КОН разрушаются инкрустированные минеральными частицами раковины ризопод, а также большинство элементов экзоскелета дафнид (Cladocera). Многие исследователи указывали на незначительное присутствие остатков дафнид в отложениях (несмотря на широкую распространенность и высокую численность их в планктоне многих водоемов), а также на недоучет их остатков при кладоцерном анализе (Sarmaja-Korjonen, 2007). Так, например, М. Никанен с соавторами, сопоставляя количественные данные по рецентному зоопланктону с данными кладоцерного анализа отложений, обнаружили существенную “недопредставленность” *Daphnia*, *Ceriodaphnia* и *Diaphanosoma* в отложениях. Предварительно обработав пробы нагреванием в 10%-ном растворе КОН в течение 30 мин., авторы связали дефицит остатков дафнид с плохой их сохранностью, а также с потерями при последующей промывке осадка на сите. Мы полагаем, что в этом, а также и во многих других случаях, недоучет дафнид может быть обусловлен (по крайней мере – отчасти) именно применением щелочной дефлокуляции.

Таким образом, мы вынуждены признать ограниченность наших знаний по соответствию тафоценозов материнским сообществам, особенностям их структуры и формирования. Данная работа посвящена исследованию этой проблематики на примере рецентных (сформировавшихся в течение последних лет) отложений разнотипных, преимущественно небольших по размерам, водоемов Российской Федерации.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Районы исследований. Пробы рецентных отложений водоемов, исследованные в рамках данной работы, были отобраны в нескольких регионах Российской Федерации. Основу материала составили пробы из Московской (рис. 1, метка 1), Волгоградской и Саратовской областей (рис. 1, метка 2). Помимо них были проанализированы образцы из Северной Якутии (окрестности пос. Тикси и п-ов Быковский, рис. 1, метка 3) и с Камчатки (район оз. Кроноцкое и некоторые водоемы вдоль маршрута Усть-Камчатск – Мильково (рис. 1, метка 4)), которые были использованы только в одном исследовании. Список всех исследованных водоемов с их географическими координатами и некоторыми характеристиками приведен Приложении 1.



Рис 1. Основные регионы, в которых были отобраны пробы донных отложений для данного исследования.

В сравнительных целях, помимо материала из малых водоемов, нами были исследованы рецентные отложения нескольких относительно крупных озер Московской области: оз. Глубокое (Рузский р-н), озера Белое-Бордуковское, Черное-Бордуковское, Власовское, Лемешинское, Кендур (Шатурский р-н), а также озера Кроноцкого (Камчатка, Кроноцкий заповедник). Для каждого из водоемов исследовали 1–3 пробы рецентных отложений, отобранных в наиболее глубокой точке.

Дизайн каждого конкретного исследования описан в специальных разделах ниже.

Отбор наилокв. Значительная часть исследований, проведенных в рамках данной работы, выполнена на основе изучения рецентных (современных) отложений водоемов разных типов. Под рецентными отложениями подразумевается самый верхний полужидкий слой седиментов мощностью 2–3 см, накопившийся в водоеме за последние годы (приблизительно 3–10 лет). В зарубежной литературе такие отложения обычно обозначаются как “surface sediments”.

Отбор материала из верхних слоев отложений производили по возможности в наиболее глубокой части водоемов, либо (при сложности определения глубин) в центральной части различными способами, в зависимости от размеров и глубины водоема. В небольших и мелководных водоемах сбор донного материала производили, достигая глубинной части вброд и зачерпывая отложения пробиркой, либо с помощью самодельного пробоотборника (рис. 2), представляющего собой шприц объемом 50-100 см³ с обрезанным наконечником, монтированный на разборной штанге и приводимый в действие натяжением шнура. В больших по размеру, но мелководных водоемах, пробоотбор производился теми же методами, но центральной части водоема достигали на надувной лодке, либо вплавать.

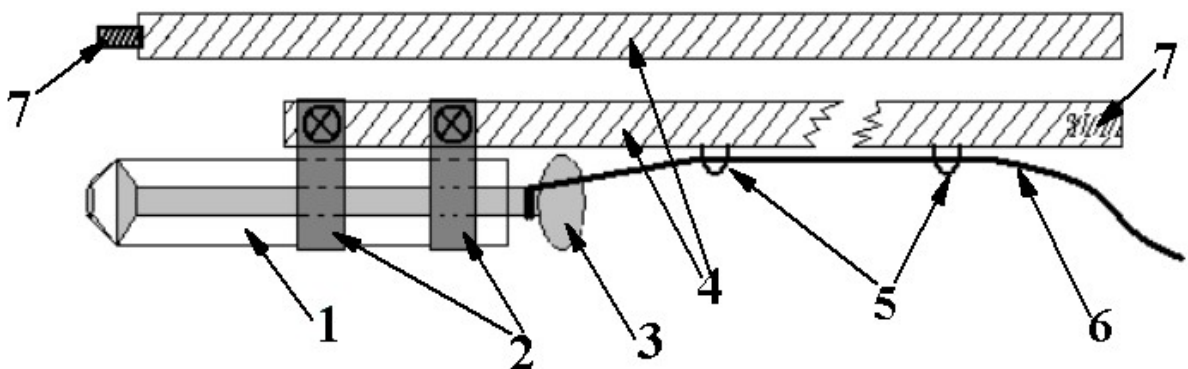


Рис. 2. Схема поршневого пробоотборника. 1 – шприц объемом 50 см³ с обрезанным наконечником; 2 – крепления шприца (хомуты) к штанге; 3 – поршень шприца; 4 – разборная штанга; 5 – пропускные кольца; 6 – шнур; 7 – резьбовые соединения колен штанги.

В водоемах с большой глубиной (более 3 м) отбор проб рецентных отложений производили с помощью лота Воронкова (рис. 3) или аналогичных ему приспособлений. В большинстве случаев, такие работы проводили со льда или с лодки. Достигая дна, устройство неглубоко погружается в рыхлые отложения, в верхней его части приподнимается крышка и емкость заполняется полужидкими отложениями. При подъеме

крышка плотно закрывает емкость с пробой, препятствуя потере материала. Поиск участков с наибольшей глубиной осуществляли с помощью портативного эхолота (JJ-Connect Fisherman 200, Китай) либо визуально, в случаях небольших размеров водоема и достаточной прозрачности воды.

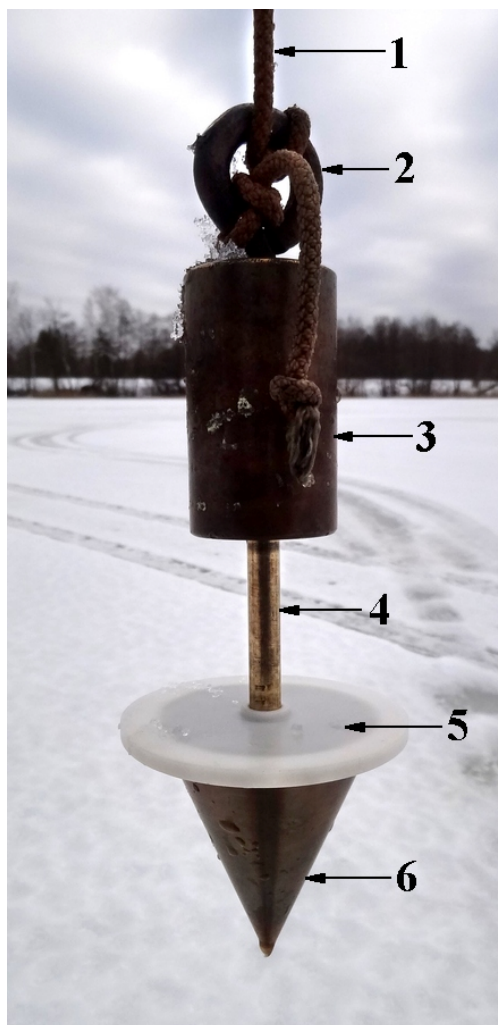


Рис. 3. Лот Воронкова (внешний вид). 1 – шнур, 2 – крепление, 3 – груз, 4 - ось опускания/поднятия крышки, 5 – подвижная крышка, 6 – конусный резервуар.

Отбор колонок отложений. Поскольку для решения большей части поставленных в данной работе задач изучение временной динамики в тафоценозах не требовалось, нами были привлечены результаты анализа лишь нескольких коротких колонок, которые были отобраны в существующих ныне озерах. Их отбор производили с помощью гравитационного пробоотборника (англ. gravity corer), изготовленного в мастерской РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева (рис. 4) по образцу прибора, имеющегося в распоряжении ВНИРО.

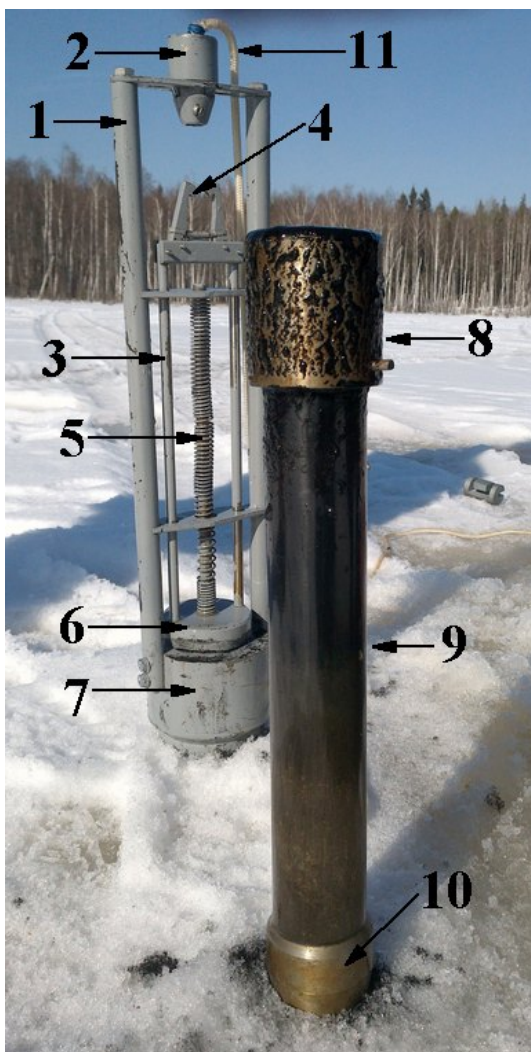


Рис. 4. Гравитационный пробоотборник (внешний вид).

1 – основание (станина), 2 – пусковой механизм, 3 – направляющие запирающего механизма, 4 – фиксаторы взведения, 5 – пружина запирающего механизма, 6 – запирающий клапан, 7 – утяжелитель, 8 – соединительная муфта насадки, 9 – трубка (плексиглас), 10 – наконечник, 11 – шнур.

Данный инструмент позволяет отбирать короткие колонки протяженностью до полуметра, однако удобен в транспортировке и позволяет проводить пробоотбор с надувной лодки в водоемах с любой глубиной. Устройство состоит из станины с запирающим пружинным механизмом, к которой в нижней части присоединяется насадка, представляющая собой трубу из органического стекла диаметром около 5 см и длиной 50 см с металлическим наконечником. Собранный механизм опускается на дно на тросе, где под собственным весом врезается в отложения. Трубчатая насадка заполняется отложениями, при этом сохраняется естественная последовательность слоев, т.е. не происходит перемешивания материала. Затем по шнуру сбрасывается скользящий посыльный груз, соударение которого с пусковым механизмом приводит к срабатыванию запирающего механизма, в результате чего верхнее отверстие насадки герметично закрывается клапаном, предупреждая потерю или перемешивание керна при извлечении и подъеме устройства.

Колонку сохраняли в закупоренной пробками насадке, либо непосредственно после извлечения разделяли на слои ножом или шпателем. Пробу из каждого слоя

индивидуально упаковывали и этикетировали с указанием номера колонки и номера слоя. В рамках данной работы мы использовали самые верхние 1–2 слоя из отобранных колонок.

Хранение и камеральная обработка образцов. Все образцы современных отложений, а также материал из озерных колонок, сразу после отбора упаковывали в герметичную индивидуальную тару (пластиковые пробирки, пенициллиновые флаконы, зип-пакеты) в состоянии естественной обводненности либо разбавленными водой из того же водоема. Никакие фиксирующие реактивы не применяли. Во время экспедиций собранный материал по возможности хранили в темном прохладном месте, а затем помещали на постоянное хранение в холодильник с температурой около 4°C до момента обработки и анализа.

Поскольку используемый нами подход предполагает учет всех зоогенных и водорослевых остатков, мы отказались от применения какой-либо предварительной химико-физической обработки исследуемых образцов, за исключением отдельных оговоренных случаев, однако и в этих случаях часть материала предварительно изучалась до обработки.

Приготовление микропрепаратов для анализа рецентных отложений. Для проведения альго-зоологического анализа проб рецентных отложений, а также материала из колонок современных озер, готовили временные микропрепараты на водно-глицериновой основе. Для этого образец отложений в состоянии естественной влажности (либо дополнительно разбавленный фильтрованной водой) тщательно перемешивали до гомогенного состояния и наносили 1 каплю (около 0.05 мл) полученной суспензии на предметное стекло. Сюда же добавляли 2–3 капли безводного глицерина, размешивали с образцом и равномерно распределяли материал на предметном стекле деревянной или стеклянной палочкой, затем накрывали покровным стеклом 24 x 60 мм.

Идентификация и количественный учет субфоссильных остатков. Определение и подсчет субфоссильных остатков водорослей и беспозвоночных осуществляли тотально, т.е. учитывая все встреченные пригодные для идентификации до какого-либо таксономического уровня остатки. Анализ (количественный учет и определение субфоссильных остатков) проводили на увеличениях 10 x 10 и 10 x 20 светового микроскопа Olympus MZ4.7.

В соответствии с методикой Смирнова (2010), проводили анализ в три этапа, или уровня, рассмотренные ниже.

Уровень 1. Общий альго-зоологический анализ. На данном этапе все животные (далее – зоогенные) остатки учитывали суммарно, как группу “Animalia”, а остатки

альгофлоры определяли до крупных таксономических рангов: диатомовые (Bacillariophyta), десмидиевые (Desmidiaceae), зеленые (Chlorophyta), золотистые (Xanthophyceae), харовые (Charophyta), и цианобактерии (Cyanophyta). Каждый встреченный фрагмент принимали за одну условную единицу, независимо от его размера. То есть и цельная колония какой-либо водоросли, и одиночная клетка, учитывались как 1 (единица).

Уровень 2. Групповой зоологический анализ. На этом уровне учитывали только зоогенные остатки, определяя их принадлежность к таксонам высоких и средних рангов. Список таксонов в большинстве случаев соответствовал таковому, рекомендованному Н.Н. Смирновым. В большинстве случаев, список групп на данном уровне был таков: Cladocera (Ветвистоусые ракообразные), Ostracoda (Ракушковые раки), Testacea (раковинные амебы, корненожки), Turbellaria (свободноживущие плоские черви), Spongia (губки), Bryozoa (мшанки), личинки двукрылых: Chironomidae, Chaoboridae и Ceratopogonidae, Insecta (прочие), Acari (клещи). В отдельных случаях в количественный подсчет включали некоторые другие группы, например раковинных инфузорий Tintinnida и отдельные группы коловраток, при значительном их участии в тафоценозе. Единичные находки, такие как не до конца разрушенные экзоскелеты Copepoda, а также чешуйки крыльев бабочек, фрагменты наземных клещей, и пр. в основной подсчет не включали, отмечая факт такой находки в примечаниях. На данном этапе анализа, как и на предыдущем, каждый определяемый до требуемого ранга фрагмент учитывали как одну условную единицу.

Уровень 3. Кладоцерный анализ. Этот этап по своей сути соответствовал широко практикуемому в современной палеолимнологии кладоцерному анализу донных отложений. Однако, он проводится без предварительной физико-химической обработки образцов отложений (в частности, дефлокуляции материала в горячем растворе КОН). Количественный учет видов кладоцер производили по всем встреченным фрагментам (т.е. любой встреченный идентифицируемый фрагмент принимается за 1 условную единицу), а не по наиболее обильному элементу экзоскелета, индивидуальному для каждого вида – как это принято среди большинства отечественных и зарубежных коллег, занимающихся кладоцерным анализом донных отложений. Последний способ учета субфоссильных кладоцер был применен нами лишь в специальном исследовании, посвященном сравнению оценок двух методов количественного анализа тафоценозов кладоцер.

На каждом из описанных выше этапов анализа по возможности насчитывали не менее 200 фрагментов (в редких случаях – 100 фрагментов). Данное число учтенных остатков признано достаточным для статистической достоверности полученных

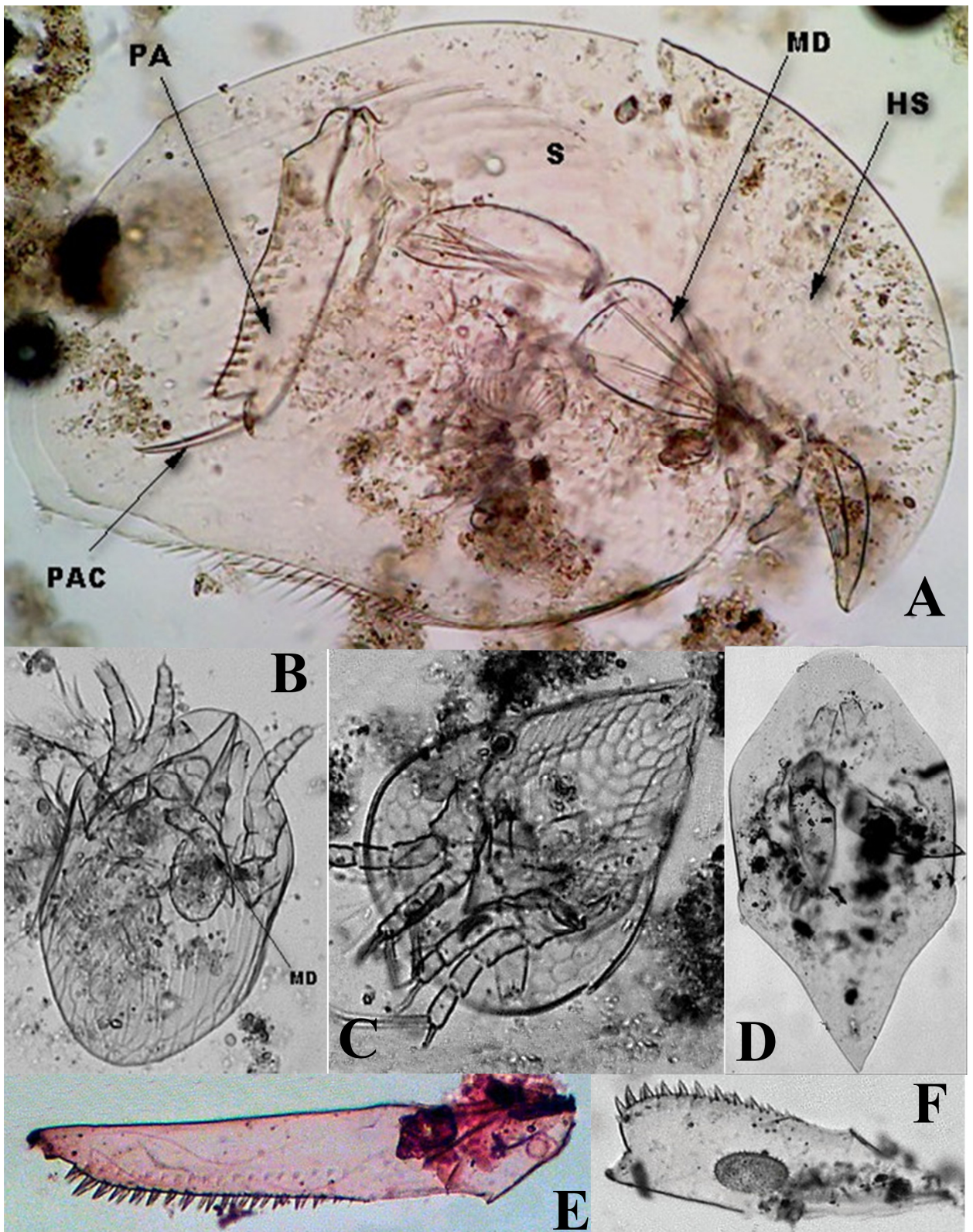
результатов (Гричук, 1948; Предтеченский, 1960; Goulden, 1964, 1966, Kurek et al., 2010). При наличии остатков большого числа видов кладоцер в пробе, их учет проводился до 300 и более условных единиц. Для каждой пробы исследовали не менее трех микропрепаратов.

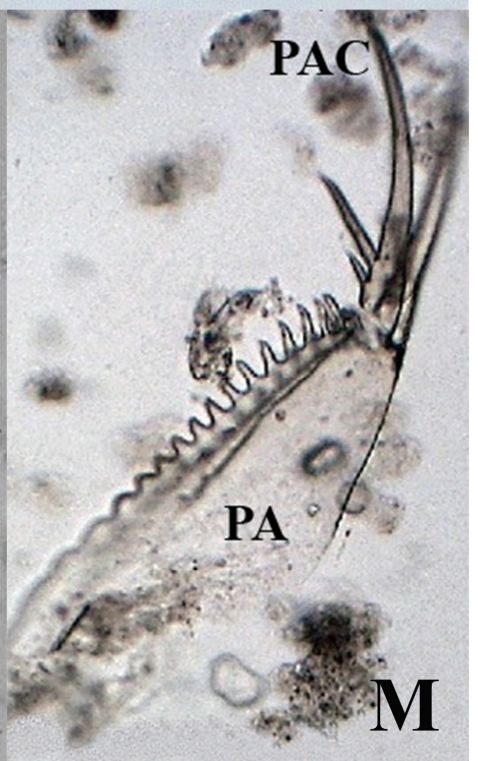
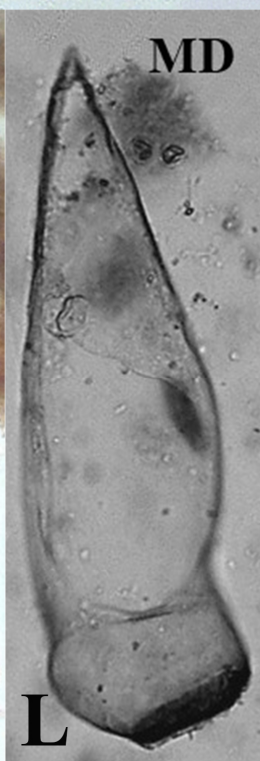
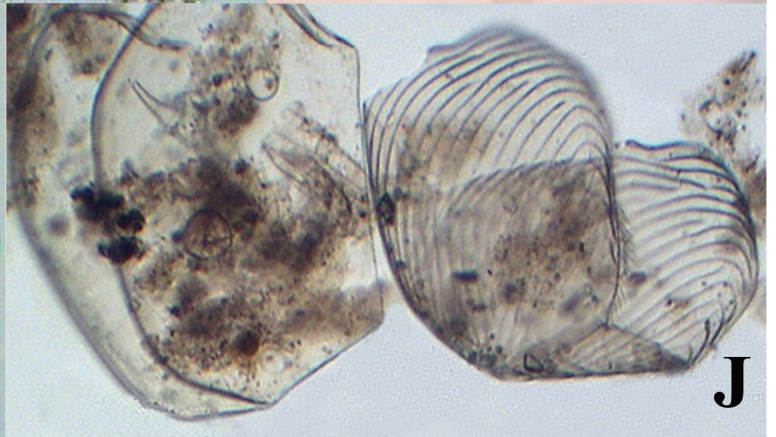
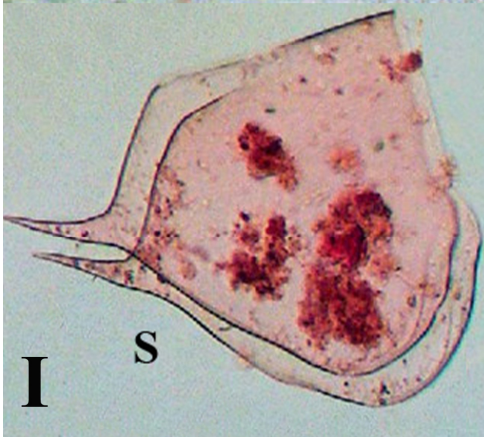
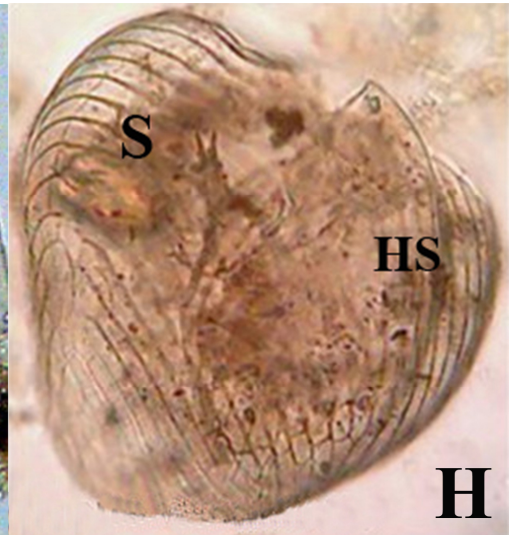
Следует отметить, что один и тот же субфоссильный фрагмент мог быть учтен в протоколах нескольких уровней анализа одновременно. Так, например, фрагмент экзоскелета кладоцеры *Chydorus sphaericus* отмечали в протоколах всех трех уровней анализа: на первом уровне – в группе “Animalia”, на втором – в “Cladocera”, и на третьем – в “*Chydorus sphaericus*”. При достижении на каком-либо из уровней анализа суммы остатков в 200 условных единиц, подсчет по данному уровню прекращали, если не было необходимости его продолжать.

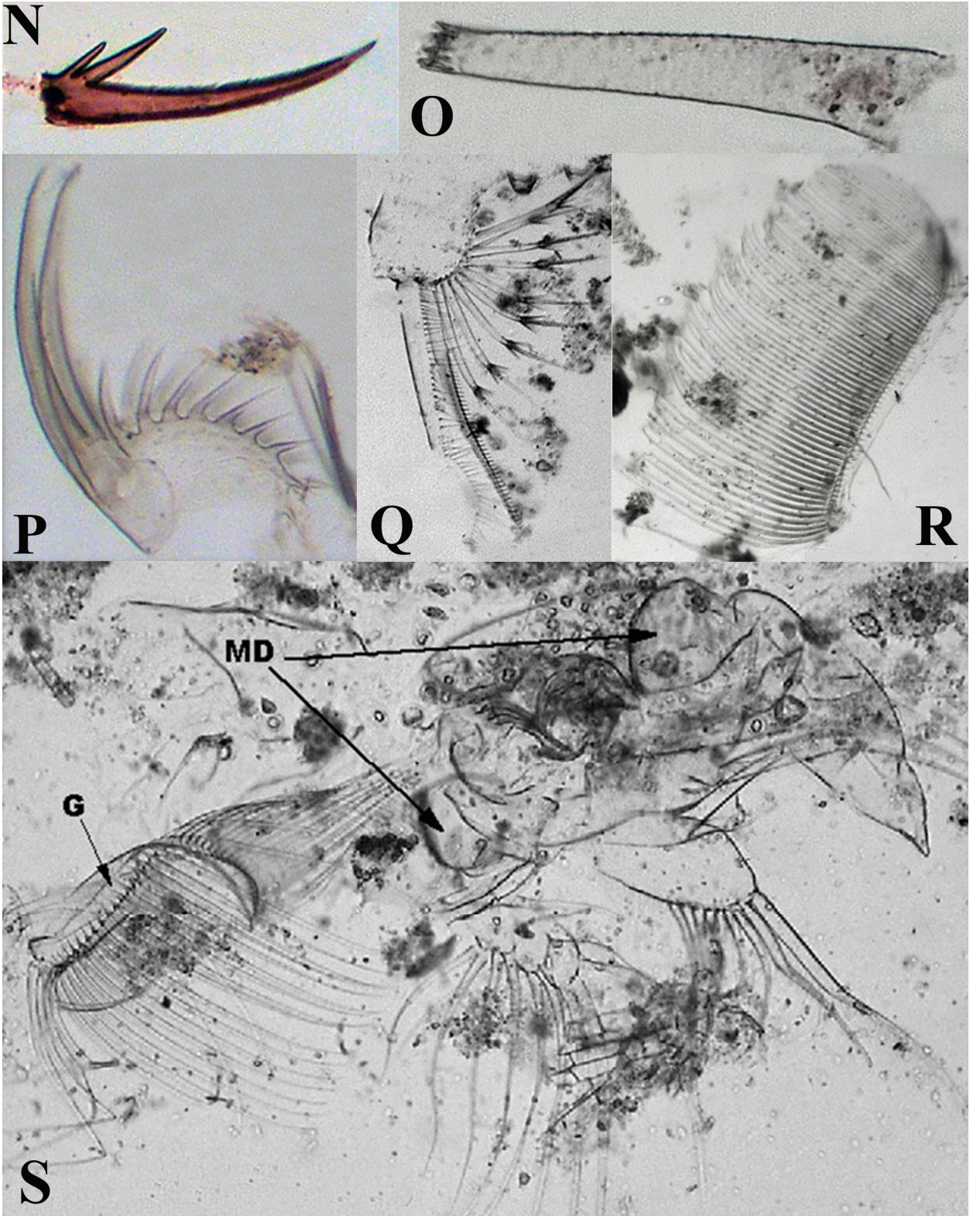
В качестве вспомогательной литературы при определении субфоссильных остатков ветвистоусых ракообразных использовали иллюстрированный атлас “Atlas of Subfossil Cladocera from Central and Northern Europe” (Szeroczynka, Sarmaja-Korjonen, 2007) и работу (Korhola, Rautio, 2001). Для уточнения идентификации остатков представителей некоторых наиболее проблемных групп Cladocera привлекали актуальные морфологические описания соответствующих родов и видов (например: Kogovchinsky, 2015, 2018; Sinev, 2016).

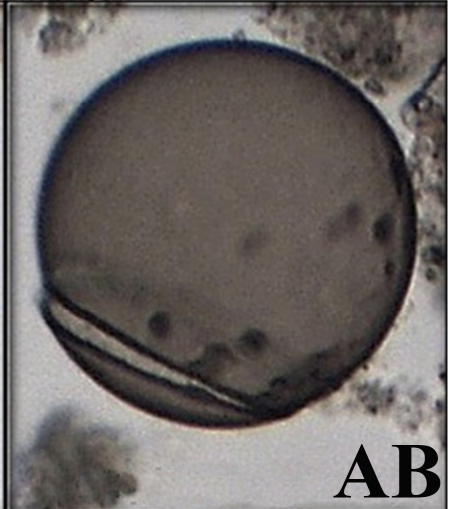
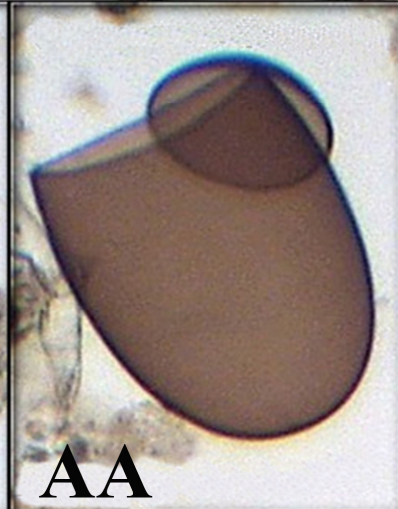
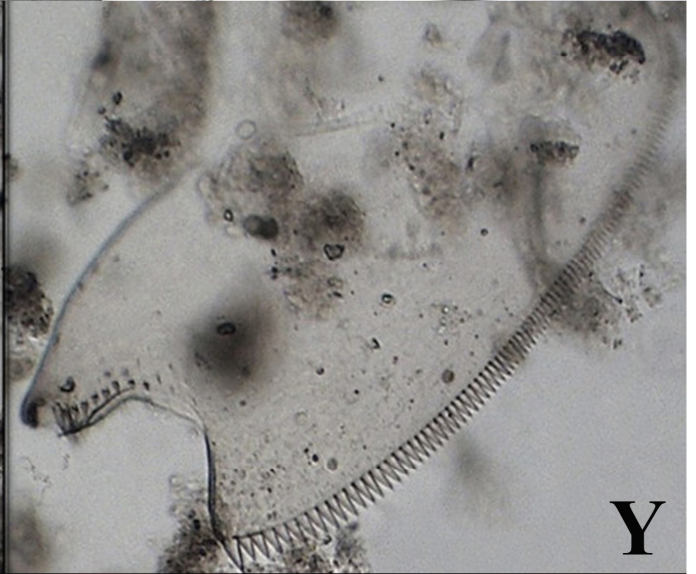
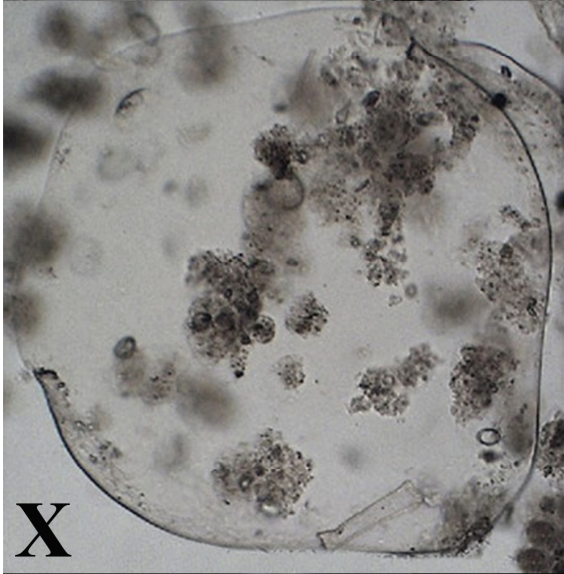
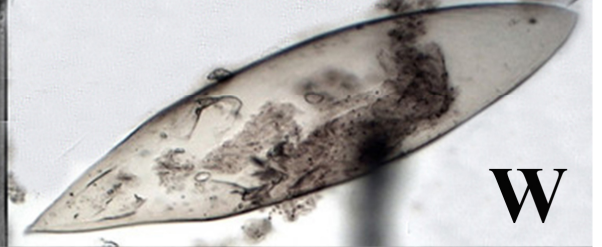
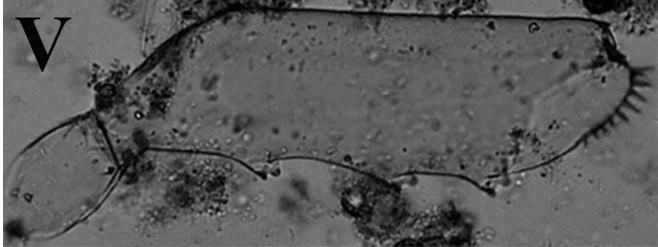
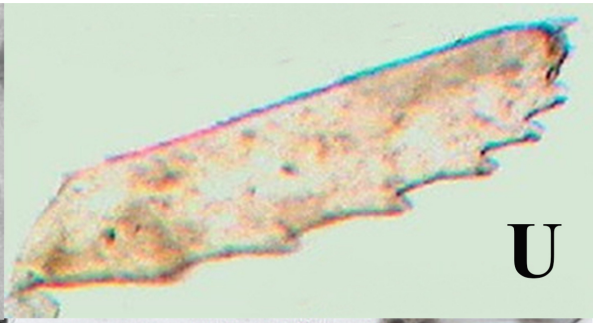
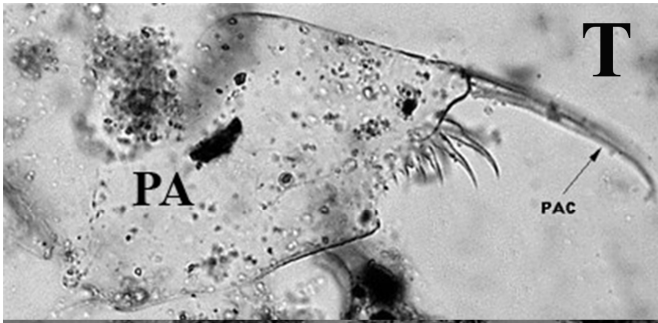
Определение остатков других беспозвоночных до требуемого таксономического ранга, как правило, не вызывало затруднений. Значительная часть их субфоссильных фрагментов была определена с помощью ключей и иллюстраций двухтомной книги “Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России” (Алексеев, Цалолихин, 2010) и обобщающей работы по зоологическому анализу донных отложений (Смирнов, 2010).

На рис. 5 представлены субфоссильные остатки кладоцер и некоторых других водных беспозвоночных.









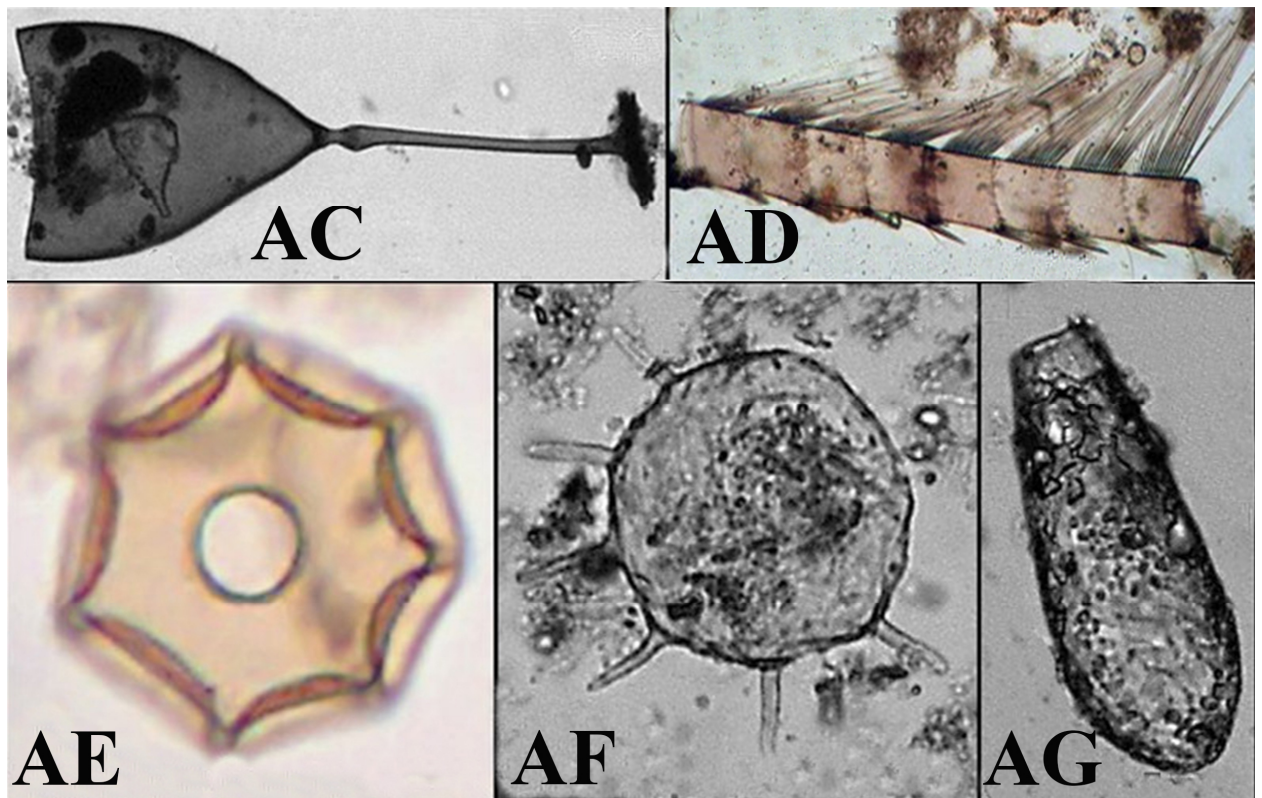


Рис. 5. Субфоссильные остатки ветвистоусых ракообразных и некоторых других водных организмов из рецентных отложений исследованных водоемов. А – *Acroperus harpae*, полный экзоскелет (без конечностей); В – *Alonella exigua*, головной щит; С – *Graptoleberis testudinaria*, головной щит; D – *Alona affinis*, головной щит; E – *Camptocercus rectirostris*, постабдомен; F – *Alona affinis*, постабдомен; G – *Alonella exigua*, полный экзоскелет (без конечностей); H – *Alonella nana*, створки и головной щит; I – *Bosmina coregoni*, створки; J – *Chydorus sphaericus* s.l. (слева) и *Alonella nana* (справа), створки; K – *Bythotrephes longimanus*, мандибула; L – *Alona* sp. (“large species”), мандибула; M – *Ophryoxus gracilis*, постабдомен; N – *Eurycercus lamellatus*, постабдоминальный коготок; O – *Polyphemus pediculus*, постабдоминальный вырост; P – *Daphnia* sp. (ex gr. *D. longispina*), постабдомен; Q – Daphniidae, конечность; R – *Daphnia* sp., гнатобаза; S – Daphniidae, мандибулы и некоторые конечности; T – *Simocephalus* sp., постабдомен; U – *Sida crystallina*, третий сегмент экзоподита; V – *S. crystallina*, второй сегмент экзоподита; W – *Pleuroxus* sp., головной щит (деформирован); X – *Eurycercus lamellatus*, головной щит; Y – *Eurycercus* sp., постабдомен; Z, AA, AB, AC – коконы Turbellaria (Plathelminthes); AD – фрагмент насекомого; AE, AF, AG – панцири раковинных амёб (Rhizopoda: Arcellinida). Условные обозначения на некоторых фотографиях: HS – головной щит, S – створки, ПА – постабдомен, PAC – постабдоминальный коготок, MD – мандибула.

Дизайн отдельных исследований и критерии выбора водоемов

Представленность фауны беспозвоночных в тафоценозах степных водоемов Европейской Части РФ. Был выполнен комплексный анализ рецентных тафоценозов 26 степных водоемов Саратовской и Волгоградской областей. Критериями выбора этих водоемов послужили:

- разнообразный, но притом доступный для достаточно полного изучения в небольшие сроки состав их фауны
- эфемерность – т.е. непродолжительное, сезонное существование, уменьшающее вероятность существенной смены (сукцессии) биоценозов на протяжении вегетационного периода.
- низкое разнообразие биотопов в пределах водоема, приводящее к достаточно равномерному распределению биоты по его акватории.

Помимо проб наилок, для некоторых из этих водоемов нами были исследованы отсеы, полученные промывкой значительного объема донного осадка (3–5 л и более). Отложения промывали на водоеме, в сачке из мельничного газа (размер ячеек 400 мкм), для сбора эфиппиумов дафнид. После первичной промывки в отсеке оставались и остатки существенно меньших размеров, чем ячейки сетки. До анализа промытые таким образом образцы сохраняли во влажном состоянии, при температуре 5°C. Затем в них был исследован качественный состав зоогенных остатков при помощи стереомикроскопа Leica MZ7.5. Непосредственно перед анализом материал подвергли более тщательной промывке в мешочках из мелкоячеистого газа.

Помимо проб наилок, на многих водоемах с помощью планктонной сети были собраны пробы зоопланктона. Этот материал фиксировали 96% этиловым спиртом. В данных пробах нами был проанализирован качественный состав клadoцер и других ракообразных.

Оценку полноты выявления разнообразия Cladocera в регионе выполняли с помощью непараметрических методов экстраполяции видового богатства (Chao et al., 2005; Colwell et al., 2014). Матрицы встречаемости видов в пробах подготавливали с помощью программного модуля, разработанного А.В. Омельченко (Кабинет биоинформатики и моделирования биологических процессов ИПЭЭ РАН). Эмпирическую рандомизированную кривую накопления видов в зависимости от числа исследованных проб строили, используя пакет EstimateS 9.1. (Colwell et al., 2014). С помощью него также восстанавливали модельные кривые накопления таксонов, используя пять алгоритмов: Chao1, Chao2, Jackknife1, Jackknife2, Bootstrap.

Исследование пространственного распределения зоогенных остатков в тафоценозе. Критериями выбора водоема для исследования пространственной однородности тафоценоза были следующие:

- Водоем среднего размера для региона исследований (Московская обл.);
- Простая блюдцеобразная форма озерной котловины, отсутствие резких перепадов глубин, достаточно равномерное увеличение глубины водоема от берега к центру;
- Отсутствие выраженных течений, впадающих и вытекающих водотоков, способных повлиять на перенос и распределение остатков водных организмов по дну;
- Отсутствие активной хозяйственной деятельности человека в водоеме и вблизи него, по крайней мере, на протяжении нескольких десятков лет.

Этим критериям удовлетворяло озеро Кендур (Шатурский район Московской области).

Отбор проб в оз. Кендур для исследования пространственного распределения биологических остатков в тафоценозе был произведен вдоль радиальной трансекты, по направлению от берега к наиболее глубокой части озера. Всего было взято 5 проб из верхнего слоя отложений озера мощностью 2–3 см. Расстояния между соседними точками пробоотбора составляло около 30 м. Пробы отбирали вручную, в пластиковые пробирки объемом 50 см³, добираясь до точек отбора вплавь. Глубину в точках отбора измеряли с помощью размеченного шнура с грузом, а расстояние между точками оценивали с помощью навигатора Garmin GPSMAP 60CSx с точностью до 3 м.

Для оценки распределения остатков различных групп водорослей и беспозвоночных был выполнен комплексный трехуровневый анализ по методике Н.Н. Смирнова (2010). Полученные численные данные по каждому из трех уровней анализа были собраны в соответствующие таблицы. Вероятность случайности обнаруживаемых отличий между образцами определяли способом, изложенным ниже. Для каждого найденного таксона была составлена дополнительная таблица 2 x 5 (по числу образцов), в первой строке которой содержалось число учтенных остатков этого таксона, а во второй – число остатков прочих таксонов. При достаточном количестве учтенных остатков обсуждаемую вероятность оценивали по критерию χ^2 , а при малом числе остатков – по точному критерию Фишера (Кобзарь, 2006). Полученные значения вероятности корректировали методом Холма-Бонферрони (Holm, 1979).

Для выявления зависимости частоты встречаемости остатков разных таксонов Cladocera от расстояния от берега озера применяли обобщенную линейную модель (GLM). Данный класс моделей является расширением регрессионного анализа для таких случаев, в которых зависимая переменная представлена процентными соотношениями или

данными подсчета (Кабаков, 2014). Для малого числа точек довольно проблематично провести сравнение параметров нескольких моделей и выбрать из них наилучшую, поэтому мы ограничились двумя моделями. Было исследовано изменение числа остатков литоральных и пелагических видов *Cladocera* (на 200 единиц учёта) в донных отложениях с увеличением расстояния от берега.

Статистическую обработку данных выполняли в среде «R». Некоторые диаграммы были построены с помощью пакета “rioja” (Juggins, 2015).

Исследование пропорциональности представленности скелетных компонентов в тафоценозах ветвистоусых ракообразных. Исследование было выполнено на основе проб рецентных (поверхностных) отложений 27 пресных водоемов, расположенных в нескольких регионах России. Пробы (по одной из каждого водоема) отбирали в наиболее глубоком участке каждого водоема с помощью шприца на штанге, гравитационного бура, либо вручную зачерпывая ил пробиркой (при возможности достичь точки пробоотбора вплавь или вброд). Вне зависимости от способа взятия пробы, для исследования отбирали верхние 2–3 см отложений. Материал ничем не фиксировали, сохраняя его до момента анализа в обводненном состоянии при t не выше 5°C . Во избежание разрушения или утери той или иной части субфоссильных фрагментов, материал не подвергали никакой физико-химической обработке, приготовляя временные микропрепараты из 1–2 капель нативного ила, тщательно размешанных в нескольких каплях 50-процентного водного раствора глицерина. Для каждой пробы исследовали не менее трех микропрепаратов, заключенных под покровное стекло 24 x 65 мм.

Учету подлежали все встреченные фрагменты кладоцер (головные щиты, створки, эфиппиумы, постабдомены), определяемые до вида или группы трудноразличимых видов. К последним мы были вынуждены отнести и некоторые виды, надежно отличающиеся по одному или нескольким типам остатков, но неразличимые по каким-либо другим, поскольку это вызвало бы искажение реальной картины их представленности. Мелкие виды рода *Alona* (*A. rectangula*, *A. guttata*, *A. rustica* и *A. costata*) учитывали суммарно, поскольку с достаточной уверенностью до вида возможно определить лишь их постабдомены (Megard, 1964; Szeroczynska, Sarmaja-Korjonen, 2007). Аналогичным образом мы суммировали все остатки представителей рода *Pleuroxus* (*P. trigonellus*, *P. uncinatus*, *P. aduncus*, *P. truncatus*).

Для оценки представленности таксона по общепринятой методике (по наименьшему числу особей) подсчитывали его остатки по типам (головные щиты, створки, постабдомены) и определяли, какие из них были наиболее обильны в пробе. Данную процедуру повторяли для всех обнаруженных видов, а затем суммировали количества их

преобладающих фрагментов. За единицу створок принимали совокупность двух полустворок, независимо от того, находились они в соединенном состоянии или по отдельности. Попыток дифференцировать учитываемые створки на левые и правые не предпринимали, поскольку в большинстве случаев это невозможно в рамках световой микроскопии. Относительное обилие каждого вида определяли путем деления числа преобладающего у данного вида типа остатков на сумму преобладающих остатков всех учтенных видов. Результат также выражали в процентах.

Сравнение результатов двух методов подсчета остатков. Сравнение оценок двух методов учета было проведено на примере 19 водоемов из указанных выше, для которых сумма наиболее частых фрагментов всех видов кладоцер в нашем анализе не была значительно менее 100 ед. В общей сложности в каждой пробе определяли не менее 200 фрагментов кладоцер. Такое количество считается показательным в отношении качественного и количественного состава (Kurek et al., 2010) Согласно методике Смирнова (далее – “по общему числу остатков”), для вычисления относительного обилия вида в тафоценозе число всех найденных его остатков делили на общее число учтенных остатков кладоцер, выражая результат в процентах.

Для оценки представленности таксона по общепринятой методике (“по наименьшему числу особей”) подсчитывали его остатки по типам (головные щиты, створки, постабдомены) и определяли, какие из них были наиболее обильны в пробе. Данную процедуру повторяли для всех обнаруженных видов, а затем суммировали количества их преобладающих фрагментов. За одну створку принимали совокупность двух полустворок, независимо от того, находились они в соединенном состоянии или по отдельности. Попыток дифференцировать учитываемые створки на левые и правые не предпринимали, поскольку в большинстве случаев это невозможно в рамках световой микроскопии. Относительное обилие каждого вида определяли путем деления числа преобладающего у данного вида типа остатков на сумму преобладающих остатков всех учтенных видов. Результат также выражали в процентах.

Выявление локальных типов тафоценозов на примере водоемов Рузского и Шатурского районов Московской области. Пробы рецентных отложений были собраны в 24 малых водоемах Шатурского и Рузского районов Московской области. В каждом районе были исследованы 12 водоемов. Критериями выбора водоемов для данного исследования были: небольшой размер (не более 50 м в наибольшем прямом измерении) и глубина (до 2 м) и отсутствие периодов полного пересыхания котловины на протяжении последних 10 лет. Другие факторы, такие как трофический статус, происхождение, антропогенная нагрузка и загрязненность и т.п. не были селективными, поэтому данным

исследованием оказались охвачены различные водоемы – небольшие карьеры, озера в естественных впадинах рельефа, каналы ирригации и мелиорации, дренажные каналы, пруды. Расстояние между наиболее удаленными друг от друга водоемами в каждой из двух групп составляло приблизительно 10 км, а между самими группами – около 200 км.

Исследование проб донных отложений проводили по методике трехуровневого комплексного анализа, описанной нами ранее. Статистический анализ данных осуществляли с помощью программ Статистика 6.0 и PAST. Были выполнены кластерный анализ (UPGMA) и анализ главных компонент (PCA). Кластеризацию проводили как на основе данных о присутствии видов кладоцер, так и с использованием значений их относительного обилия в исследованных пробах.

Достоверность различий по составу тафоценозов между исследуемыми группами водоемов оценивали по критерию Манна-Уитни.

ГЛАВА 3. ПРЕДСТАВЛЕННОСТЬ ФАУНЫ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ТАФОЦЕНОЗАХ МАЛЫХ ВОДОЕМОВ СТЕПЕЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РФ

Наилки. Донные отложения большинства вошедших в данное исследование водоемов характеризовались высоким содержанием минерального материала и низкой концентрацией остатков водорослей и беспозвоночных. Наиболее массовыми оказались остатки диатомовых водорослей (рис. 6), которые были обнаружены во всех исследованных пробах. В 19 пробах, для которых нам удалось выполнить количественный анализ, панцири диатомей доминировали (93.4% от всех биологических остатков в среднем).

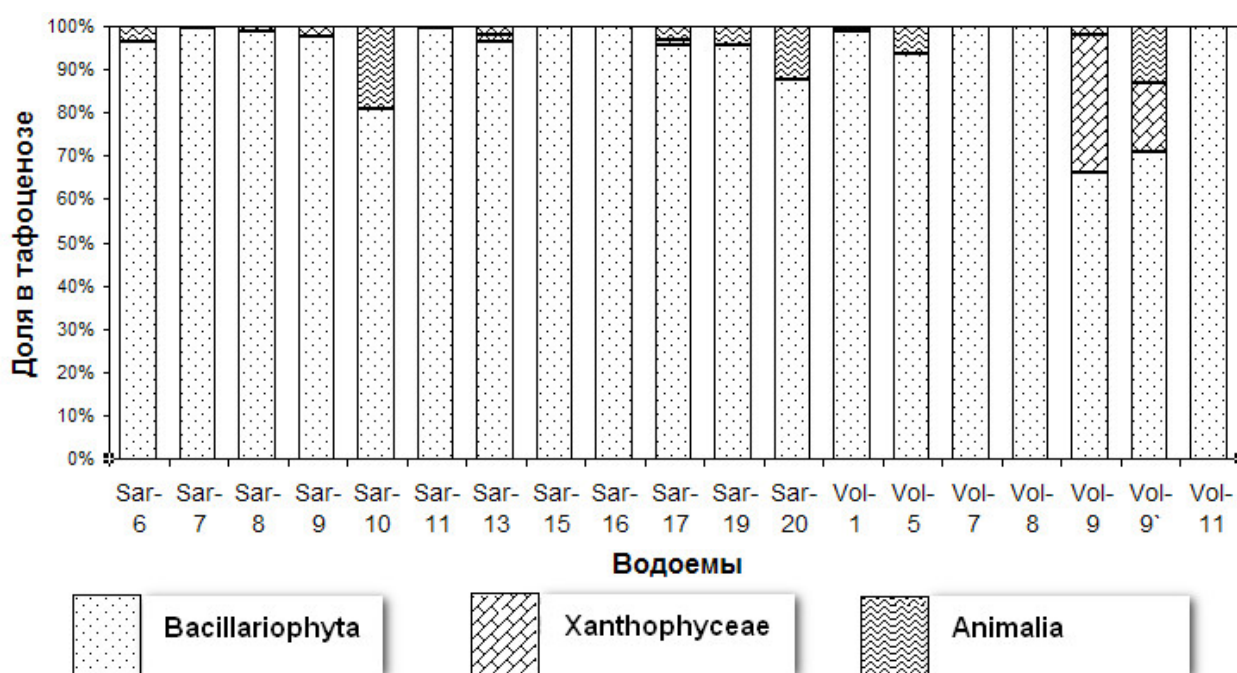


Рис. 6. Относительное обилие остатков некоторых групп водорослей и беспозвоночных в тафоценозах 19 водоемов Волгоградской и Саратовской областей. Bacillariophyta – диатомовые водоросли; Xanthophyceae – желто-зеленые водоросли; Animalia – животные (водные беспозвоночные).

В отложениях шести водоемов присутствовали остатки нитчатых желто-зеленых водорослей *Tribonema* sp.. В двух случаях их доли были довольно высокими (16 и 32% от всех биологических остатков). Остатки представителей других групп водорослей в отложениях исследованных водоемов были весьма редки: эпизодически встречались оболочки *Pediastrum* sp. (Chlorophyceae), *Cosmarium* sp. (Desmidiiales) и акинеты цианобактерий *Anabaena* sp..

Зоогенные остатки составляли 0–19% от общего числа биологических остатков. Наиболее распространенными и многочисленными среди них были панцири раковинных амёб (*Testacea*). Они были встречены в пробах из 23 водоемов, и как минимум в 16 из них преобладали над прочими зоогенными остатками (до 99%). Субфоссильные раковины остракод были найдены в отложениях девяти водоемов, в трех из которых их доля была велика (рис. 6). Помимо перечисленных выше субфоссильных остатков, были отмечены коконы *Turbellaria*, фрагменты покровов насекомых, мегасклеры губок *Spongilla* sp., статобласты мшанок *Plumatella* sp. и остатки *Cladocera* (*Dunhevedia crassa*, *Chydorus sphaericus* s.lat. и *Alona* sp. из группы мелких видов), однако это были в основном единичные находки (табл. 1, А и В).

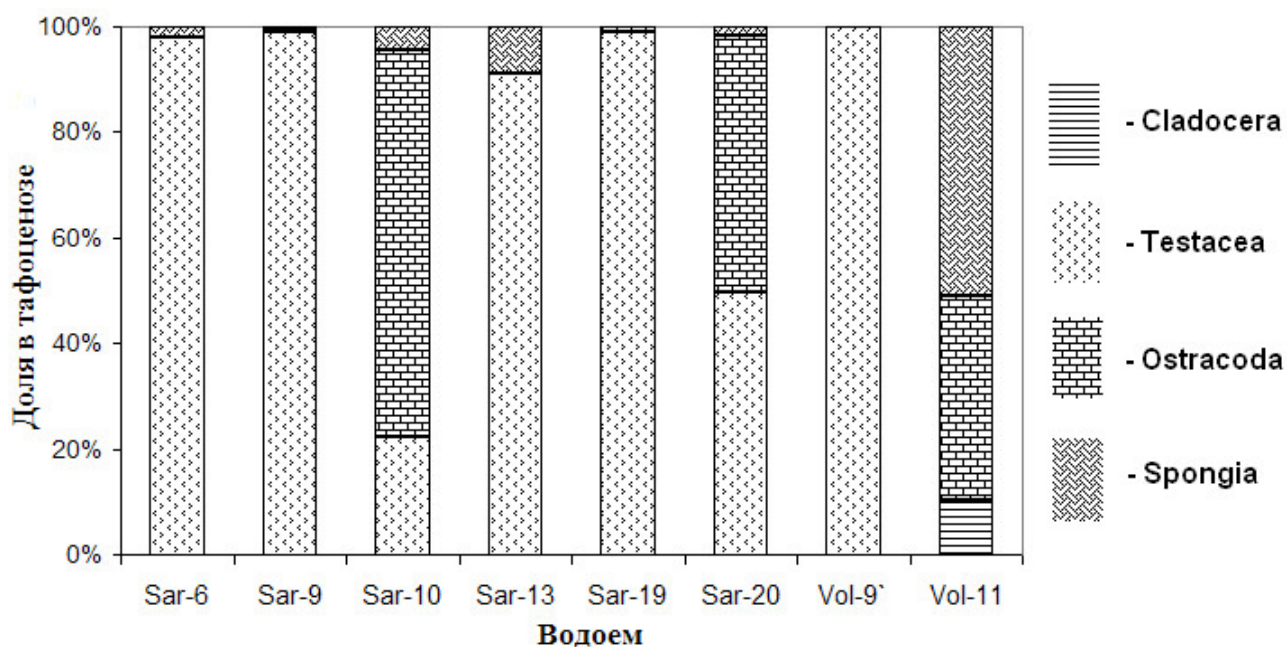


Рис. 7. Относительное обилие остатков некоторых групп беспозвоночных в тафоценозах эфемерных водоемов степей Волгоградской и Саратовской областей. *Cladocera* – ветвистоусые ракообразные, *Testacea* – раковинные амёбы, *Ostracoda* – ракушковые раки, *Spongia* – губки.

Результаты анализа промытого материала. В нашем распоряжении имелись образцы, полученные путем промывки значительных объемов донных отложений из семи исследованных водоемов. Состав субфоссильных остатков, обнаруженных в ходе исследования этого материала, приведен в табл. 1 (С).

Водоем	A						B					C															
	Diatoms	Desmidiatales	Chlorophyta	Cyanophyta	Xanthophyceae	Animalia	Bryozoa	Branchiopoda (eggs)	Chironomidae	Cladocera	Insecta indet	Ostracoda	Spongia	Testacida	Anostraca (eggs)	Chironomidae	Conchostraca (shells)	Daphnia (D.) ephippia	Daphnia (C.) ephippia	Insecta (Coleoptera, etc)	Mollusca: Bivalvia	Mollusca: Gastropoda	Notostraca (mandibles)	Ostracoda (shells)	Mandibles Indet.	Limbs Indet.	
Sar-6	96		0.5		3.5		1	1	3			2	93														
Sar-6.2	D					+				+			D														
Sar-7	99.5						+																				
Sar-8	99	+				1							+														
Sar-9	97	0.5				2.5		0.5	1	0.5			98														
Sar-10	81					19	4		6	66	4	20			M		U		R					M			
Sar-11	99.5	+				0.5				+	+		D														
Sar-12	D	+		+		+				+			D														
Sar-13	96		0.5		1.5	2		1		8		8	83														
Sar-14	+													R		U		R		M			R		M	U	U
Sar-15	100					+		+					D														
Sar-16	100	+		+	+	+				+		+	D														
Sar-16.2	D					+						+	+														
Sar-17	95.5				1.5	3				+			D														
Sar-18	D					+						+	+				R	R	U		M	M	U	R			
Sar-19	95.5					4.5					1		99														
Sar-20	86.5		0.5	1		12	0.5		5	46	1.5	47					U	U	R	M	R	R					
Vol-1	98.5		0.5		0.5	0.5				+	D		+														
Vol-3	D					+				+		+	D	U	R	M	M	M	R				R		U	R	
Vol-5	93.5					6.5					+		D														
Vol-7	100					+				+			D														
Vol-8	100					+							+				U	U		R			M				
Vol-9	66				32	2							+														
Vol-9'	71				16	13		0.5	0.5	5	1.5	0.5	92														
Vol-10	D					+						+	D														
Vol-11	100					+		1	10	1	38	50					M	R	U	U			R				

Промытые образцы

Таблица 1. Присутствие и относительное обилие остатков водорослей и водных беспозвоночных в тафоценозах эфемерных водоемов Саратовской и Волгоградской областей по результатам: А, В – комплексного альго-зоологического анализа, С – исследования промытых образцов отложений.

Результаты анализа проб зоопланктона и оценки потенциального разнообразия Cladocera. В данном материале были определены только ракообразные, причем представителей ветвистоусых ракообразных определяли до вида. Разнообразие последних на момент сбора проб было довольно низким. Оценка видового разнообразия Cladocera с помощью непараметрических методов показала, что район был исследован нами достаточно полно: оценка, полученная с помощью пяти моделей, совпадала с числом видов, выявленным нами эмпирическим путем (рис. 7). Список таксонов ракообразных приведен в табл. 2.

Обсуждение результатов главы. Тафоценозы охваченных данным исследованием степных водоемов значительно отличаются от таковых тех водоемов, которые были

исследованы ранее (Смирнов, 2010). Необходимо отметить, однако, что предшествующие исследования были выполнены в основном на примере больших озёр.

Наши исследования (см. далее) показали, что высокое относительное обилие раковинных амеб в целом характерно для тафоценозов небольших и мелководных водоемов. Однако в отложениях водоемов средней полосы России (со сходными размерами и глубинами), обычно присутствует множество остатков других групп беспозвоночных, которые в степных водоемах оказываются редки и малочисленны. Все сказанное выше справедливо для данных, полученных с применением стандартной методики комплексного альго-зоологического анализа отложений в их нативном состоянии (т.е. не подвергшихся какой-либо предварительной обработке). Анализ просеянного или обработанного реактивами материала может дать иные результаты. Например, щелочная дефлокуляция материала может уничтожить раковины тестаид и некоторые другие остатки, что приведет к искажению реального состава тафоценоза (Matveev, 1986).

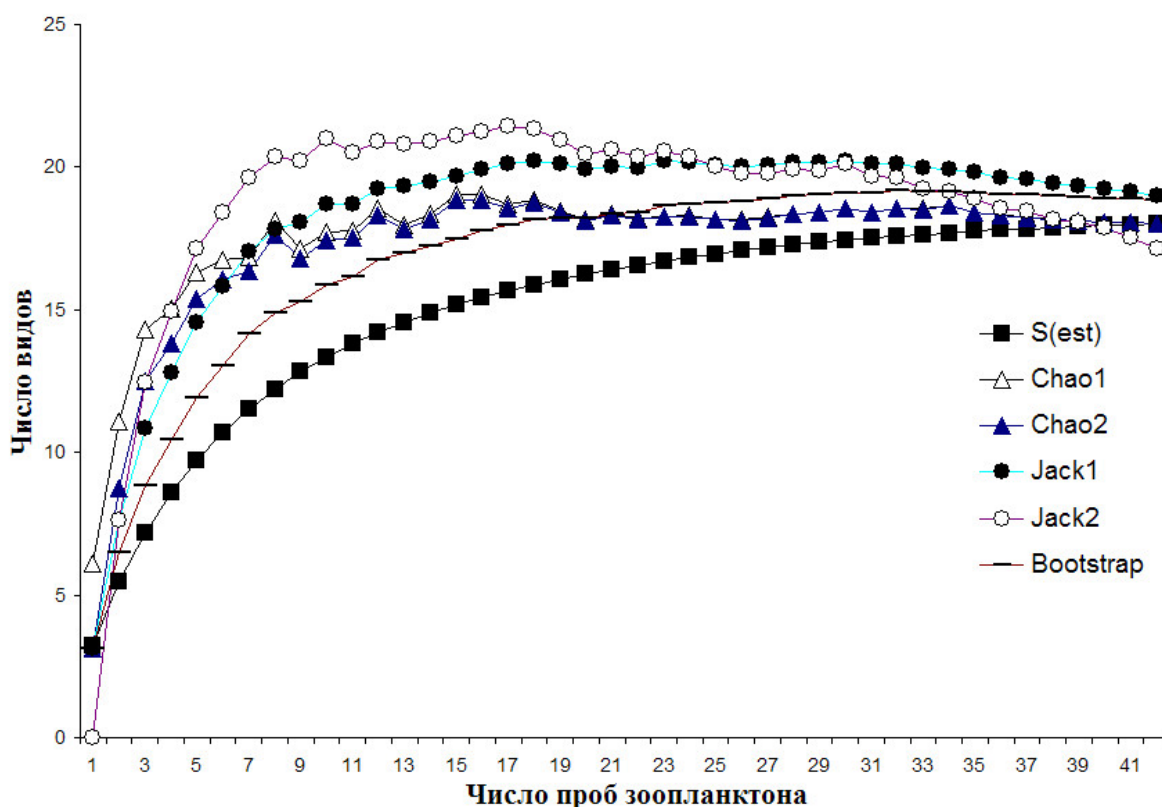


Рис. 7. Эмпирическая рандомизированная кривая накопления видов в зависимости от выборочного усилия (числа проанализированных проб) (S(est)) и модельные кривые накопления таксонов, построенные по пяти различным алгоритмам: Chao 1, Chao 2, Jackknife 1, Jackknife 2, Bootstrap (Жаров, Котов, 2017).

Таблица 2. Состав зоопланктона в исследованных эфемерных водоемах в период отбора проб (Жаров, Котов, 2017).

Таксон	Число водоемов, в которых таксон найден
<i>Daphnia curvirostris</i> Eylmann, 1887	9
<i>Daphnia galeata</i> Sars, 1864	3
<i>Daphnia longispina</i> (O.F. Müller, 1776)	11
<i>Daphnia magna</i> Straus, 1820	9
<i>Daphnia pulicaria</i> Forbes, 1893	3
<i>Daphnia similis</i> Claus, 1876	10
<i>Ceriodaphnia reticulata</i> (Jurine, 1820)	2
<i>Simoccephalus vetulus</i> (O.F. Müller, 1776)	5
<i>Moina brachiata</i> (Jurine, 1820)	4
<i>Moina lipini</i> Smirnov, 1976	5
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1776)	2
<i>Lynceus brachyurus</i> O.F. Mueller, 1776	11
Spinicaudata gen. sp.	6
Anostraca gen. sp.	8
Calanoida gen. sp.	14
Cyclopoida gen. sp.	13

В случае со степными водоемами есть основания полагать, что преобладание раковинных амёб в тафоценозах обусловлено особенностями процессов седиментации и тафономических условий, и не является отражением реального преобладания ризопод в зооценозах этих водоемов. На это указывают и результаты исследования зоопланктона степных водоемов: ветвистоусые и веслоногие ракообразные были многочисленны, а раковинные амёбы почти отсутствовали (хотя они обычно присутствуют в пробах зоопланктона, попадая в планктонную сеть при облове зарослей макрофитов).

В исследованных тафоценозах преобладали остатки, состоящие из прочного хитина, а также в той или иной мере минерализованные – панцири диатомей и спикулы губок, раковины ризопод, остракод, моллюсков, а также фрагменты хитина насекомых (например, сегменты конечностей). Такие субфоссилии довольно устойчивы к механическому разрушению, однако они часто были в значительной степени фрагментированы, что также указывает на высокую степень механического воздействия на остатки. Более «нежные» остатки, такие как экзоскелеты ветвистоусых, отсутствовали или встречались единично в отложениях большинства исследованных степных водоемов.

Возможными причинами предполагаемого массового разрушения остатков водорослей и беспозвоночных в данных тафоценозах являются:

(1) механическое воздействие минеральных частиц, в значительном количестве содержащихся в этих отложениях,

(2) периодическое высыхание отложений в летний период,

(3) деятельность детритофагов (в частности - щитней).

Детритофаги могут играть существенную роль в переработке экзувиев и трупов. Частыми обитателями эфемерных водоемов являются щитни (Fryer, 1988). На их важную роль в таких экосистемах указывали ранее многие исследователи (Waterkeyn et al., 2011a; Yee et al., 2005). Взрослые особи щитней – активные хищники, тогда как на ранних стадиях своего онтогенеза они питаются преимущественно детритом (Voix et al., 2006; Fryer, 1988). Молодые особи могут поедать покоящиеся яйца других ракообразных, в частности – эфиппиумы дафнид (Waterkeyn, 2011; Waterkeyn et al., 2011b).

При содержании *Triops cancriformis* в культуре, мы наблюдали активное поедание ими эфиппиумов *Daphnia magna* и *D. similis*, несмотря на их толстые оболочки и различные защитные структуры. Также нами было отмечено, что щитни легко съедают собственные экзувии (линочные шкурки), оставляя лишь дистальные части («коронки») покровов мандибул. Исходя из вышесказанного, мы предполагаем, что деятельность щитней на дне водоемов может приводить к существенному разрушению остатков многих групп организмов в поверхностных слоях отложений.

Влияние минеральных частиц, содержащихся в донных отложениях, на сохранность субфоссильных остатков не изучено. По нашим наблюдениям, плохая сохранность остатков ветвистоусых ракообразных часто наблюдается в водоемах с присутствием в воде неорганической взвеси, а также высоким содержанием глинистых и песчаных частиц в отложениях. Последнее было характерно для всех 26 исследованных степных водоемов, а в некоторых из них в период отбора проб в воде наблюдалась обильная минеральная взвесь. Помимо механического повреждения и разрушения субфоссильных остатков минеральными частицами, их активное поступление в водоем при эрозии берегов и песчаных бурях приводит к некоторому «разбавлению» автохтонного биогенного осадка, и, следовательно, снижению концентрации остатков в отложениях.

Субфоссильные остатки кладоцер обычно массово содержатся в донных отложениях пресных водоемов (Freu, 1986; Смирнов, 2010). Практически полное их отсутствие в тафоценозах степных водоемов может быть следствием механического разрушения, однако немаловажное значение в данном случае имеет и сам состав таксоценозов *Cladocera* в таких водоемах. Степные водоемы не отличаются высоким разнообразием ветвистоусых ракообразных (Алешина и др., 2005; Alonso, 2010). В пробах «живого» зоопланктона из исследованных водоемов нам удалось выявить лишь 11 видов кладоцер.

При этом никаких остатков, принадлежащих этим видам (кроме фрагментов *Chydorus sphaericus* s.l. в водоеме Vol-11) в тафоценозах этих водоемов найдено не было. В то же время, были отмечены редкие остатки других видов кладоцер, отсутствовавших в пробах зоопланктона (табл. 2).

В эфемерных водоемах Саратовской области ранее были отмечены 25 видов ветвистоусых ракообразных (Yevdokimov, Yermokhin, 2009). Лишь семь из них обладают покровами, обычно хорошо сохраняющимися в отложениях (это представители семейства Chydoridae). По данным указанных выше авторов, эти виды встречаются в эфемерных степных водоемах нечасто, и наиболее распространены в ирригационных системах, которые в наше исследование не вошли. Более распространены в таких водоемах представители семейств Daphniidae и Moinidae. Наряду с копеподами, они были одним из самых массовых компонентов биоты в большинстве исследованных нами водоемов на момент отбора проб. Представители этих семейств отличаются плохой сохраняемостью остатков в донных отложениях (Frey, 1991; Sarmaja-Korjonen, 2007). Чаще всего от них сохраняются эфиппиумы, мандибулы и постабдоминальные коготки, однако нам не удалось их обнаружить при использовании нашей стандартной методики анализа. Эфиппиумы присутствовали в образцах, полученных путем промывки большого объема донного осадка. Остатки веслоногих ракообразных сохраняются в отложениях крайне редко (Bennike, 1998; Knapp et al. 2001), поэтому отсутствие этой группы в тафоценозах степных водоемов не кажется удивительным.

Из-за очень низких концентраций и плохой сохранности, количественный учет остатков беспозвоночных нам удалось выполнить только в пробах из восьми водоемов (рис. 7) из 26. Это указывает на то, что применяемая нами методика комплексного зоологического анализа для отложений водоемов этого типа недостаточно эффективна. В то же время, при промывке большого количества ила из тех же водоемов, мы обнаруживали фрагменты экзоскелетов и яйца крупных бранхиопод (конхострак, щитней и жаброногов), насекомых, раковины остракод, брюхоногих моллюсков и эфиппиумы дафнид. Исследование промытого материала оказалось эффективным даже в тех случаях, в которых стандартная методика альго-зоологического анализа не позволила нам обнаружить практически никаких остатков беспозвоночных (водоемы Sar-14, Sar-18, Vol-3 и Vol-8). Таким образом, этот подход может быть использован для проведения палеорекоstructions экосистем степных водоемов. В связи с тем, что для этого потребуется отбор достаточно объемных проб (300 см³ и более) с каждого горизонта отложений, его имеет смысл проводить в период пересыхания водоема, когда дно обнажено и доступно для проведения шурфовки.

Необходимо отметить, что на данный момент значительная часть найденных нами в отсевах остатков не поддается точному определению. Вообще упоминания об обнаружении в современных отложениях остатков крупных брахиопод в литературе носят единичный характер (Фролова, 2010). В то же время, такие остатки достаточно широко известны из более древних отложений (Bennike, Funder, 1997; Bennike et al., 2010; Kirillova et al., 2016). Сведения о диагностических признаках остатков представителей этих таксонов, обитающих на территории Европейской России, практически отсутствуют, хотя имеются публикации по другим регионам (Muga, 1986, 1996; Thiery, Gasc, 1991). Требуется разработка методов определения яиц и фрагментов экзоскелетов крупных брахиопод, а также эфиппиумов *Daphniidae* (см. Mergeay et al., 2005; Kotov et al., 2019), поскольку они могут стать одним из важных источников информации о развитии экосистем степных водоемов.

Тафоценозы нескольких исследованных водоемов (Sar-10, Sar-20, Vol-11) по своему составу выделялись среди остальных: в них преобладали остатки остракод и спикулы губок. Раковины ризопод здесь оказались менее обильны, а в Vol-11 не были обнаружены вовсе. Кроме того, в них были встречены остатки кладоцер *Dunhevedia crassa*, *Chydorus sphaericus* и мелких видов рода *Alona*. Эти три водоема расположены в непосредственной близости к населенным пунктам, а, следовательно, в большей степени, чем остальные, испытывают антропогенную нагрузку (в частности, используются для водопоя скота). Водоемы Sar-20 и Vol-11, по-видимому, имеют старичное происхождение и при паводках могут сливаться с ближайшими реками. Вероятно, именно этим объясняется присутствие в их отложениях мелких осколков раковин двустворок (предположительно, *Unionidae*). Сомнительно, что эти фрагменты имеют автохтонное происхождение, поскольку пресноводные двустворчатые моллюски не способны переживать длительные периоды засухи (Howells et al., 2000; McKee, Mackie, 1980). То же касается и спикул губок *Spongilla* sp.. Существование губок считается признаком кислородного благополучия водоема и малого количества взвесей в воде (Кордэ, 1960; Резвой, 1936). Некоторые водоемы (в частности, Sar-10), в тафоценозах которых мы находили спикулы губок, этим условиям явно не соответствуют. Однако, в отличие от двустворчатых моллюсков, некоторые пресноводные губки способны переживать эпизоды полного высыхания и промерзания водоемов, продуцируя «зеленые» геммулы (Fell, Levasseur, 1991; De Santo, Fell, 1996).

Примечательно, что исследование грунта, извлеченного из полостей черепа мамонтенка Юка (Neretina et al., 2020), найденного в Якутии, привел к парадоксальному выводу о том, что состав беспозвоночных, населявших водоем, в котором был захоронен труп мамонтенка, в значительной мере был сходен с таковым степных водоемов Евразии.

Тафоценоз, обнаруженный в черепе мамонтенка, имеет явные черты сходства с описанными выше тафоценозами степных водоемов. К сожалению, отложения степных водоемов Сибири на данный момент остаются не изученными, однако можно предполагать их принципиальное сходство с таковыми Европейской части РФ. Притом население этого небольшого водоема имело и некоторые отличия от такового степных водоемов, которые позволили отнести выявленное сообщество к безаналоговым. Подобные сообщества существовали в плейстоценовой Берингии одновременно с безаналоговыми наземными сообществами млекопитающих (“Мамонтовой фауной”) и высших растений (“тундростепью”).

Выводы главы:

1. Тафоценозы исследованных нами степных водоемов могут быть выделены в отдельный тип, характеризующийся низкими концентрациями биологических остатков, преобладанием панцирей диатомей и ризопод среди микроостатков, а также отсутствием остатков кладоцер. Такая ситуация обусловлена как самим составом рецентной биоты, так и спецификой тафономических условий. При исследовании большого объема отложений выявляются остатки крупных брахиопод – «конхострак», щитней и жаброногов. По указанным чертам отложения эфемерных водоемов существенно отличаются от отложений малых водоемов лесной зоны центральной России.

2. Применяемая нами методика комплексного альго-зоологического анализа не позволяет выявить полный состав таких тафоценозов. Наиболее перспективными методами палеолимнологического исследования таких отложений представляются анализы остатков диатомей, ризопод и остракод.

3. Промывка значительных объемов отложений позволяет получить достаточное количество субфоссильного материала, включающего остатки многих групп (Ostracoda, Notostraca, Anostraca, “Conchostraca”, Mollusca, Chironomidae), практически не попадающиеся при использовании стандартной методики альго-зоологическом анализа. В то же время, мелкие остатки ряда других групп (кладоцер, губок, тестаид) будут утрачены при просеивании или промывке. Оценить состав такого тафоценоза наиболее полно можно путем совмещения этих двух методик.

ГЛАВА 4. ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЗООГЕННЫХ ОСТАТКОВ В ТАФОЦЕНОЗЕ

В данной главе представлены результаты исследования проб наилок из озера Кендур (Шатурский район Московской области), отобранных вдоль трансекты.

I уровень (альго-зоологический анализ). Было установлено, что по мере удаления от берега в отложениях происходило уменьшение относительного обилия зоогенных остатков и увеличение доли диатомовых водорослей (табл. 3). Доля десмидиевых водорослей в тафоценозе была низка (0.5-3%), несколько чаще они встречались в отложениях на глубинах 1.0-1.2 м. Акинеты цианобактерий *Anabaena* sp. были отмечены во всех пробах, однако их доля в тафоценозе мала (<0.5%).

Таблица 3. Результаты первого уровня анализа остатков в рецентных отложениях оз. Кендур (Жаров и др., 2018)

Таксономическая группа	Sam1 (0.5 м)	Sam2 (1.0 м)	Sam3 (1.2 м)	Sam4 (1.7 м)	Sam5 (2.3 м)	P	P adjusted
Bacillariophyta	176	183	189	190	192	0.011	0.033
Desmidiaceae	2	6	4	2	1	0.3096	0.6192
Суанопхита	0	0	1	0	1	1	1
Animalia	22	11	6	8	6	0.0013	0.0053

Примечания. Здесь и далее: Sam1–Sam5 – номера проб; P – вероятность случайности соотношений таксонов в разных образцах, по точному критерию Фишера; P adjusted – вероятность случайного изменения соотношений таксонов, наблюдаемого между образцами, скорректированная по методу Холма-Бонферрони.

II уровень (комплексный зоологический анализ). Во всех исследованных пробах отложений наиболее обильными были остатки клadoцер и спикулы губок (42 и 46% в среднем, соответственно). Доля остатков клadoцер при этом значительно возрастала при удалении от берега, а доля раковин ризопод, напротив, уменьшалась. Раковины остракод и статобласты мшанок *Plumatella* sp. были найдены только в отложениях мелководной части трансекты, на глубинах 0.5-1 м. Мандибулы Chaoboridae встречены в пробах Sam4 (1.7 м), Sam5 (2.3 м), их относительное обилие составляло менее 0.5%. Домики планктонных инфузории Tintinnida присутствовали в пробах, начиная с глубины 1.0 м, затем их обилие

возрастало по направлению к центру озера. Список групп беспозвоночных и значения их относительного обилия в тафоценозе представлены в табл. 4.

Таблица 4. Результаты анализа остатков в поверхностных донных отложениях оз. Кендур, второй уровень (групповой зоологический анализ) (Жаров и др., 2018).

Таксон	Sam1 (0,5 м)	Sam2 (1,0 м)	Sam3 (1,2 м)	Sam4 (1,7 м)	Sam5 (2,3 м)	P	P adjusted
Cladocera	66	86	77	94	98	0.0080	0.0557
Testacida	22	14	11	4	3	8.90E-05	0.0007
Spongia	93	96	103	89	80	0.2105	0.7532
Bryozoa	3	1	0	0	0	0.1347	0.6735
Tintinnida	0	1	1	5	12	3.30E-05	0.0003
Chironomidae	4	0	1	4	3	0.1883	0.7532
Chaoboridae	0	0	0	<0,5	<0,5	NA	NA
Insecta aliae	7	1	5	2	1	0.0697	0.4180
Ostracoda	2	0	0	0	0	0.1992	0.7532
Turbellaria	3	1	2	2	3	0.9566	0.9566

III уровень (клагоцерный анализ). В рецентных отложениях озера Кендур нами было выявлено, по меньшей мере, 24 вида кладоцер. Среди них остатки *Bosmina longirostris* были наиболее массовыми, причем их относительное обилие в тафоценозе значительно возрастало с удалением от берега. Аналогичным образом изменялась вдоль трансекты доля остатков дафнид. Обилие остатков *Chydorus sphaericus* было сходным во всех пробах, что может быть отражением его эвритопного распространения в данном озере.

Число видов в пробе снижалось от берега к центру озера. Пелагические таксоны (*Bosmina longirostris*, *Leptodora kindtii* и Daphniidae) присутствовали в пробах первой половины трансекты, в то время как 13 литоральных и зарослевых видов не были найдены в пробе из самой глубокой точки. Доли некоторых из этих видов закономерно уменьшаются по мере удаления от берега, до полного исчезновения на глубине 2.3 м.

Распределение остатков разных таксонов кладоцер отражало пространственное расположение зон их продукции. Доля пелагических таксонов возрастала с увеличением расстояния от берега, а литоральных и зарослевых – напротив, снижалась (рис. 8).

Статистическую значимость выявленных тенденций оценили с помощью обобщенной линейной модели (рис. 9). Возрастание доли пелагических и снижение доли литоральных и зарослевых таксонов с увеличением расстояния от берега укладывается в 95% доверительный интервал полученной модели. Кривые, обозначающие 95% доверительные интервалы двух примененных моделей, в общих чертах повторяют тенденцию, характерную для данных учетов.

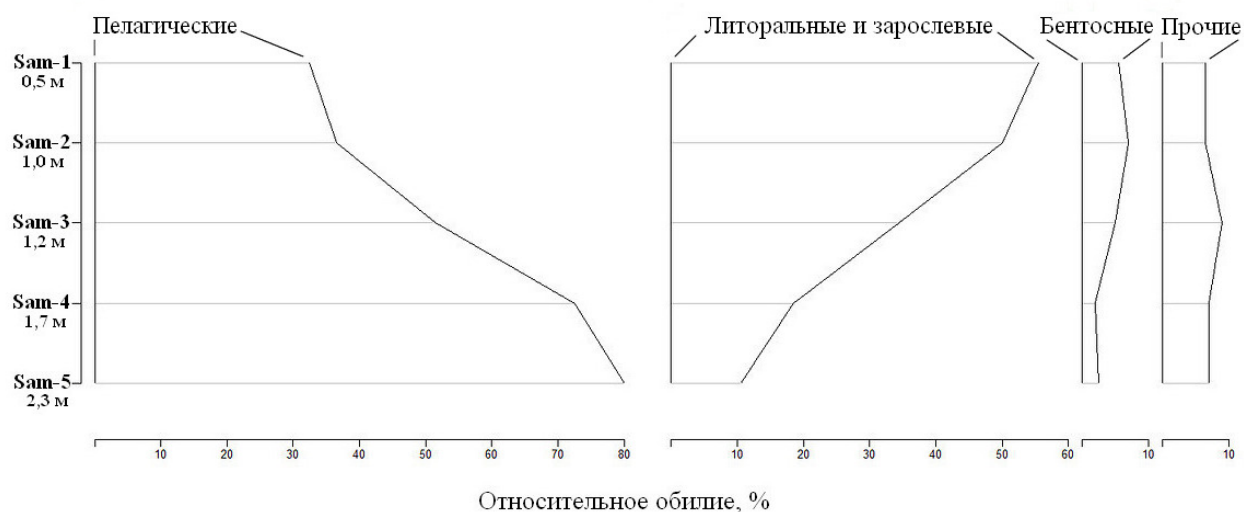


Рис. 8. Относительное обилие пелагических, литоральных, бентосных и прочих таксонов ветвистоусых ракообразных на пяти станциях в оз. Кендур (Жаров и др., 2018).

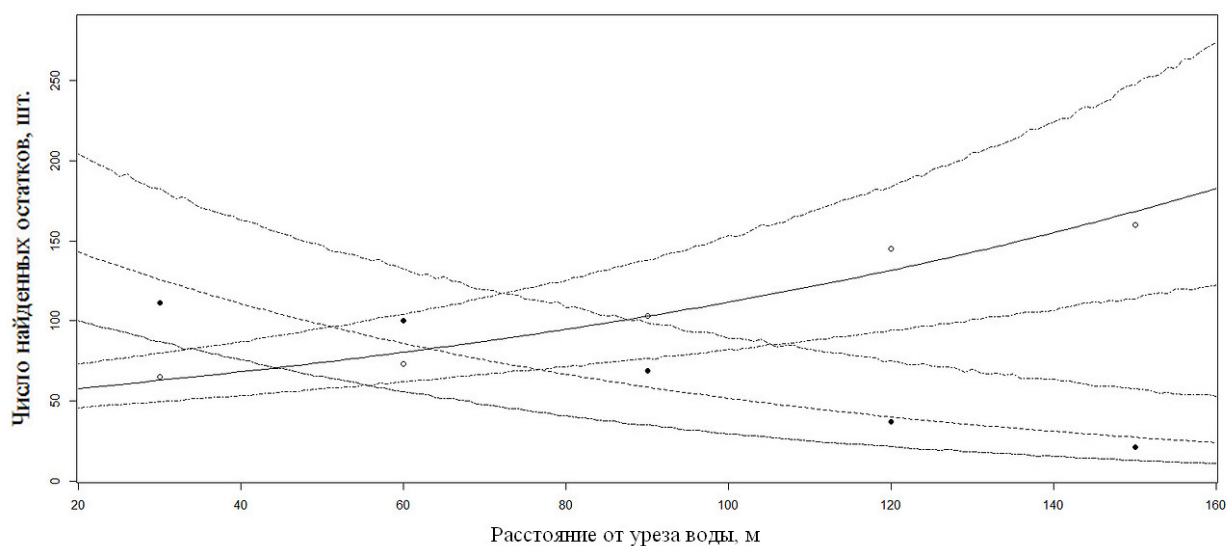


Рис. 9. Результат применения обобщённой линейной модели (GLM) к данным кладочерного анализа оз. Кендур. Сплошная линия – пелагические виды, пунктир – литоральные виды (Жаров и др., 2018).

Обсуждение результатов главы. На всех трех уровнях анализа мы обнаружили существенную неоднородность состава тафоценоза в рецентных отложениях озера Кендур. Несмотря на изменение соотношений остатков многих таксонов, преобладающие группы и виды были общими - во всех пробах наиболее обильными были панцири диатомовых водорослей, и остатки *Bosmina longirostris*. На втором уровне анализа вдоль трансекты все же произошла смена ведущей группы: в первой половине трансекты доминировали губки, уступившие место в отложениях глубоководной части ветвистоусым ракообразным.

Тафоценозы, в которых субфоссильные губки и кладоцеры делят главенствующее положение в отложениях, ранее были описаны для некоторых периодов развития озер Неро, Сомино, Долгое, Большой и Малый Шарташ (Кордэ, 1960). Эти периоды были переходными при смене доминирования губок преобладанием кладоцер, и наоборот. Смена периода преобладания губок периодом с доминированием кладоцер, обнаруженная в колонках отложений перечисленных озер (кроме оз. Долгое, где ситуация обратная), возможно, не является отражением реальной сукцессии зооценозов, а вызвана худшей, по сравнению со спикулами губок, сохраняемостью остатков кладоцер во времени.

Поскольку губки ведут прикрепленный образ жизни, предполагалось, что зона их произрастания в оз. Кендур ограничена прибрежными зарослями макрофитов, однако их спикулы были наиболее обильны в отложениях на средних глубинах. Вероятно, это связано с тем, что на глубинах 1–1.5 м озера располагается «пояс» зарослей кубышки желтой (*Nuphar lutea*). Это растение имеет плавающие листья с длинными черешками, на которых, возможно, и обитают губки, формируя, таким образом, еще одну зону продукции.

Уменьшение доли раковин ризопод (Testacea) в отложениях по мере увеличения расстояния от берега, по-видимому, связано с их приуроченностью к мелководьям, а также меньшим участием в тафоценозе мелководий пелагических кладоцер. На то же указывают наши данные (см. главу 7), демонстрирующие более высокое содержание раковин ризопод в отложениях небольших и мелководных водоемов по сравнению отложениями более крупных и/или глубоких озер. Примечательно, что в отложениях оз. Кендур нами были обнаружены остатки только типично водных амёб (родов *Diffugia*, *Arcella*, *Centropyxis*), и не было найдено таксонов, характерных для влажных наземных биотопов. Поскольку раковинные ризоподы являются в своем большинстве бентосными организмами и обитателями зарослей макрофитов, а их раковинки часто инкрустированы минеральными частицами, следует ожидать, что их постмортальное перемещение из зоны

продукции незначительно, по сравнению, например, с гораздо более «легкими» экзоскелетами кладоцер.

К отложениям мелководной части озера также оказались приурочены раковины остракод и статобласты мшанок (*Plumatella* sp.). Захоронение статобластов в отложениях прибрежной части, вероятно, обусловлено произрастанием колоний мшанок на стеблях прибрежных макрофитов и затопленном валежнике, а также их удержанием в прибрежной зоне за счет ветроволновых явлений (последнее в особенности касается флотобластов). Планктонные тинтиниды, судя по встречаемости их раковин в отложениях вдоль трансекты, обитают в основном в глубинной части озера.

В рецентных отложениях озера мы обнаружили остатки 24 видов кладоцер (это минимальная оценка). Остатки некоторых таксонов (представителей семейства Daphniidae и мелких видов рода *Alona*) учитывали суммарно, поскольку точная видовая идентификация многих из них невозможна. Дафниды в тафоценозе озера представлены как минимум двумя родами – *Daphnia* и *Ceriodaphnia*. Оба рода часто бывают представлены в одном водоеме несколькими видами (Lynch, 1978; Glagolev, 1986). Определение остатков мелких *Alona* до вида возможно лишь по постабдоменам и реже головным щитам (Szeroczyńska, Sarmaja-Korjonen, 2007). Другие их остатки были также учтены суммарно (“*Alona* sp. (small species)”). В отложениях из самой глубокой точки (2.3 м) определимых до видового уровня остатков мелких *Alona* найдено не было, поэтому мы вынуждены считать, что в данной пробе группа представлена одним видом. Возможно также, что в озере сосуществуют два вида из группы *Chydorus sphaericus* s.lat., которые отличаются лишь по самцам, остатки которых крайне редко попадают в отложения водоемов (Kotov et al., 2016). Исходя из вышесказанного, можно заключить, что число видов кладоцер в озере наверняка превышает полученное нами на основе анализа субфоссильных остатков.

Распределение субфоссильных *Alona affinis* и *A. quadrangularis* отражало экологическую дифференциацию этих двух видов: остатки первого (литорального) вида были наиболее обильны в ближайшей к берегу пробе, и по мере удаления от него их доля в тафоценозе постепенно снижалась. Остатки *A. quadrangularis* же встречались на протяжении всей трансекты в примерно одинаковых количествах. Этот вид обитает на заиленных открытых участках дна на небольшой глубине. Так как исследуемое озеро в целом мелководно и имеет заиленное незаросшее дно, пригодные для обитания данного вида участки в нем распространены весьма широко. Экологические предпочтения этих видов описаны Смирновым (Smirnov, 1999). *Leydigia* sp. населяет те же биотопы, что и *A.*

quadrangularis (Fryer, 1968), и распределение ее остатков в тафоценозе озера было аналогичным.

Тафоценоз озера Кендур характеризуется неравномерным распределением биологических остатков. Сходная ситуация была ранее обнаружена Невалайнен (Nevalainen, 2011) в озере Pieni-Kaugo (Финляндия), однако неравномерное распределение остатков кладоцер в том исследовании отражало, в числе прочего, приуроченность разных видов к участкам водоема со стоячей водой и участкам с течением. В нашем случае данный фактор был исключен, т.к. озеро Кендур не проточное.

Нами было показано, что остатки разных таксонов водорослей и беспозвоночных могут захораниваться на небольшом удалении от зон их продукции, несмотря на перемешивание остатков из разных участков водоема в процессе седиментации и переотложения. Состав ветвистых ракообразных в нашем исследовании оказался наиболее полно представлен в отложениях прибрежной части озера, а пробы из его центральной части, вопреки распространенному представлению, были менее информативны. Мы предполагаем, что такая ситуация не является исключительной, и может быть весьма распространенной, т.к. наибольшее видовое разнообразие кладоцер обычно наблюдается именно в литоральной зоне (Forró et al., 2008), а пелагиаль чаще занята всего несколькими видами.

Обнаруженная пространственная неоднородность озерного тафоценоза ставит вопрос о репрезентативности проб, отобранных в разных участках одного водоема. В то же время такая ситуация дает возможность допускать применимость комплексного анализа субфоссильных остатков для изучения распределения разных групп и видов беспозвоночных в водоеме, и их биотопических предпочтений. Данное исследование является лишь малым шагом к пониманию закономерностей формирования пресноводных тафоценозов. Верная интерпретация палеолимнологических данных невозможна без знания и учета этих закономерностей.

Выводы главы:

1. Остатки разных таксонов беспозвоночных могут захораниваться вблизи зон обитания этих организмов, что приводит к пространственной неоднородности тафоценоза водоема.

2. Для получения наиболее полного списка таксонов субфоссильных кладоцер, пробы отложений необходимо отбирать не только в наиболее глубокой части водоема, но и вблизи мелководий с характерными для водоема в целом зарослями макрофитов. При проведении комплексного анализа субфоссильных остатков необходимо принимать во

внимание, что отдельные таксоны могут отсутствовать в пробах из глубинной части водоема (например, мшанки и остракоды), а другие, наоборот, в прибрежных пробах (Tintinnida).

3. Значения относительного обилия таксонов в тафоценозе могут существенно различаться для разных участков одного и того же водоема. Это необходимо учитывать при сравнении данных по составу тафоценозов разных водоемов, а для стандартизации отбирать пробы отложений в глубинной части водоема, принимая во внимание возможность недоучета некоторых групп беспозвоночных.

ГЛАВА 5. НЕПРОПОРЦИОНАЛЬНАЯ ПРЕДСТАВЛЕННОСТЬ СКЕЛЕТНЫХ КОМПОНЕНТОВ В ТАФОЦЕНОЗАХ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ

Соотношение скелетных компонентов. Проведенный анализ субфоссильных остатков кладоцер в 27 водоемах РФ обнаружил выраженное отклонение в соотношении разных частей экзоскелетов от их естественных (ожидаемых) пропорций (табл. 5).

Наиболее часто встречающимися остатками оказались створки. Они являлись преобладающим типом остатков в пробах из 23 исследованных водоемов. Головные щиты были достаточно обильны во всех пробах, однако преобладали только в четырех случаях. Постабдомены оказались самыми малочисленными в пробах компонентами экзоскелетов кладоцер.

Таблица 5. Суммарное количество головных щитов, створок и постабдоменов ветвистоусых ракообразных, найденных при анализе субфоссильных остатков ветвистоусых ракообразных в отложениях 27 водоемов.

Водоем	Головные щиты, шт. (%)	Створки, шт. (%)	Постабдомены, шт. (%)
Ротаний-2019	109 (43)	114 (45)	30 (12)
Пазл-0	91 (45)	82.5 (41)	29 (14)
35	134 (57)	97 (42)	2 (1)
AAZ-14	47 (29)	96 (59)	19 (12)
AAZ-117	105 (41,5)	130 (51)	19 (7,5)
AAZ-123	110 (39)	126 (45)	44 (16)
AAZ-133	54 (35)	83,5 (54)	18 (11)
AAZ-168	28 (44)	34 (53)	2 (3)
N1	71 (38.5)	85 (46)	29 (15.5)
N2	104 (38)	120.5 (44)	50 (18)
N3	85 (31)	166 (61)	22 (8)
N4	133 (55)	96 (40)	12 (5)
N5	44 (27)	83 (51)	35 (22)
N6	24 (39)	36,5 (59.5)	1 (1.5)
N7	51 (26.5)	116 (60.5)	25 (13)
Ru-1	85 (40)	118 (55.5)	10 (4.5)

Ru-2	35 (47)	39.5 (53)	0 (0)
Ru-3	80 (45.5)	95.5 (54.5)	0 (0)
Ru-4	68 (39.5)	103 (60)	1 (0.5)
Ru-7	40 (46.5)	46 (53.5)	0 (0)
Ru-8	77 (40.5)	108,5 (57.5)	4 (2)
Ru-13	96 (51)	91.5 (49)	0 (0)
Ru-19	59 (35,5)	94 (56)	14 (8.5)
Ru-20	39 (42)	52.5 (57)	1 (1)
Ru-22	73 (40)	100.5 (55.5)	8 (4.5)
Ru-33	42 (39.5)	61 (57.5)	3 (3)
Ru-34	63 (40)	93 (59.5)	1 (0.5)
Всего	1947 (40.5)	2469 (51.5)	379 (8)

Вместе с тем, соотношение остатков разных типов оказалось видоспецифичным, т.е. изменчивость соотношения между таксонами была выше, чем изменчивость между пробами для одного таксона (рис. 10, табл. 6). Соотношения остатков разных типов (разных частей экзоскелета) у двух таксонов – *Alona affinis* и *Pleuroxus* sp. были наиболее близкими к таковым у живых особей. При кластеризации таксонов по соотношению экзоскелетных компонентов в пробах эти два таксона обособляются в отдельный кластер (рис. 11). У остальных таксонов наблюдалась крайне низкая встречаемость или полное отсутствие постабдоменов в пробах. Створки были самыми частыми остатками у всех таксонов, кроме *Bosmina longirostris*, у которой преобладали головные щиты. У *Alonella exigua* преобладание створок было особенно ярко выражено (более чем в 2 раза).

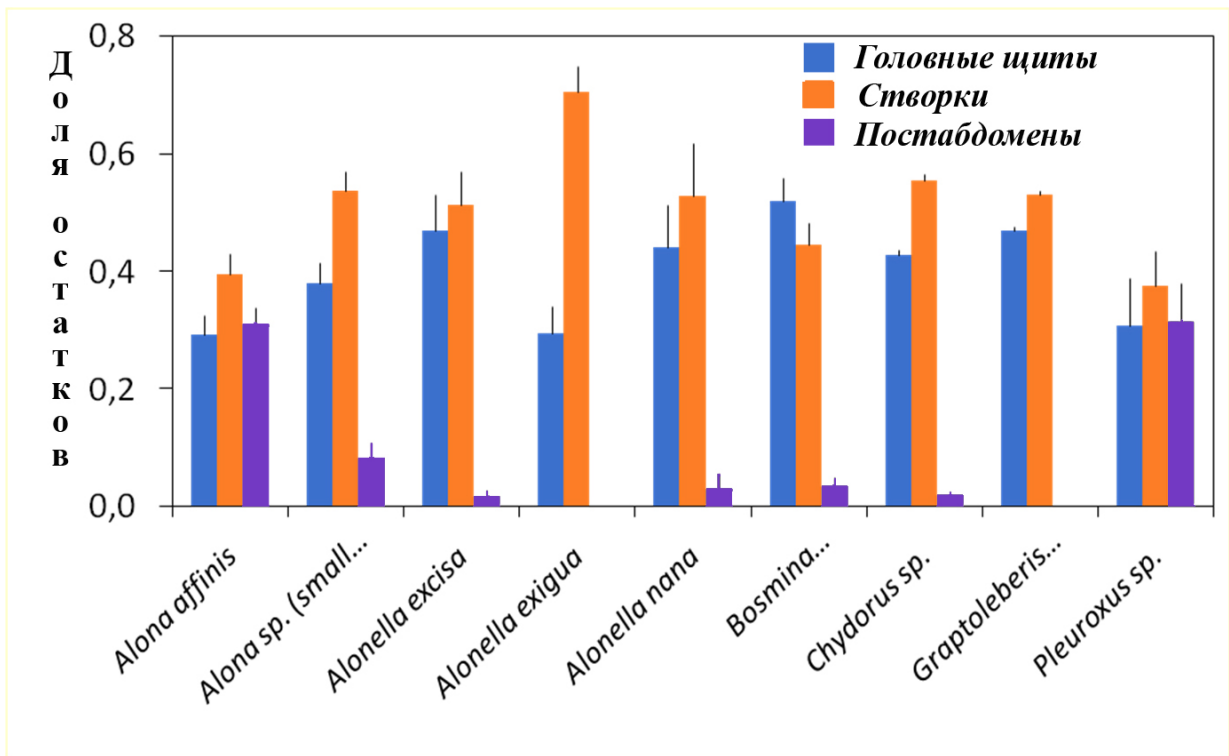


Рис. 10. Соотношение различных компонентов экзоскелета (среднее + стандартная ошибка) у девяти таксонов ветвистоусых ракообразных в рецентных отложениях 27 водоемов.

Таблица 6. Результаты ANOVA для оценки влияния таксона на соотношения трех типов скелетных компонентов среди субфоссильных остатков ветвистоусых ракообразных.

Компонент экзоскелета	Результаты ANOVA	
	$F_{8,75}$	p
Головные щиты	3.5	0.002
Створки	5.4	<0.0001
Постабдомены	22.3	<0.000001

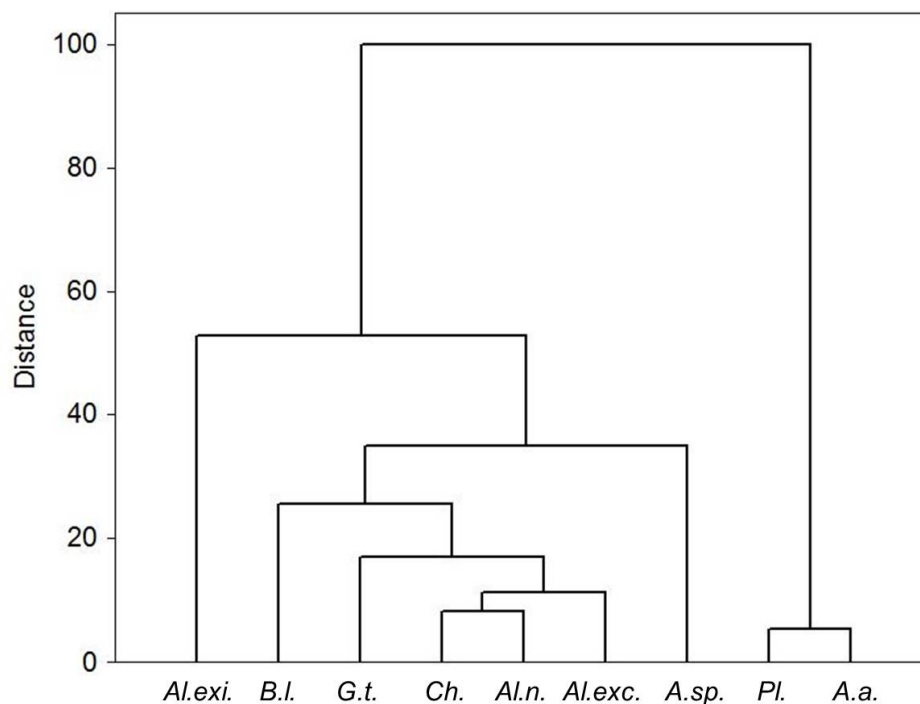


Рис. 11. Классификация таксонов ветвистоусых ракообразных (метод невзвешенного попарного среднего, Евклидовы дистанции) в соответствии с соотношением экзоскелетных компонентов в тафоценозах. Сокращения: *A.a.* – *Alona affinis*, *A.sp.* – *Alona sp. (small sized)*, *Al.exc.* – *Alonella excisa*, *Al.exi.* – *Alonella exigua*, *Al.n.* – *Alonella nana*, *B.l.* – *Bosmina longirostris*, *Ch.* – *Chydorus sp.*, *G.t.* – *Graptoleberis testudinaria*, *Pl.* – *Pleuroxus sp.*

Количество створок среди остатков разных таксонов сильно коррелировало ($R^2 = 0.81$) с количеством головных щитов. Существенно уклоняющееся значение обнаружено только у *Bosmina longirostris* – единственного таксона, среди остатков которого головные щиты преобладали над створками. При исключении этого таксона из выборки корреляция между количествами створок и головных щитов становится значительно более сильной ($R^2=0.95$), а регрессия показывает в целом дефицит головных щитов по сравнению со створками в 26%.

Количество постабдоменов не коррелирует с количеством створок, и демонстрирует дефицит более чем в 90% по сравнению с ожидаемым (рис. 12). Тем не менее, в пределах каждого таксона (при введении в модель фактора “таксон”) количество створок хорошо предсказывает как количество головных щитов, так и количество постабдоменов ($R^2 = 0.85$, $F_{1,8} = 219.4$, $p < 0.00001$ и $R^2 = 0.63$, $F_{1,8} = 13.2$, $p < 0.0005$).

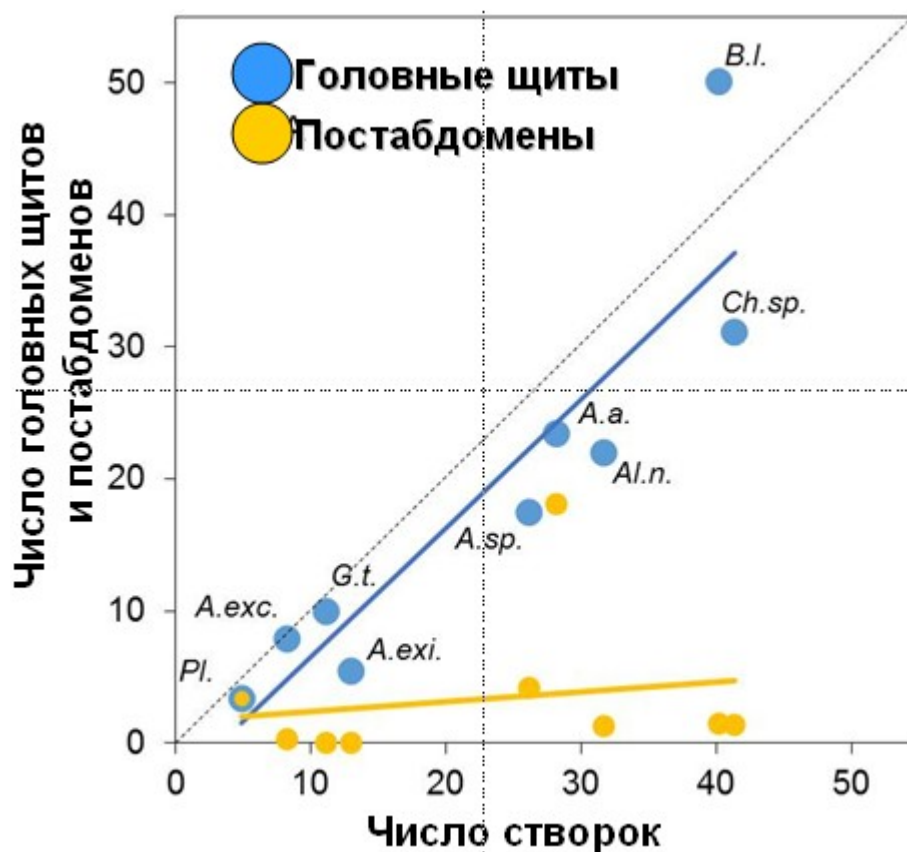


Рис. 12. Число головных щитов и постабдоменов в зависимости от числа створок у девяти таксонов ветвистоусых ракообразных в тафоценозах 27 водоемов. Пунктирная линия показывает ожидаемую зависимость при одинаковом сохранении экзоскелетных компонентов. Сокращения: *A.a.* – *Alona affinis*, *A.sp.* – *Alona* sp. (small sized), *Al.exc.* – *Alonella excisa*, *Al.exi.* – *Alonella exigua*, *Al.n.* – *Alonella nana* B.l. – *Bosmina longirostris*, *Ch.* – *Chydorus* sp., *G.t.* – *Graptoleberis testudinaria*, *Pl.* – *Pleuroxus* sp.

Обсуждение результатов главы. В данной главе мы рассмотрели некоторые вопросы сохранности и представленности в донных отложениях одной из ключевых палеоиндикаторных групп – кладоцер. Предшествующие работы наших коллег в данной области обычно базировались на сопоставлении данных (1) “традиционного” гидробиологического мониторинга рецентных озерных экосистем, (2) так называемых седиментационных ловушек, устанавливаемых в водоеме на определенный срок для сбора “дождя трупов и экзувиев”, и, собственно, (3) донных отложений. Эти три источника данных обычно давали в той или иной мере сходные списки видов кладоцер, вместе с тем демонстрируя некоторую недопредставленность дафнид, а также *Sida*, *Diaphanosoma* и некоторых других видов. Зачастую, несмотря на выпадение некоторых перечисленных выше групп и видов, наиболее эффективным (т.е. дающим наиболее полный список видов кладоцер) оказывался именно анализ субфоссильных остатков в отложениях – он позволял

выявлять малочисленные виды, которые не удавалось обнаружить даже с помощью долгосрочных мониторинговых съемок. Причин этому несколько.

Во-первых, анализ донных отложений в некоторой степени (но не всегда и не полностью! (Nevalainen, 2011; Zharov et al., 2018)) нивелирует пространственную неоднородность ассоциаций кладоцер, населяющих водоем, а также неоднородность временную, связанную с сезонной динамикой состава сообществ (Anneville et al., 2010).

Во-вторых, отложения (по крайней мере, в большинстве озер) являются концентратом биологических остатков: в одной капле (приблизительно 0.05 см^3) донного ила зачастую содержится несколько сотен остатков кладоцер (причем шанс того, что сколько-нибудь значительная часть этих остатков принадлежит одним и тем же особям, крайне мал).

В-третьих, как это уже говорилось ранее, в отложениях сохраняются не только экзоскелеты, оставшиеся от погибших особей, но и неотличимые от них визуально личинные шкурки (экзувии). Каждый труп или экзувий в процессе седиментации и диагенеза расчленяется на отдельные хитиновые элементы. Таким образом, каждая особь оказывается представленной в отложениях большим числом остатков, что повышает шансы на обнаружение вида.

Точное количество остатков, произведенных одной особью, должно бы определяться числом линек, пройденных ею за жизнь, помноженным на число элементов экзоскелета, получающихся после распада последнего. Однако можно быть уверенным в том, что в большинстве случаев реальное количество долгосрочно сохраняющихся в отложениях остатков каждой особи существенно меньше, чем ожидаемое. Доказательством этому может служить большая редкость остатков ювенальных стадий, а также некоторых частей экзоскелета у некоторых видов. Так, например, *Ophryoxus gracilis* в тафоценозах бывает представлен почти исключительно постабдоменами и постабдоминальными коготками.

Но если одни группы и виды отчетливо демонстрируют неполноценность своей интеграции в тафоценоз, многие другие (например, хидориды) кажутся нам “адекватно представленными”. Никанен с коллегами (Nykanen et al., 2009) исследовали аккумуляцию остатков пелагических кладоцер в отложениях озера Vesijärvi на юге Финляндии, и пришли к выводу, что остатки распространенного вида *Chydorus sphaericus* и трех видов рода *Bosmina* адекватно представлены в отложениях. Оценка их численности в отложениях совпадала или даже была несколько выше ожидаемых значений годовой продукции экзувиев. Корреляция их численности в отложениях и в планктоне была сильной ($R^2 = 0.91$, $p < 0.001$). В том же исследовании *Daphnia*, *Ceriodaphnia* и *Diaphanosoma* были в значительной степени недопредставлены в отложениях.

Результаты проведенного нами исследования, показали, что у многих видов кладоцер различные элементы экзоскелета представлены в отложениях в соотношении, далеком от естественного. Створки (карапакс) встречаются в целом чаще, чем головные щиты, а постабдомены – значительно реже других остатков. Такая ситуация могла бы быть связана с особенностями постмортального переноса и переотложения различных фрагментов экзоскелетов, обусловленными гидродинамическими свойствами последних. При этом на дне водоема формировались бы участки с повышенным и пониженным содержанием остатков того или иного типа.

Однозначный ответ на данный вопрос может дать целенаправленное исследование пространственного распределения остатков разных типов в пределах водоема, однако мы считаем, что сходство ситуаций во всех исследованных нами водоемах указывает на иную причину. По всей видимости, это обусловлено различной сохраняемостью разных частей экзоскелета. На это указывает сходство ситуаций во всех исследованных нами водоемах, а также обнаруженная таксоноспецифичность соотношений остатков. В свою очередь, различия в сохранности остатков могут быть обусловлены: (1) разницей условий, в которых оказываются остатки после гибели животного или сбрасывания им экзувия, и (2) разной устойчивостью хитина к воздействию агрессивных факторов среды.

Первое обстоятельство могло бы вызвать определенный дефицит постабдоменов в тафоценозах их частым разрушением у трупов за счет деятельности сапротрофных микроорганизмов. Постабдомен находится в относительно замкнутом пространстве между створками, в непосредственной близости к внутренним органам, а кроме того сам является вместилищем дистальной части кишечника. Возможно, в связи с этим он больше вовлечен в процессы разложения, нежели головной щит и створки. Такое объяснение применимо в ситуации с постмортальными превращениями остатков, но не имеет никаких оснований в отношении линечных шкурок, в которых мягких тканей, подвергающихся активному гниению, практически нет. Поскольку число оставленных в течение жизни линечных шкурок обычно исчисляется одним-двумя десятками (за исключением случаев ранней гибели особи), даже 100%-ная деградация постабдоменов у трупов не могла бы объяснить столь значительный их дефицит в тафоценозах, который мы наблюдали на примере исследованных водоемов.

Второе обстоятельство наверняка обуславливает (по крайней мере, отчасти) межвидовые различия в сохраняемости, но может проявлять себя и в отношении разных частей экзоскелета одного вида. Об этом, однако, мы можем лишь догадываться, поскольку каких-либо специализированных исследований структуры хитина разных частей кутикулы у кладоцер не проводилось.

Вместе с тем, это могло бы в значительной мере объяснить наблюдаемую картину диспропорциональности и выраженного преобладания в тафоценозах остатков взрослых особей. Вероятно, у ювенильных стадий хитин покровов еще не обладает теми прочностными характеристиками, которые необходимы для длительного сохранения в отложениях, поэтому остатки самых ранних стадий практически не встречаются в седиментах. По мере роста особи разные элементы ее экзоскелета постепенно приобретают необходимые свойства, но не все одновременно – например, вначале достаточно прочными становятся створки, затем головные щиты, и затем постабдомены.

Таким образом, одна особь, многократно линяя в течение жизни, может оставлять в отложениях больше створок, чем головных щитов, и еще меньшее число постабдоменов. Возраст, с которого тот или иной элемент экзоскелета становится достаточно прочным для сохранения в отложениях, может быть различным у разных таксонов, как и различно число линек (Bottrell, 1975a, 1975b) в жизненных циклах разных видов. Это предположение хорошо объясняет и диспропорцию разных частей экзоскелета в субфоссильных комплексах, и таксоноспецифичность соотношений, в которых головные щиты, створки и постабдомены встречаются в отложениях.

На фоне остальных рассмотренных нами таксонов, у *Alona affinis* наблюдалось гораздо более близкое к ожидаемому (естественному) соотношение частей экзоскелета (рис. 10). Этот вид хидорид, судя по данным Н.Н. Смирнова (1971), является весьма быстрорастущим: в условиях эксперимента при 14–20°C *Alona affinis* линяли 7–14 раз в течение жизни (37–61 день), что не отличалось сколько-нибудь заметно от характеристик жизненного цикла других кладоцер, приводимых там же. При этом размеры взрослых самок часто достигают 1мм (там же), что является весьма высоким показателем для хидорид. Из этого можно предположить, что постабдомены у данного вида (как и прочие элементы экзоскелета) достигают достаточной для сохранения в отложениях устойчивости раньше, чем у большинства других видов, а, следовательно, большее число экзувиальных постабдоменов сохраняется от каждой особи. В подтверждение этому, постабдомены некоторых других, не представленных в данном исследовании, крупных видов хидорид (*Alona quadrangularis*, *Acroperus harpae*, *Camptocercus rectirostris*) по нашим наблюдениям также встречаются весьма часто (чаще, чем постабдомены более мелких хидорид). У крупных кладоцер рода *Eurycercus* постабдомены являются одним из самых частых типов остатков, встречающихся в донных отложениях. Так, например, при анализе пробы “Пазл-0” нами были найдены три головных щита, одна полустворка и восемь постабдоменов *Eurycercus* sp.

Картина равномерного соотношения остатков, выявленная нами у сборного таксона *Pleuroxus* sp. (рис. 10), имеет, вероятнее всего, иное объяснение. В исследованных водоемах род *Pleuroxus* представлен несколькими видами (*P. aduncus*, *P. truncatus*, *P. uncinatus* и *P. laevis*), некоторые остатки которых не всегда различаются между собой достаточно надежно. По этой причине (а также по причине недостаточности данных по отдельным видам для статистического анализа) они учитывались нами на родовом уровне. При этом в ходе анализа проб в рамках данного исследования (а также неоднократно ранее) мы неоднократно наблюдали в отложениях створки (и несколько реже – головные щиты) *Pleuroxus* в плохой сохранности – истонченные, деформированные, с частично растворенными участками. На основании этого мы считаем, что группа *Pleuroxus* отличается от других хидорид менее устойчивым к разрушению хитином и может быть в целом недопредставленной в отложениях, а полученное нами “адекватное” соотношение элементов экзоскелета является следствием существенного разрушения их створок и головных щитов, а не высокой сохраняемостью постабдоменов.

В некоторое логическое противоречие полученные нами результаты вступают с данными по соотношению головных щитов и створок *Chydorus sphaericus* и *Bosmina* sp. в колонке отложений озера Харриет (Миннесота) (рис. 13, Brugam, Speziale, 1983). С одной стороны, также как и в нашем случае, было обнаружено, что в отложениях разные элементы экзоскелета находятся в соотношениях, отличных от естественного. С другой стороны, в упомянутом исследовании продемонстрирована динамика этих соотношений на протяжении 75-сантиметрового керна, из которой следует, что даже в пределах одного водоема аккумуляция разных элементов экзоскелета одного и того же вида может существенно меняться с течением времени. Последнее указывает на то, что выявленная нами таксоноспецифичность соотношений остатков соблюдается не всегда. Тем не менее, в верхних слоях (0–10 см) колонки из оз. Харриет соотношение головных щитов и створок у *Bosmina* и *Chydorus* в целом было сходным с наблюдаемым нами. Значительные отклонения от этих соотношений наблюдались в более глубоких слоях отложений. Это может свидетельствовать о том, что выявленные нами таксоноспецифичные соотношения остатков более характерны для рецентных тафоценозов, и могут искажаться, например, в ходе длительных диагенетических преобразований отложений.

С другой стороны, это не объясняет наличия в отложениях озера Харриет как слоев с резким преобладанием створок, так и слоев с доминированием головных щитов у обоих исследованных авторами видов. Данные по озеру Харриет свидетельствуют в пользу того, что пропорции между сохраняющимися частями экзоскелета ветвистоусых ракообразных

могут меняться даже в одном водоеме в ходе его развития и изменения биотических и абиотических условий в нем.

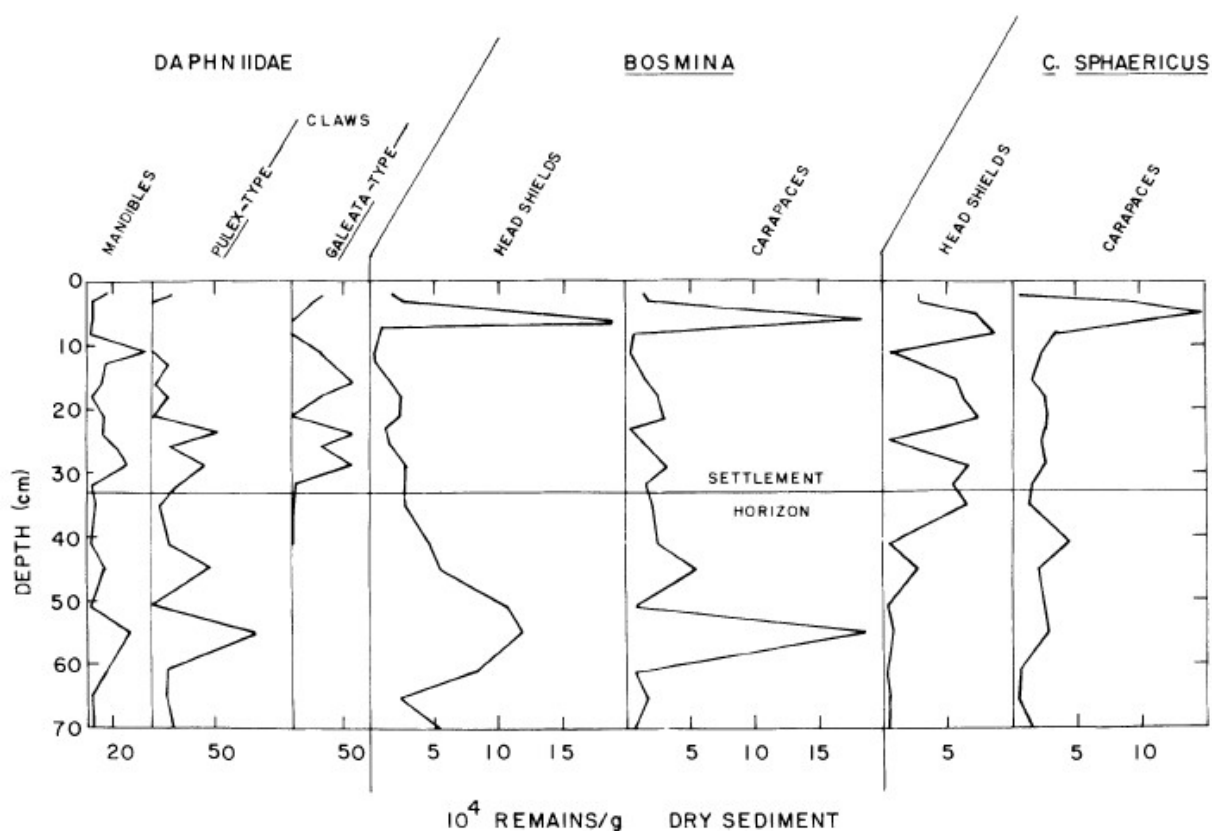


Рис. 13. Динамика соотношения головных щитов (head shields) и створок (carapaces) у дафнид, *Bosmina* sp. и *Chydorus sphaericus* в колонке отложений оз. Харриет, Миннесота. head shields – головные щиты, carapaces – створки (по: Brugam, Speziale, 1983).

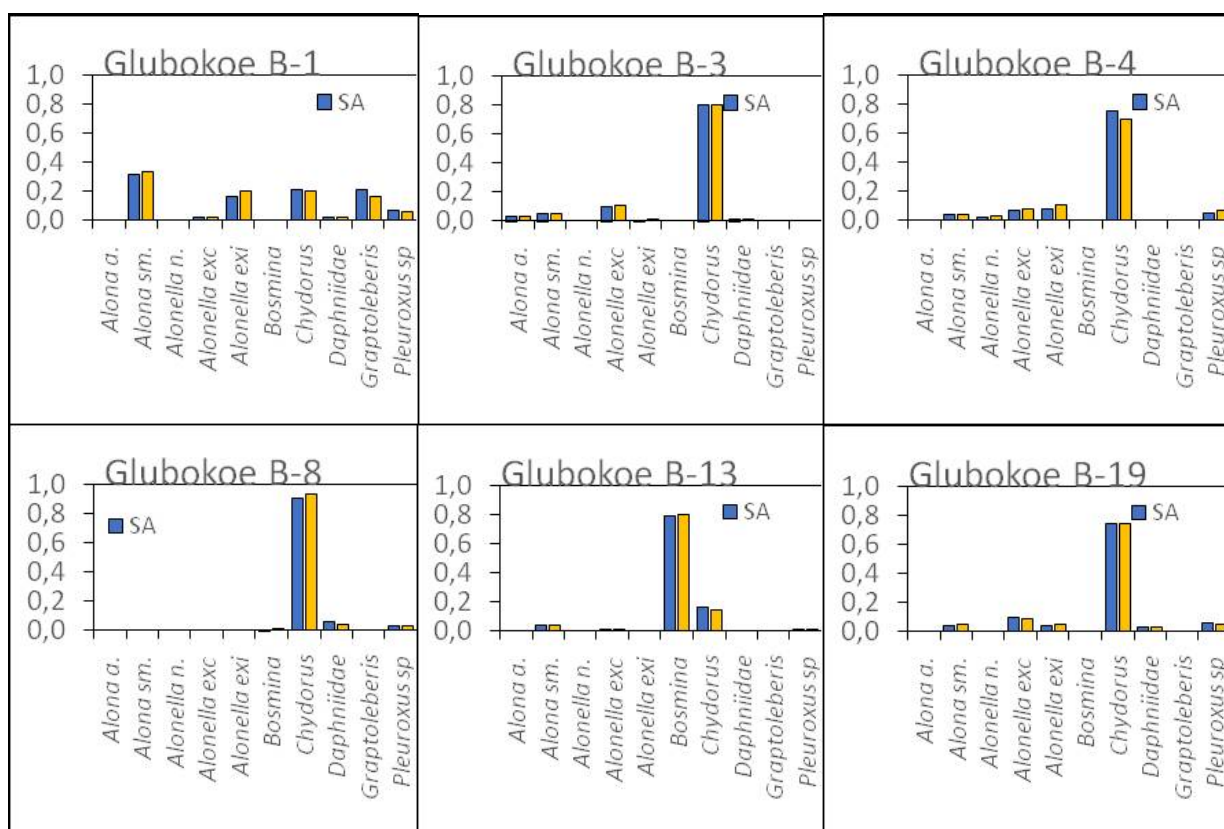
Выводы главы:

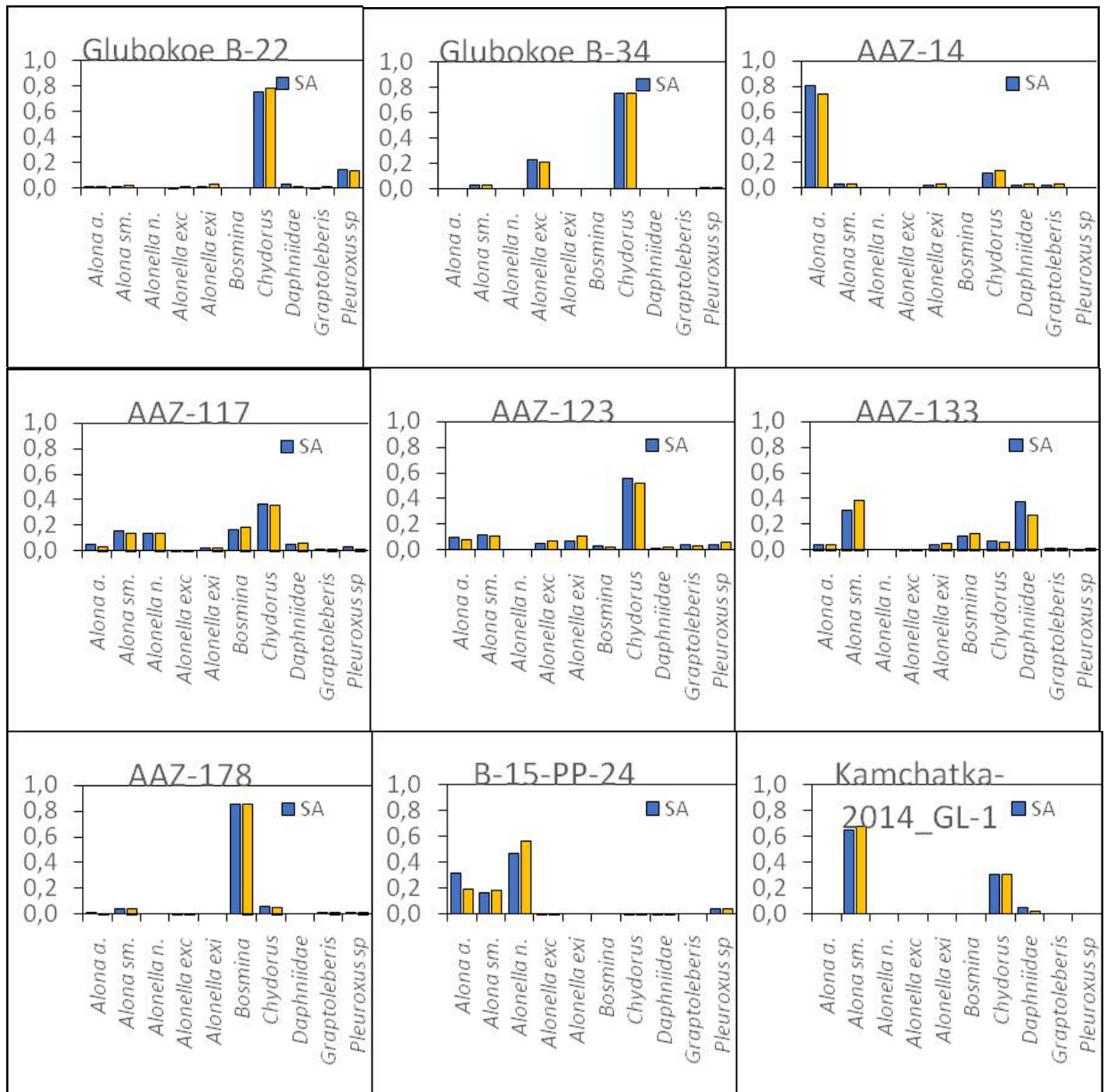
1. Разные части экзоскелета кладоцер одного вида в непропорционально сохраняются в тафоценозах, наблюдается значительный дефицит постабдоменов.
2. Степень пропорциональности между отдельными частями экзоскелета в тафоценозе таксоноспецифична, т.е. имеются таксоны с более естественными и менее естественными пропорциями между частями экзоскелета в субфоссильных комплексах.

ГЛАВА 6. СРАВНЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ДВУХ МЕТОДОВ КОЛИЧЕСТВЕННОГО УЧЕТА ОСТАТКОВ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ

Результаты сравнительного анализа. В данной главе представлены результаты сопоставления двух методов подсчета числа остатков – по числу наиболее часто встречающегося фрагмента и по общему числу остатков, на примере 19 водоемов из тех, которые были рассмотрены в главе 5.

В целом, результаты анализа тафоценозов 19 водоемов, полученные для каждого из них двумя методами, оказались сходными (рис. 14). Вместе с тем, для некоторых таксонов оценки их представленности (logit-transformed portions), полученные с помощью двух методов, значительно различались. Метод учета по общему числу остатков показал значимо более высокую долю участия для *Alona affinis*, и значимо меньшие доли для *Alona* (“small sized”) sp., *Alonella excisa* и *Alonella exigua*, по сравнению с методом учета по наименьшему числу особей (рис. 15).





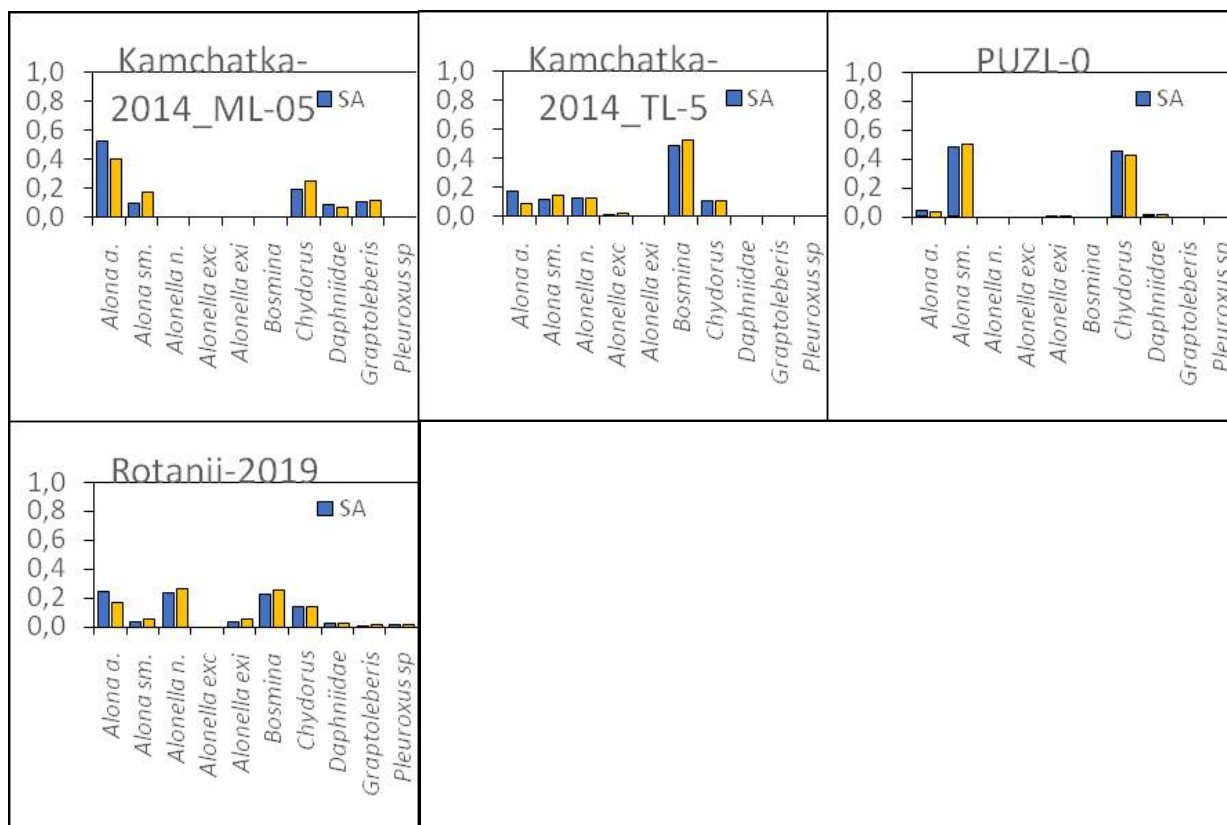


Рис. 14. Результаты количественного учета остатков ветвистоусых ракообразных в тафоценозах 19 водоемов двумя методами: (1) по общему числу остатков (синие колонки) и (2) по наименьшему числу особей (желтые колонки). Оси ординат демонстрируют оценки относительного обилия таксонов.

Как в целом, так и для всех таксонов по отдельности (кроме *Daphniidae*) значения представленности, полученные двумя методами учета, сильно и достоверно коррелируют (рис. 16). R^2 варьирует в пределах 0.92–0.99 для логит-трансформированных данных (табл. 7). Корреляция оценок представленности дафнид также высоко значима, хотя и несколько слабее ($R^2=0.79$). Метод учета таксонов по числу остатков переоценивает долю дафнид приблизительно на 30%, по сравнению с методом учета по числу особей. Для всех остальных таксонов оценки оказываются очень близкими (коэффициент при x близок к 1).

Обсуждение результатов главы. Получив результаты, демонстрирующие непропорциональное сохранение в отложениях головных щитов, створок и постабдоменов у большинства видов, мы сочли необходимым выяснить, насколько значительно могут отличаться оценки участия видов в тафоценозах, полученные применяемым нами методом учета по общему числу остатков и методом учета по минимальному числу особей, применяемым большинством палеоолимологов. Выше мы уже приводили некоторые аргументы, которые, на наш взгляд, ставят под сомнение целесообразность применения

последней методики (поскольку ее применение не приближает количественные показатели тафоценоза к количественным характеристикам «материнской» экосистемы). Тем не менее, мы признаем определенную логичность такого подхода, поскольку он позволяет избежать неоднократного учета одной и той же особи по нескольким разрозненным ее фрагментам. Применяя анализ субфоссильных остатков кладоцер в рамках комплексного зоологического анализа по методу Н.Н. Смирнова, мы не видим возможности в своей работе использовать метод учета по минимальному числу особей. Это поставило бы нас перед необходимостью учитывать аналогичным образом остатки и всех остальных групп беспозвоночных, а для многих из них это не представляется возможным в принципе.

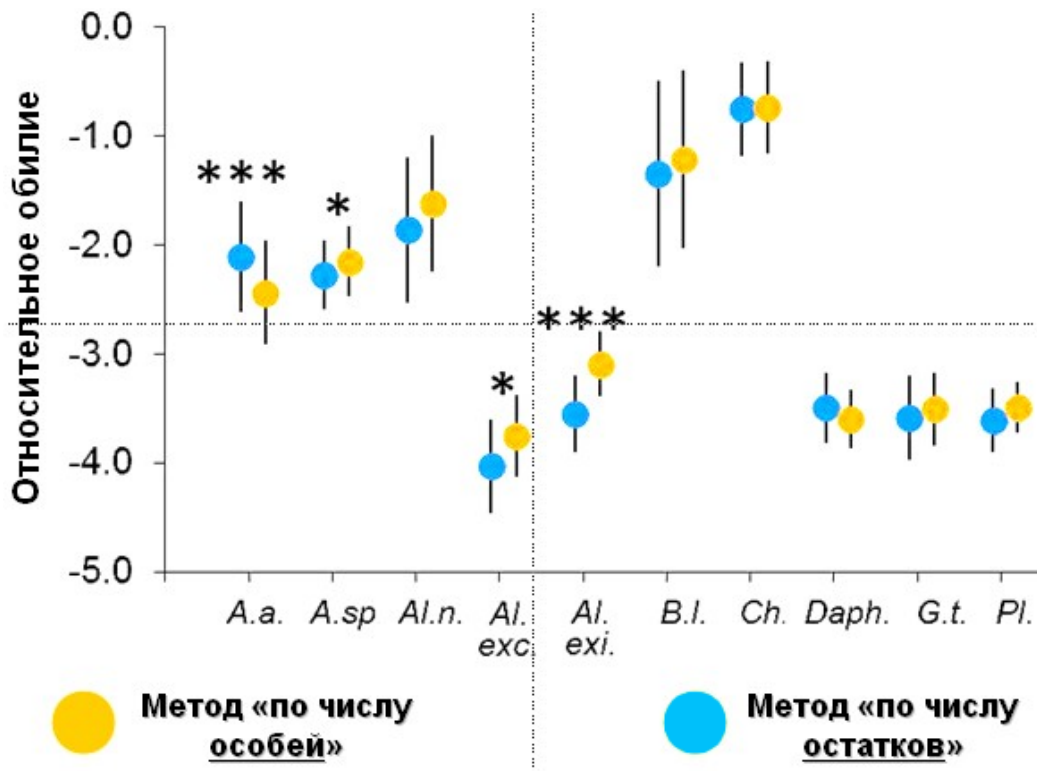


Рис. 15. Сравнение оценок относительного обилия таксонов ветвистоусых ракообразных в рецентных отложениях 19 водоемов, полученных с помощью двух методов учета – по общему числу остатков и по наименьшему числу особей. *** – $p < 0.001$, * – $p < 0.05$ (парный t-тест для зависимых выборок). Сокращения: *A.a.* – *Alona affinis*, *A.sp.* – *Alona* sp. (small sized), *Al.exc.* – *Alonella excisa*, *Al.exi.* – *Alonella exigua*, *Al.n.* – *Alonella nana*, *B.l.* – *Bosmina longirostris*, *Ch.* – *Chydorus* sp., *Daph.* – Daphnidae, *G.t.* – *Graptoleberis testudinaria*, *Pl.* – *Pleuroxus* sp.

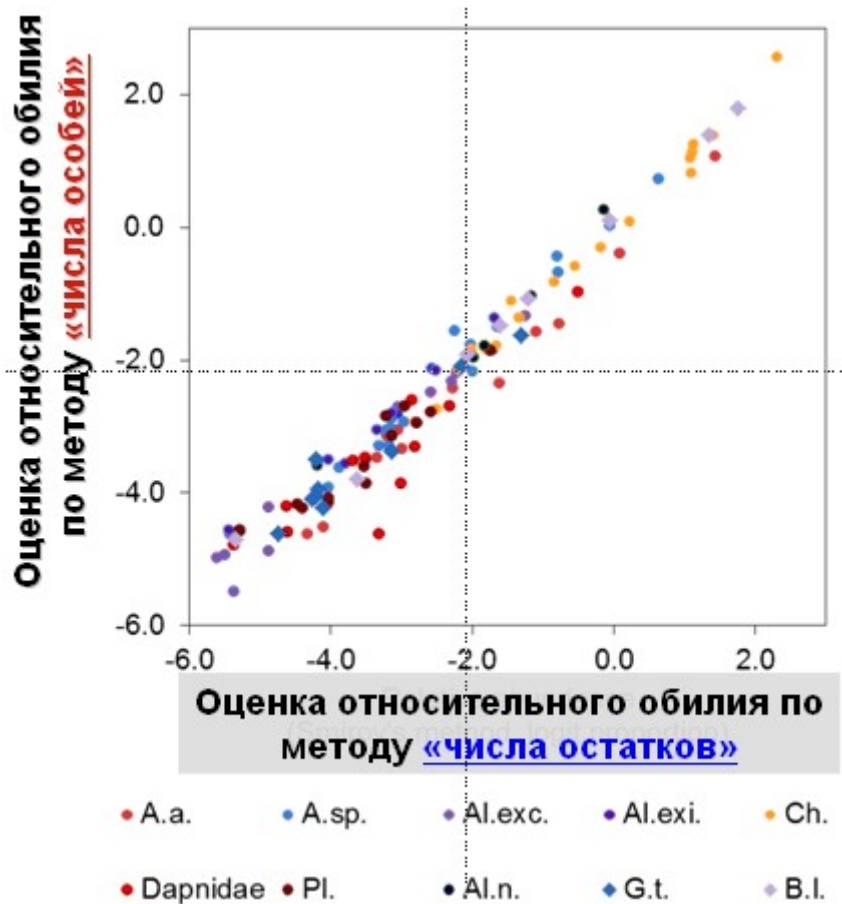


Рис. 16. Корреляция между оценками относительного обилия ветвистоусых ракообразных, полученных двумя методами – по числу остатков и по числу особей для 10 таксонов ветвистоусых ракообразных в тафоценозах 19 водоемов. Сокращения: *A.a.* – *Alona affinis*, *A.sp.* – *Alona* sp. (small sized), *Al.exc.* – *Alonella excisa*, *Al.exi.* – *Alonella exigua*, *Al.n.* – *Alonella nana* *B.l.* – *Bosmina longirostris*, *Ch.* – *Chydorus* sp., *G.t.* – *Graptoleberis testudinaria*, *Pl.* – *Pleuroxus* sp. Статистические данные представлены в Таблице 7.

Полученные нами результаты сравнения оценок двумя методами показали их высокую сопоставимость, что, с одной стороны, показалось несколько удивительным, с другой – подтвердило адекватность оценок, получаемых с помощью нашего метода (по общему числу остатков). Тем не менее, для некоторых таксонов оценки двух методов оказались значимо разными. Так, например, это было в случае с *Alona affinis*, которая, как мы ранее выяснили, отличается от большинства других исследованных таксонов высокой представленностью постабдоменов в отложениях. При использовании метода подсчета по общему числу остатков это приводит к существенному завышению доли участия этого вида в тафоценозе, по сравнению с оценкой методом наименьшего числа особей. Это обусловлено тем, что в последнем случае в расчет не включается около 2/3 найденных

остатков вида, тогда как у большинства видов – только половина (поскольку головные щиты и створки находятся в достаточно близких количествах, а редкие постабдомены влияют на конечную оценку доли незначительно).

Таблица 7. Результаты регрессионного анализа ассоциаций между оценками относительного обилия таксонов ветвистоусых ракообразных, полученными с помощью метода учета по общему числу остатков и по наименьшему числу особей (для логит-трансформированных данных).

Таксон	R^2	Slope	$F_{1,10}$	p
<i>Alona affinis</i>	0.98	0.94	555.6	< 0.000001
<i>Alona</i> sp. (small sized)	0.98	1.00	730.6	< 0.000001
<i>Alonella nana</i>	0.97	0.93	108.6	0.0019
<i>Alonella excisa</i>	0.96	0.86	250.1	< 0.000001
<i>Alonella exigua</i>	0.98	0.85	445.6	< 0.000001
<i>Bosmina longirostris</i>	0.99	0.95	832.3	< 0.000001
<i>Chydorus</i> sp.	0.99	0.97	1467.8	< 0.000001
Daphniidae	0.79	0.75	44.8	< 0.0001
<i>Graptoleberis testudinaria</i>	0.94	0.84	106.9	< 0.0001
<i>Pleuroxus</i> sp.	0.92	0.77	125.7	< 0.000001

Для группы мелких видов *Alona* sp., а также *Alonella excisa* и *Alonella exigua* нами, напротив, было отмечено значимое повышение долей участия при использовании метода наименьшего числа особей. Это является компенсаторным следствием понижения доли вида с “полноценным” сохранением остатков (как в случае с *A. affinis*). Исходя из этого можно заключить, что расхождение между оценками двух методов учета субфоссилий будет тем значительнее, чем выше в тафоценозе участие вида (или нескольких видов) с пропорциональной представленностью остатков. При этом оценки долей таких видов методом «общего числа остатков» будут завышенными, а видов с наименее пропорциональной представленностью в той же пробе – напротив, заниженными.

Еще одним таксоном, оценки обилия которого двумя методами могут значительно отличаться, являются дафниды, и, в первую очередь, *Daphnia*. Дафниды в целом значительно отличаются от хидорид и босминид набором сохраняющихся в седиментах остатков. Головные щиты и створки дафнид встречаются в отложениях достаточно редко (Frey, 1991; Szeroczynska, Zawisza, 2005). Обычно они представлены в тафоценозах

эфиппиумами, постабдоменами с постабдоминальными коготками (как вместе, так и по отдельности), дистальными частями (“коронками”) мандибул, фильтрующими пластинками гнато баз III и IV пар ног, а также своеобразными окантовками створок и хвостовой иглы, выглядящими как в той или иной степени шипованные нити (зачастую сильно измятые или фрагментированные). Судя по имеющимся литературным сведениям, учет остатков дафнид чаще ведется по постабдоминальным коготкам, мандибулам и хвостовым иглам, что, возможно, связано с активным применением исследователями щелочной дефлокуляции, уничтожающей некоторую часть наиболее нежных фрагментов.

Так или иначе, проводя учет по общему числу остатков, мы учитываем каждый встреченный фрагмент, принадлежащий представителю *Daphniidae*, за единицу данного таксона. При учете по наименьшему числу особей мы оказываемся вынужденными считать лишь те фрагменты, которые позволяют переводить их число в условные “особи”, т.е., например, нитевидные остатки краев створок не подходят для учета, поскольку невозможно доподлинно установить число особей, которым они принадлежат. При этом этот тип остатков дафнид в некоторых водоемах оказывается преобладающим. Число же найденных фильтрующих пластин гнато баз для установления числа условных особей надо бы делить на 4. Таким образом, метод учета по общему числу остатков будет всегда давать более высокую оценку участия дафнид в тафоценозе, чем метод наименьшего числа особей.

Выводы главы:

1) Два метода подсчета числа остатков ветвистоусых ракообразных дают в целом сходные результаты;

2) По объективным причинам, используемый нами метод учета субфоссильных кладоцер по общему числу их остатков склонен давать незначительно заниженные/завышенные оценки относительно таковых, полученных с помощью учета по числу особей.

ГЛАВА 7. ВЫЯВЛЕНИЕ ЛОКАЛЬНЫХ ТИПОВ ТАФОЦЕНОЗОВ НА ПРИМЕРЕ ВОДОЕМОВ РУЗСКОГО И ШАТУРСКОГО РАЙОНОВ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

В данной главе проведено сравнение тафоценозов двух локальных (Шатурской и Рузской) групп водоемов по результатам альго-зоологического анализа рецентных тафоценозов на трех уровнях по методу Смирнова (2010).

Уровень I. Общий альго-зоологический анализ. В водоемах шатурской группы наиболее частыми и массовыми остатками альгофлоры были панцири диатомовых и десмидиевых водоросли. В тафоценозах некоторых водоемов эти группы занимали доминантное положение. Соотношения остатков наиболее массовых таксонов в исследованных тафоценозах продемонстрированы на диаграмме ниже (рис. 17).

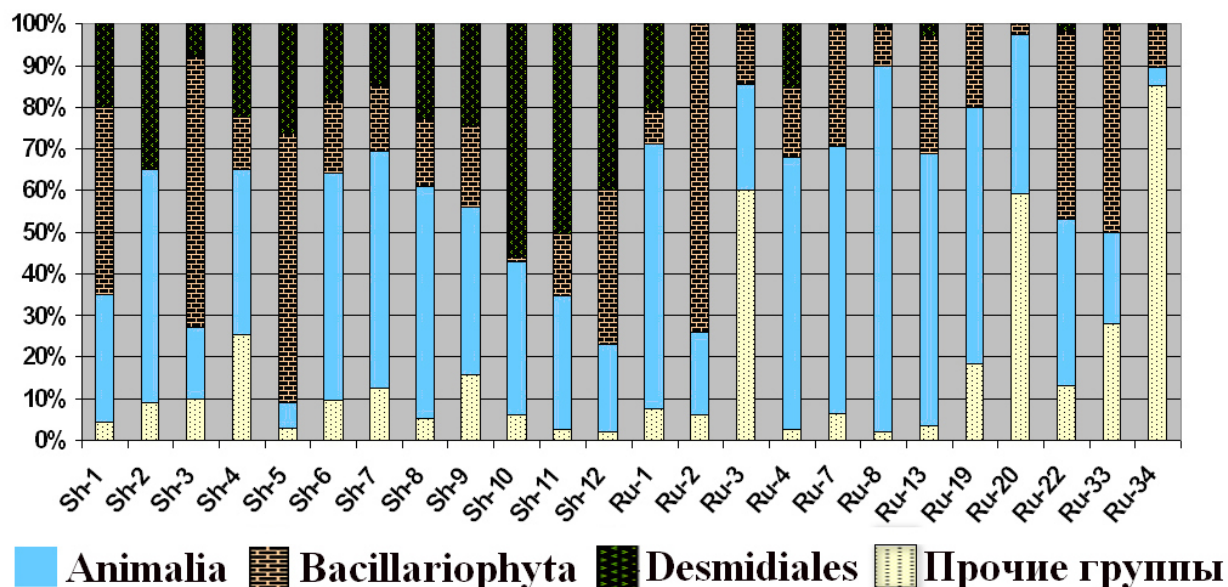


Рис. 17. Относительные доли зоогенных остатков и преобладающих групп водорослей. Sh – водоемы шатурской группы, Ru – водоемы рузской (глубокоозерской) группы.

В отложениях большинства водоемов рузской группы доля десмидиевых была существенно ниже, чем в шатурских, либо же они вовсе отсутствовали. Достоверность различий по обилию десмидиевых между двумя группами водоемов была высокой ($p < 0.01$). Остатки зеленых водорослей (в основном, *Pediastrum* sp.) были отмечены практически в тафоценозах всех водоемах шатурской группы, в то время как в отложениях рузских водоемов они отсутствовали. Акинеты цианобактерий *Anabaena* sp. и фрагменты нитчатых желто-зеленых водорослей *Tribonema* sp. присутствовали в

отложениях большинства водоемов двух групп, но обычно в малом количестве (за исключением трех случаев, когда *Tribonema* преобладали в тафоценозах).

Уровень II. Групповой зоологический анализ. Среди остатков беспозвоночных в отложениях всех исследованных водоемов преобладали остатки кладоцер и раковины ризопод (в основном, отряда Arcellinida). Остатки представителей других таксонов беспозвоночных были малочисленны, однако присутствовали в тафоценозах всех водоемов (за исключением Tintinnida, которые были найдены в отложениях лишь одного водоема).

Относительное обилие раковинных ризопод было высоким в отложениях всех 24 водоемов. В водоемах рузской группы их доля в тафоценозах была практически всегда выше, чем в шатурских (70% и 45%, соответственно). Различия между группами водоемов достоверны ($p < 0.01$).

Сравнение полученных результатов с нашими собственными, а также литературными (Смирнов, 2010) данными по составу тафоценозов средних и крупных озер показало, что в отложениях последних содержание раковин ризопод обычно значительно ниже (рис. 18). Различия между выборками достоверны ($p < 0.01$).

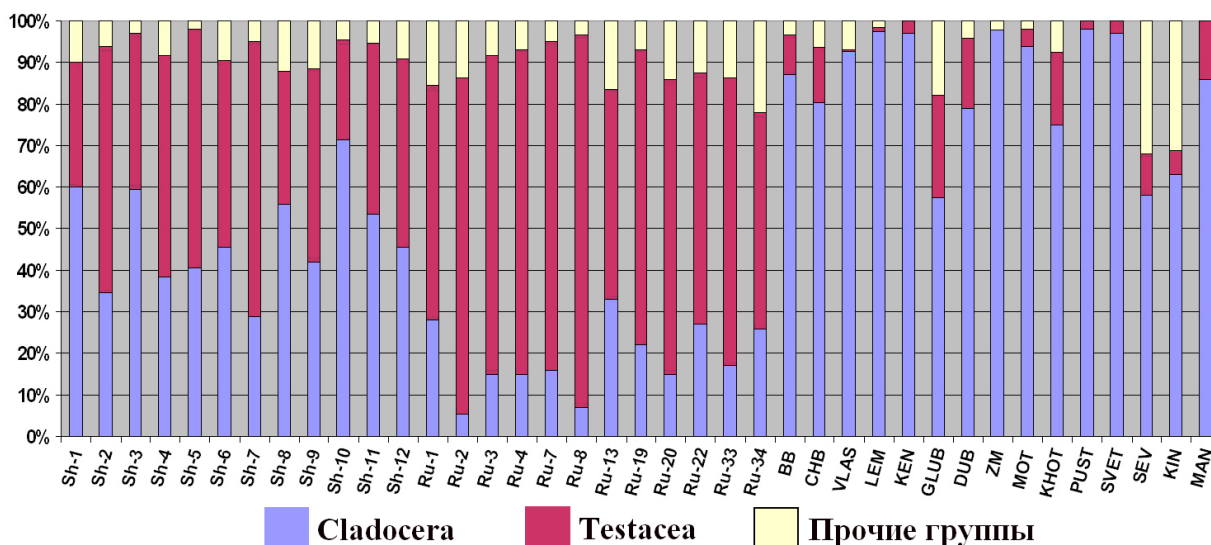


Рис. 18. Относительное обилие остатков Cladocera, ризопод (Testacea) и других групп беспозвоночных в рецентных тафоценозах 24 исследованных водоемов (Sh – водоемы шатурской группы, Ru – водоемы рузской (глубокоозерской) группы), а также 15 озёр (BB – MAN).

Уровень III. Кладоцерный анализ. В рецентных отложениях исследованных водоемов были найдены остатки 29 (как минимум) видов кладоцер. Крупные виды *Alona* (*A. affinis* и *A. quadrangularis*) и мелкие виды рода *Alona* (*A. rectangula*, *A. guttata*, *A. costata*

и *A. rustica*) учитывали суммарно как “*Alona large sized*” и “*Alona small sized*” (соответственно). Остатки дафнид также учитывали суммарно.

Для сравнения тафоценозов по составу субфосильных кладоцер были проведены кластерный анализ и анализ главных компонент, в результате которых 24 водоема распадались на две группы, в соответствии с их локалитетом (рис. 19, 20). Столь «безошибочная» классификация была получена на основе данных по присутствию/отсутствию таксонов. Введение в анализ значений их относительного обилия давало гораздо более хаотичную классификацию.

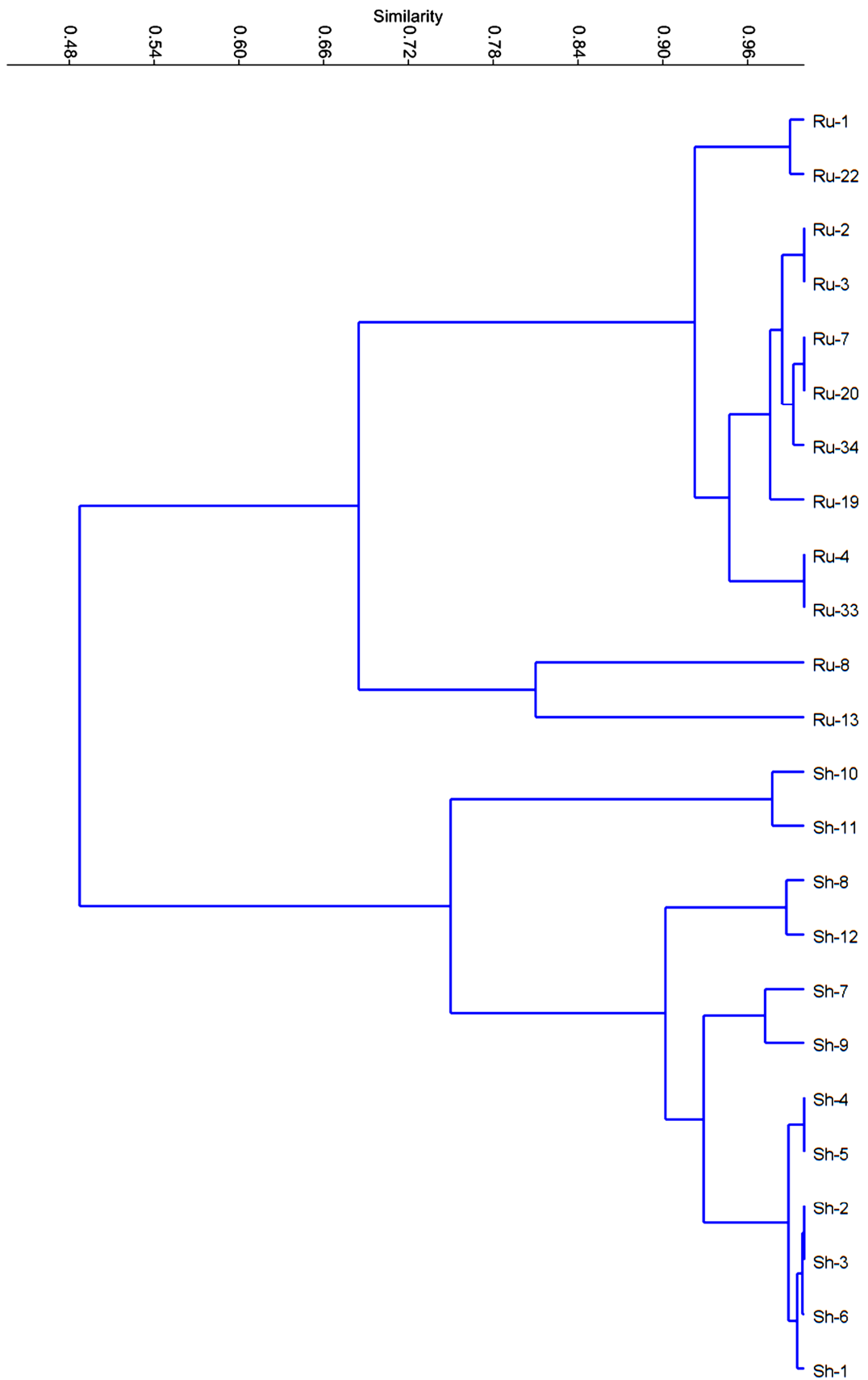


Рис. 19. Результат кластерного анализа исследованных водоемов на основе данных о присутствии видов *Cladocera* в тафоценозах (Жаров, 2020). Sh – водоемы шатурской группы, Ru – водоемы ружской (глубокоозерской) группы.

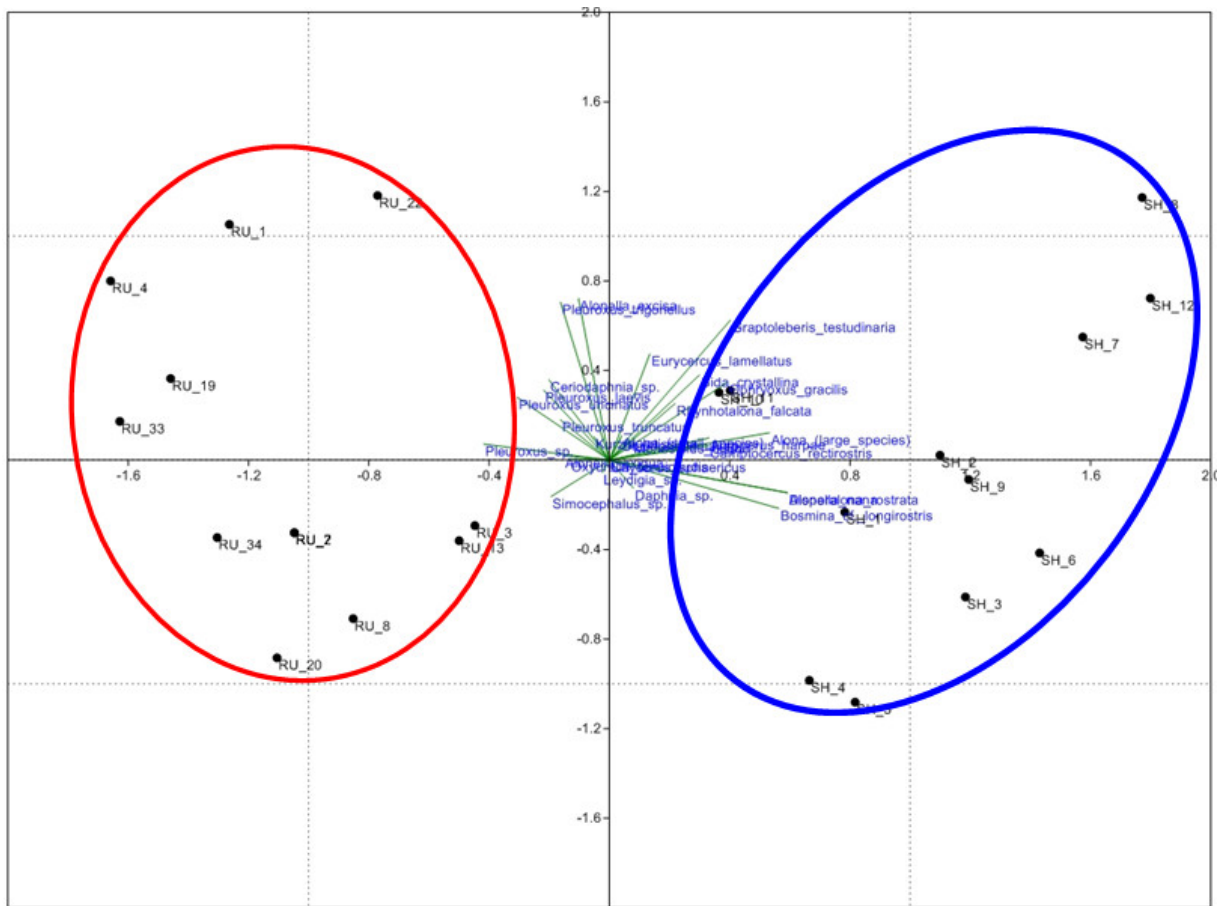


Рис. 20. Результат анализа главных компонент, выполненный на основе данных о присутствии видов Cladocera в тафоценозах исследованных водоемов (Жаров, 2020). Ru – водоемы рузской (глубокоозерской) группы (обведены красным эллипсом), Sh – водоемы шатурской группы (обведены синим эллипсом).

Таким образом, все три уровня комплексного анализа тафоценозов выявили значительные различия между двумя группами водоемов. Качественный состав остатков водорослей (на уровне крупных таксонов) был практически одинаков, но значения среднего относительного обилия отдельных таксонов значительно отличались. В тафоценозах шатурских водоемов чаще встречались и были более разнообразны десмидиевые водоросли (*Staurastrum*, *Cosmarium*, *Xanthidium*, *Euastrum*, *Closterium*, *Penium*). Их среднее обилие значительно ($p < 0.01$) различалось между шатурской и рузской группами водоемов (28% и 4%, соответственно). Вероятно, это обусловлено приуроченностью многих видов этих водорослей к водоемам с мягкой и кислой водой (Brook, 1981; Coesel, Meesters, 2013). В большинстве водоемов Мещерской низменности (и Шатурского района, в частности) pH воды ниже 6, что связано с широким распространением здесь болот и торфяников. При этом даже в тех шатурских водоемах, которые находятся на значительном удалении от таких «источников кислотности», часто встречаются десмидиевые водоросли, что,

вероятно, говорит об особенностях почвообразующих и подстилающих пород, а также грунтовых вод данного района.

Более высокое обилие остатков желто-зеленых водорослей *Tribonema* sp. в тафоценозах водоемов рузской группы, возможно, обусловлено тем, что последние в большинстве своем находятся на открытых участках и вода во многих из них более прозрачна. Многие шатурские водоемы расположены среди лесных массивов, и отличаются высокой цветностью воды за счет обилия соединений железа и гуминовых кислот.

Остатки беспозвоночных в отложениях всех исследованных водоемов были представлены набором таксонов, характерным для большинства пресных водоемов Средней полосы России. Среди них преобладающими в тафоценозах были кладоцеры и раковинные амебы. Последних было значимо ($p < 0.01$) меньше в отложениях рузских водоемов. Возможно, это обусловлено несколько меньшей глубиной большинства исследованных водоемов рузской группы (обычно около 0.5–1 м) по сравнению с водоемами шатурской группы (1–1.5 м). Основываясь на более ранних своих наблюдениях, мы предполагали, что относительное обилие ризопод в тафоценозе зависит от глубины и размеров водоема – в отложениях больших и глубоких водоемов ризопод обычно несколько меньше. Это предположение также подкреплялось результатами исследования рецентного тафоценоза озера Кендур (Жаров и др., 2018), в котором относительное обилие раковинных амеб снижалось с увеличением глубины и расстояния от берега. Для проверки гипотезы о связи относительного обилия раковин ризопод в отложениях водоема с его глубиной и размерами, мы сравнили тафоценозы водоемов шатурской и рузской групп с таковыми средних и больших озер. В тафоценозах небольших водоемов доля раковин ризопод оказалась достоверно выше ($p < 0.01$), чем в озерах.

Большие и глубокие водоемы обладают значительным объемом пелагиали, которая, как правило, заселена планктонными кладоцерами (а также копеподами, остатки которых в отложениях не сохраняются). Ризоподы, в большинстве своем, являются представителями бентоса и зарослевой фауны, т.е. связаны с теми или иными подводными субстратами (планктонные представители в этой группе малочисленны) (Мазей, Цыганов, 2006). Увеличение объема пелагиали, таким образом, приводит к увеличению количества остатков кладоцер (в основном, планктонных видов) и других пелагических гидробионтов на единицу площади дна. Как следствие этого, относительное обилие тестацид в формирующемся тафоценозе уменьшается. Предположительно, обилие раковинных амеб в отложениях водоема может также повышаться за счет аллохтонных остатков,

поступающих из окружающих водоем влажных биотопов. Без проведения специальных исследований, однако, достаточно трудно оценить, насколько существенным может быть влияние такого переотложения.

В качестве одной из причин снижения доли ризопод в тафоценозах с увеличением глубины может рассматриваться и уменьшение их видового разнообразия на больших глубинах, показанное на примере ряда озер Мещерской низменности (Tsyganov et al., 2019). Предположительно, это происходит по причине менее благоприятных условий для бентических сообществ на больших глубинах, а также в результате снижения накопления раковин ризопод, переотложенных со средних и малых глубин вследствие их низких флотационных свойств (там же).

Исходя из вышесказанного, относительное обилие раковин ризопод в тафоценозе может служить признаком, позволяющим оценивать глубину и размеры исчезнувшего водоема (только в рамках комплексного анализа тафоценоза!), и реконструировать их динамику во времени. Безусловно, для полноценного применения такого палеомаркера, обнаруженная нами зависимость должна быть исследована более детально.

В некоторых случаях большая доля ризопод в тафоценозе может быть следствием тафономических процессов – например, разрушения остатков других массовых таксонов (в частности, кладоцер). Такая ситуация имела место в описанных выше степных водоемах (см. гл. 3), в отложениях которых ризоподы были преобладающими беспозвоночными, а в некоторых случаях и единственными зоогенными компонентами тафоценозов (Жаров, Котов, 2017). Мы предполагаем, что их преобладание было связано со следующими факторами: (1) преобладанием в планктоне степных водоемов дафнид (Cladocera: Daphniidae), остатки которых далеко не всегда хорошо сохраняются в отложениях (Sarmaja-Korjonen, 2007; Nykanen et al., 2009), (2) деятельностью детритофагов *Triops cancriformis* (Notostraca), способных поедать хитиновые остатки других ракообразных, (3) сезонным пересыханием водоемов, также приводящем к разрушению некоторых хитиновых остатков и (4) механическим разрушением некоторых «нежных» субфоссильных остатков минеральными компонентами отложений (Жаров, Котов, 2017).

Известны отдельные случаи высокого обилия раковин ризопод и в озерных тафоценозах (Кордэ, 1960; Smirnov, 1986), однако такие ситуации наблюдались лишь в ограниченные периоды онтогенеза этих озер. Они могли быть связаны как с тафономическими причинами (например, с разрушением остатков кладоцер в эти периоды), так и с существенным обмелением водоемов.

Анализ результатов исследования субфоссильных кладоцер с помощью кластерного анализа (рис. 19) и анализа главных компонент (рис. 20) показал, что по их видовому составу водоемы двух территориальных групп четко различаются. Различия обусловлены в основном составом малочисленных в тафоценозах таксонов (кроме *Bosmina longirostris*), в то время как доминанты субфоссильных таксоценозов могут быть общими – *Chydorus sphaericus* s.lat. и *B. longirostris*. *C. sphaericus* является широко распространенным эвритопным видом, населяющим как заросли, так и пелагиаль, *B. longirostris* обитает, главным образом, в пелагиали небольших водоемов (Смирнов, 2010). Преобладание этих видов кладоцер в тафоценозах характерно для многих водоемов (Смирнов, 1978; 2010; Birks et al., 1976). В нашем исследовании *B. longirostris* оказалась более характерна для шатурских водоемов, что, возможно, было связано с несколько большей их глубиной и, соответственно, большим объемом пелагиали.

В водоемах шатурской группы были найдены 10 видов, не выявленных в водоемах рузской группы: *Diaphanosoma brachyurum*, *Sida crystallina*, *Ophryoxus gracilis*, *Camprocerus rectirostris*, *Acroperus harpae*, *Monospilus dispar*, *Rhynhotalona falcata*, *Disparalona rostrata*, *Alona intermedia* и *Alonella nana* (Жаров, 2020).

Представители рода *Alona* из группы мелких видов надежно определяются до вида лишь по постабдоменам. По этой причине *A. guttata* и *A. rectangularis*, отмеченные нами только в отложениях шатурских водоемов, в реальности могли присутствовать и в водоемах рузской группы, но не войти в чек-лист из-за отсутствия в учетах диагностически значимых постабдоменов.

В отложениях некоторых водоемов рузской группы присутствовали остатки *Leydigia* sp., *Oxyurella tenuicaudis*, *Diaphanosoma brachyurum* и *Simocephalus vetulus*, не обнаруженные в шатурских водоемах (Жаров, 2020). Последние два вида весьма обычны в водоемах средней полосы России, и их отсутствие в тафоценозах других водоемов обеих исследованных групп, с большой вероятностью, обусловлено тафономическими причинами – как и у прочих представителей Sididae и Daphniidae, их остатки часто не сохраняются в отложениях.

Alonella nana в тафоценозах шатурских водоемов встречается часто, и бывает в них весьма обильна. В водоемах рузской группы остатки этого вида отсутствовали. Многие исследователи отмечали приуроченность этого вида к водоемам с кислой водой (Sandoy, Nilssen, 1986; Walseng, Schartau, 2001). По-видимому, и в нашем исследовании *A. nana*, вместе с десмидиевыми водорослями (см. выше) отражала гидрохимические особенности шатурских водоемов. Менее многочисленным, но также более распространенным в

тафоценозах шатурских водоемов, оказался *Graptoleberis testudinaria* – зарослевый вид, по некоторым данным также предпочитающий водоемы с низкой pH (Fryer, 1993).

Monospilus dispar, *Rhynchotalona falcata* и *Disparalona rostrata* населяют открытые участки литорали (Van De Bund, Spaas, 1996). Их присутствие в некоторых водоемах шатурской группы может быть связано с наличием в последних не зарастающих макрофитами мелководий с песчаным дном.

Ранее некоторые исследователи предпринимали попытки типизировать тафоценозы кладоцер по доминирующим в них таксонам (Смирнов, 2010). Им присваивали соответствующие названия, подобно тому, как это делалось другими исследователями для живых ассоциаций кладоцер (Sramek-Husek, 1962), и как это принято, например, в геоботанике. Обычно в тафоценозах преобладают эвритопные или планктонные виды – *Chydorus sphaericus* (тип тафоценоза “Chydoretum”), *Bosmina longirostris*, *B. coregoni* (“Bosminetum”). Гораздо реже в тафоценозах доминирует какой-либо литоральный или зарослевый вид, причем это известно для немногих видов – *Acroperus* sp. (Ravera, Parise, 1978), *Alona affinis* (Смирнов, 2010), *Alonella excisa* (Koff et al., 2005), *Alonella nana* (Sarmaja-Korjonen, 2006), *Pleuroxus uncinatus* и *Monospilus* sp. (Смирнов, 1978). Полученные нами результаты показывают, что в классификации тафоценозов ветвистоусых ракообразных большое значение могут иметь именно субдоминантные и третьестепенные виды. Исследования живых сообществ с помощью стандартных гидробиологических методов могут не обнаружить малочисленные и редкие в водоеме виды, поэтому анализ субфоссильных остатков должен служить методом выбора при попытках классификации сообществ Cladocera.

Выводы главы:

1. «Комплексный анализ биологических остатков в донных отложениях показал высокую эффективность в выявлении сходств и различий разнотипных водоемов по составу и структуре их тафоценозов. Возможность достижения подобных результатов с помощью стандартных гидробиологических методов исследования сомнительна, т. к. в таком случае было бы проблематично выяснить взаимные соотношения организмов различных групп в сообществах, а также избежать больших погрешностей, связанных с неоднородностью их пространственного и временного распределения» (Жаров, 2020)

2. Продемонстрирована возможность обнаружения региональных особенностей тафоценозов водоемов на разных уровнях комплексного анализа. Этот палеолимнологический метод представляется приоритетным при проведении био- и палеогеографических исследований водных организмов и экосистем.

3. Тафоценозы малых водоемов отличаются от таковых больших озер по ряду показателей, в частности, по существенно более высокому относительному обилию раковин ризопод.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведенных нами исследований подтвердили ранее высказывавшееся мнение о том, что тафоценозы континентальных водоемов не в полной мере отражают состав нативных сообществ, из которых они происходят. Поскольку основная часть наших исследований была выполнена на примере наилок, т.е. рецентных тафоценозов, сформировавшихся в самое недавнее время (приблизительно 1–5 лет, в зависимости от скорости седиментации), можно уверенно утверждать, что наблюдаемые ситуации не являются следствием долгосрочных деструктивных изменений, протекающих в толще донных отложений. Напротив, они являются результатом процессов, действующих непосредственно в период седиментации и формирования осадка. Подробное исследование, проведенное нами впервые на примере многочисленных небольших водоемов, продемонстрировало, что уже в процессе седиментации и формирования донного осадка идут процессы, значительно модифицирующие структуру тафоценозов по сравнению с нативными сообществами. Исследование биотических и абиотических факторов, влияющих на “степень искривленности” “кривого зеркала” представляет собой важную задачу на будущее.

На примере водоемов степной зоны (Саратовской и Волгоградской областей) было показано, что метод комплексного альго-зоологического анализа, предложенный Н.Н. Смирновым, в определенных случаях не позволяет выявить значительную часть биоты, населяющей водоем. Просеивание и промывание значительных (300–500 см³ и более) объемов донного грунта в некоторых случаях позволяет сконцентрировать зоогенные остатки и дополнить список групп и видов. Несмотря на это, приходится констатировать, что лишь незначительная их часть представлена в отложениях. Очевидно, что условия седиментации и захоронения в данных водоемах весьма специфические и далекие от благоприятных, однако показательным является сам факт существования рецентных тафоценозов, в которых нативная фауна представлена настолько слабо. При этом, тафоценозы эфемерных степных водоемов представляют собой отдельный тип, резко отличающийся от таковых, характерных для современных отложений прочих исследованных нами водоемов. Можно с достаточной уверенностью утверждать, что аналогичные рецентным степным тафоценозы свойственны палеоводоемам плейстоцена и раннего голоцена берингийских территорий, что, по всей видимости, отражает и сходство их биоты.

Исследование пространственного распределения остатков альгофлоры и водных беспозвоночных (в особенности – кладоцер), выполненное на материале трансектного

сбора наилок в озере Кендур, показало, что остатки многих групп и видов организмов захораниваются преимущественно вблизи зон их продукции, что обуславливает пространственную неоднородность тафоценоза. В силу этого, единственная проба отложений, отобранная в центральной части водоема может быть недостаточно репрезентативна в отношении тафоценоза водоема в целом. Это противоречит распространенному представлению о том, что остатки представителей всех групп и видов гидробионтов аккумулируются в наиболее глубокой части водоема и, соответственно, здесь следует ожидать наибольшего разнообразия субфоссильных остатков. Кроме того, численные данные о долях участия групп и видов в пробе отложений, которые мы получаем в результате анализа, могут быть актуальны только для локального участка дна, тогда как в других участках соотношения остатков тех же групп и видов будут несколько иными. Все же, вероятно, степень пространственной неоднородности тафоценоза зависит от размеров конкретного водоема, и некоторых других действующих в нем факторов, однако это предположение только предстоит проверить.

Несмотря на то, что тафоценозы пресных водоемов являются весьма неоднозначным отражением материнских сообществ (как с качественной, так и с количественной точки зрения), нами было показано, что их исследование может быть эффективным при решении как палеоэкологических, так и гидробиологических задач. Искажения, вносимые тафономическими факторами в их структуру, не летальны для метода палеозоологического анализа. В частности, тафоценозы возможно типизировать, причем эта типология будет отражать те или иные черты самих водоемов. Так, сравнительный анализ состава субфоссильных кладоцер в отложениях 27 водоемов, представляющих две территориальные группы, показал, что последние четко обособляются при кластеризации массива данных по присутствию/отсутствию видов.

Кроме того, в этом исследовании было выявлено, что тафоценозы небольших и неглубоких водоемов отличаются от тафоценозов относительно крупных и глубоких озер более высоким содержанием раковин тестацид. Данный факт представляет определенный интерес для уточнения палеолимнологических реконструкций, однако помимо того он наглядно демонстрирует эффективность комплексного исследования пресноводных тафоценозов по методу Н.Н. Смирнова. Мы считаем, что данный метод, несмотря на определенные очевидные его ограничения и пока недостаточную апробацию, должен войти в арсенал палеолимнологической науки как полезное дополнение к широко распространенным «монотаксономическим» методам анализа (остракодный, хирономидный, кладоцерный и т.д.).

Учет всех или почти всех присутствующих в отложениях водоема групп водорослей и беспозвоночных не требует ни значительных трудозатрат (по сравнению с теми же «монотаксономическими» методами), ни глубокой специальной подготовки для определения большинства их остатков до таксонов среднего и высокого таксономического ранга. При этом результаты такого исследования будут обладать как минимум двумя неизбежными преимуществами перед результатами традиционного рутинного гидробиологического мониторинга и обычного палеолимнологического анализа, проводимого экспертами по отдельным группам.

Во-первых, сведения о составе и динамике используемой индикаторной группы не будут «вырванными страницами» из летописи отложений. Когда детальному анализу подвергаются, например, остатки кладоцер, то информация о месте, занимаемом ими в тафоценозе исследуемого водоема, отнюдь не станет лишней, т.к. они могут быть как доминирующей группой в отложениях, так и составлять лишь немногие проценты среди прочих субфоссильных групп.

Во-вторых, информация о «грубом» составе тафоценоза может оказаться крайне полезной для коллег, использующих в качестве палеоиндикаторов другие группы организмов. Например, если в исследовании, основанном на анализе остатков кладоцер, авторы укажут, что в отложениях этого водоема много, например, хирономид или остракод, это сможет привлечь внимание соответствующих специалистов к данному водоему, что будет способствовать более комплексному его исследованию.

При этом мы считаем совершенно необходимым (и, в определенной мере первостепенным) как можно более детальное и всестороннее изучение тафономических особенностей организмов, используемых в качестве палеоиндикаторов, и разнообразия тафономических обстановок в водоемах различных типов. Это позволит не только повысить информативный потенциал материала для палеолимнологических исследований, но и избегать грубых ошибок в интерпретации их результатов. Так, например, на основе исследования соотношений скелетных компонентов у разных видов кладоцер в отложениях, мы смогли оценить адекватность и сопоставимость двух принципиально разных методов количественного учета субфоссильных остатков, и сделать выводы о возможности недооценки или переоценки тех или иных групп и видов при использовании этих двух методик.

ВЫВОДЫ

1. Показатели относительного обилия разных групп организмов в тафоценозе неправомерно прямо экстраполировать на их соотношения в материнских сообществах, как из-за различной сохранности остатков, так и из-за их исходно разного количества, продуцируемого организмами различных таксономических групп.

2. Тафоценозы малых водоемов отличаются от таковых больших озер существенно более высоким относительным обилием раковин тестацид. Это отличие может служить дифференциальным признаком при работе с древними субаквальными отложениями, позволяющим судить о размере и глубине палеоводоема.

3. Остатки многих групп организмов, несмотря на некоторое перемешивание, могут захораниваться преимущественно вблизи зон их продукции, то есть, неравномерно распределяться по тафоценозу на дне водоема.

4. Существуют региональные ассоциации ветвистоусых ракообразных, которые могут быть выявлены путем анализа тафоценозов в донных отложениях. Приуроченность таких ассоциаций к определенным территориям связана, по-видимому, с их региональными геологическими и гидрохимическими особенностями.

5. Тафоценозы современных эфемерных степных водоемов отличаются низкой представленностью групп водных беспозвоночных, населяющих водоем. Комплексный анализ по методике Н.Н. Смирнова в этих случаях оказывается неэффективным.

6. Разные части экзоскелета ветвистоусых ракообразных непропорционально представлены в тафоценозах, а их соотношения таксоноспецифичны.

7. Два метода учета субфоссильных ветвистоусых ракообразных в донных отложениях (по общему числу остатков и по числу особей) дают сходные результаты, что подтверждает правомочность использования первого метода в рамках группового альго-зоологического анализа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алешина, О.А. Зоопланктон лесостепных озер Приишимья различной минерализации / О.А. Алешина, В.Г. Катанаева, С.И. Ларин // Вестник Тюменского государственного университета. – 2005. – № 5. – С. 191–201.
2. Анисимова, О.В. Морфология поровых каналов клеточной стенки у представителей рода *Euastrum* Ralfs (Desmidiaceae) / О.В. Анисимова, О.В. Штаер // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. – 2018. – Т. 73. – №. 1. – С. 34–37.
3. Гричук, В.П. Анализ ископаемых пыльцы и спор и его применение в палеографии / В.П. Гричук, Е.Д. Заклинская // – М.: Издательство географической литературы, – 1948. – 224 с.
4. Дарлинг, Ф., Воздействие человека на биосферу / перевод с англ. Б.И. Грекова, Г.В. Шведова; предисл. и ред. И.П. Герасимова // Использование и охрана природных ресурсов. – М.: Прогресс, – 1972. – С. 46–75.
5. Диатомовый сборник / Прошкина-Лавренко, А.И., Шешукова, В.С. (ред.) - Л.: Изд-во Лен. гос. унив. им. А.А.Жданова. – 1953. – 230 с.
6. Динесман, Л.Г. Голоценовая история биогеоценозов Русской равнины / Л.Г. Динесман // История биогеоценозов СССР в голоцене. – М.: Наука. – 1977. – 160 с.
7. Доктуровский, В.С. Метод анализа пыльцы в торфе / В.С. Доктуровский // Известия научно-экспериментального торфяного института. – 1923. – № 5.
8. Жаров, А.А.. Тафоценозы эфемерных водоемов степной зоны Европейской части России по данным альго-зоологического анализа рецентных отложений / А.А. Жаров, А.А. Котов // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2017. – № 3. – С. 312–321.
9. Жаров, А.А. Пространственная неоднородность тафоценоза озера Кендур (Московская область, Российская Федерация) по данным комплексного зоологического и кладоцерного анализа / А.А. Жаров, Б.Ф. Хасанов, А.А. Котов // Зоологический журнал. – 2018. – Т. 97. – № 11. – С. 1330–1339.
10. Жаров, А.А. Сравнительный анализ рецентных субаквальных тафоценозов на примере 24 малых водоемов Шатурского и Рузского районов Московской области (Центральная Россия) / А.А. Жаров // Зоологический журнал. – 2020. – Т. 99. – № 5. – С. 516–527.
11. Жузе, А.П. Диатомовый анализ / А.П. Жузе, А.И. Прошкина-Лавренко, В.С. Шешукова // – М.: Гос. изд-во геол. лит. – 1949. – 239 с.

12. Иванов, Л.А. Наблюдения над водной растительностью озерной области / Л.А. Иванов // Труды пресн. биол. ст. – С-П.: Общ. естествозн. – 1901. – Т.1. – 152 с.
13. Ильящук, Е.А. Реконструкция исторического прошлого по комплексам хирономид из донных отложений / Е.А. Ильящук, Б.П. Ильящук // Антропогенные модификации экосистемы озера Имандра. – М.: Наука, 2002. – С. 257–283.
14. Кабаков, Р.И. R в действии. Анализ и визуализация данных на языке R / Р.И. Кабаков // М.: ДМК Пресс. – 2014. – 588 с.
15. Кларк, Г., Доисторическая Европа / Г. Кларк // – М.: Изд. иностранной литературы, – 1953. – 330 с.
16. Кобзарь, А.И. Прикладная математическая статистика. Для инженеров и научных работников / А.И. Кобзарь // М.: ФИЗМАТГИЗ. – 2006. - 816 с.
17. Козловская, Л.С. К истории субфоссильной фауны моллюсков некоторых озер Зауралья и Северного Казахстана / Л.С. Козловская // Труды лаборатории сапропелевых отложений АН СССР. – 1951. – Вып.5.– С. 108-126.
18. Козловская, Л.С. История озера Неро по данным изучения животных остатков / Л.С. Козловская // Труды лаборатории сапропелевых отложений АН СССР. – 1956. – Вып. 6. – С. 173-180.
19. Козловская, Л.С. К методике изучения субфоссильных моллюсков пресноводных озер в голоцене / Л.С. Козловская // Частные методы изучения истории современных экосистем. – М.: Наука, – 1979. – С. 122–127.
20. Колотилова, Н.Н. Из истории исследований в области геологической микробиологии: Леонилла Дмитриевна Штурм / Н.Н. Колотилова // Жизнь Земли. – 2019. – Т. 41. – №. 3. – С. 340-347.
21. Константинов, А.С. История фауны хирономид некоторых озер заповедника «Боровое» (Северный Казахстан) / А.С. Константинов // Труды Лаборатории сапропелевых отложений АН СССР. – 1951. – №. 5. – С. 97–107.
22. Копенкина, Л.В. (2002). Торфяное топливо в России в XVIII XIX вв. / Л.В. Копенкина // Горный информационно-аналитический бюллетень. – 2002. – Вып. 1. – С. 232-234.
23. Кордэ, Н.В. История изучения голоценовых озерных отложений в СССР / Н.В. Кордэ // Вопросы голоцена. Вильнюс. – 1961. – С. 141-156.
24. Кордэ, Н.В. История озер заповедника «Боровое» в Северном Казахстане / Н.В. Кордэ // Труды Лаб. сапропелевых отложений АН СССР. – 1951. – Вып.5. – С. 5–52.

25. Кордэ, Н.В. Методика полевого исследования донных отложений / Н.В. Кордэ // Частные методы изучения истории современных экосистем. – М.: Наука, – 1979. – С. 51–65.
26. Кордэ, Н.В. Биостратификация и типология русских сапропелей / Н.В. Кордэ // – М.: Изд-во АН СССР, – 1960. – 220 с.
27. Кордэ, Н.В. Донные отложения озерных водоемов как отражение их режима в настоящем и прошлом / Кордэ Н.В., Горлова Р.Н., Смирнов Н.Н., Смирнова В.М. // Круговорот веществ и энергии в озерных водоемах. Новосибирск: Наука. – 1975. – С. 199-205.
28. Коровчинский, Н.М. Биологическая станция на озере Глубоком в контексте развития гидробиологии / Н.М. Коровчинский // Труды Гидробиологической станции на Глубоком Озере имени Н.Ю. Зографа. – 2002. – С. 12–17.
29. Кудряшов, В.В. Основные моменты истории Косинских озер / В.В. Кудряшов // Труды Косинской биологической станции. – 1924. – Т. 1. – Вып. 1. – С. 5-15.
30. Ласточкин, Л.А. Очерки по палеолимнологии Урала / Л.А. Ласточкин // Труды лаборатории сапропелевых отложений АН СССР. – 1949. – Вып. 3. – С. 101–135.
31. Мазей, Ю.А. Пресноводные раковинные амебы. / Ю.А. Мазей, А.Н. Цыганов // М: Товарищество научных изданий КМК. – 2006. – 300 с.
32. Марков, К.К. Развитие рельефа северо-западной части Ленинградской области / К.К. Марков // Труды Главного геолого-разведочного управления ВСНХ. – 1931. – Вып. 117. – 256 с.
33. Мартинсон, Г.Г. Зоологический анализ донных отложений Байкала / Г.Г. Мартинсон // Труды Байкальской лимнологической станции Сиб.отд. АН СССР. – 1954. – Т. 14. – С. 152–168.
34. Медведев, Л.Н. Колеоптерологический анализ / Л.Н. Медведев // Частные методы изучения истории современных экосистем. – М.: Наука, – 1979. – С. 128–135.
35. Месяцев, И.И. Ископаемая фауна Косинских озер / И.И. Месяцев // Труды Косинской биологической станции. – 1924. – Т. 1. – Вып. 1. – С. 16–27.
36. Науманн, Э. Цель и основные проблемы региональной лимнологии / Э. Науманн // Труды Косинской биологической станции. – 1927. – Вып. 6. – С. 3–11.
37. Общие закономерности возникновения и развития озер. Методы изучения истории озер. / Трешников, А.Ф. (ред.). – Л.: Наука. – 1986. – 254 с.

38. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Том 1. Зоопланктон / В.Р. Алексеев, С.Я. Цалолихин (ред.). – М.: Товарищество научных изданий КМК, – 2010. – 495 с.
39. Паламарь-Мордвинцева Г. М. Зеленые водоросли: класс конъюгаты, порядок десмидиевые / Г.М. Паламарь-Мордвинцева // – М. – Л.: Наука. – 1982. – 620 с.
40. Перфильев, Б.В. Предварительные результаты ботанического и зоологического исследований сапропеля некоторых озер Средней России / Б.В. Перфильев, В.М. Рылов // Известия сапропелевого комитета. – 1923. – Вып.1.
41. Порецкий, В.С. Диатомовые Кольского полуострова в связи с микроскопическим строением кольских диатомитов / В.С. Порецкий, А.П. Жузе, В.С. Шешукова // Л.: Труды Геоморфологического ин-та АН СССР. – 1934. – Вып. 8.
42. Предтеченский, В.Е. Руководство по клиническим лабораторным исследованиям / В.Е. Предтеченский // Изд. 5-е, перераб. и доп. – М.: Медгиз. – 1960. – 964 с.
43. Прошкина-Лавренко, А.И. Альгофлора сапропелей озер Среднего Урала / А.И. Прошкина-Лавренко // Доклады АН СССР. – 1945. – Т.50. – С. 471-474.
44. Райков, Б.Е. Русские биологи-эволюционисты до Дарвина / Б.Е. Райков // – М.: Изд-во АН СССР, – 1955. – 644 с.
45. Резвой, П.Д. Пресноводные губки / П.Д. Резвой // Гл. ред. Зернов С.А. – М.: Изд-во Академии наук СССР. – 1936. – № 3. – Т.2. – Вып.2. – 126 с.
46. Россолимо, Л.Л. Атлас остатков животных организмов в торфах и сапропелях / Л.Л. Россолимо // – М.: Жизнь и знания. – 1927. – 48 с.
47. Смирнов, Н.Н. Chydoridae фауны мира / Н.Н. Смирнов // Фауна СССР. Ракообразные. – Л.: Наука. – 1971. – Т. 1. – № 2. – 531 с.
48. Смирнов, Н.Н.. Методы и некоторые результаты исторической биоценологии ветвистоусых ракообразных / Н.Н. Смирнов // Экология сообществ озера Глубокого. Отв. ред. Поляков Г.Д. М.: Наука. – 1978. – С. 105–173.
49. Смирнов, Н.Н. Карцинологический анализ / Н.Н. Смирнов // Частные методы изучения истории современных экосистем. – М.: Наука, – 1979. – С. 100–121.
50. Смирнов, Н.Н. Историческая экология пресноводных зооценозов / Н.Н. Смирнов // – М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2010. – 225 с.
51. Смирнов, Н.Н. Области применения методов исследования субфоссильных остатков и живых биоценозов пресных вод / Н.Н. Смирнов // Биология внутренних вод. – 2011. – № 4. – С. 21–32.

52. Смирнов, Н.Н.. Изменение зооценоза озера Кроноцкое в конце голоцена / Н.Н. Смирнов, А.А. Жаров, Э.И. Извекова, Г.Н. Маркевич // Доклады Академии Наук. – 2013. – Т. 453. – № 6. – С. 710-714.
53. Страховенко, В.Д. Геохимическая характеристика сапропелевых отложений малых озер Обь-Иртышского междуречья / В.Д. Страховенко, О.П. Таран, Н.И. Ермолаева // Геология и геофизика. – 2014. – Т. 55. – № 10. – С. 1466–1477.
54. Сукачев, В.Н. Материалы к изучению болот и торфяников озерной области / В.Н. Сукачев // Труды пресноводной биологической станции СПб общества естествознания. – 1906. – Т.11. – С. 161–262.
55. Сукачев, В.Н. Болота, их образование, развитие и свойства / В.Н. Сукачев // – Л. – 1926. – 162 с.
56. Сукачев, В.Н. Очерк истории озер и растительности Среднего Урала в течение голоцена по данным изучения сапропелевых отложений / В.Н. Сукачев, Г.И. Поплавская // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. – 1946. – № 8. – С. 5-37.
57. Таганцев, В.Н. Проблема сапропеля / В.Н. Таганцев // Нефтяное и сланцевое хозяйство. –1920. – № 4-8. – С. 73–90.
58. Танфильев, Г.И. О болотах Петербургской губернии / Г.И. Танфильев // С.-П.: Труды Вольного экономического общества. – 1889. –Т. 2. – № 5. – 18 с.
59. Танфильев, Г.И. Способы образования и распространения торфяных болот в Европейской России / Г.И. Танфильев // Сборник VIII съезд русских естествоиспытателей и врачей в Петербурге, – 1890. – Т.1.
60. Фролова, Л.А. Палеолимнологические исследования fossilized остатков Crustacea седиментационного архива озера Большое Яровое на территории степного Алтая / Л.А. Фролова, Л.Б. Назарова, О.Н. Туманов, Л.И. Гафиатуллина // Международная научно-практическая конференция I-ые беккеровские чтения. Волгоградский государственный университет. Волгоград. – 2010. – С. 549–551.
61. Чибисова, О.И. Использование раковинных амеб в донных отложениях озер / О.И. Чибисова // Частные методы изучения истории современных экосистем. – М.: Наука. – 1979. – С. 79–99.
62. Широкова, В. А. Косинские озера как колыбель российской лимнологии: история Косинской биологической станции и Косинского заповедника / В.А. Широкова, Н.А. Озерова // Вопросы истории естествознания и техники. – 2019. – Т. 40. – № 2. – С. 233-253.

63. Шлегельмильх, А.К. Практическое исследование торфа / А.К Шлегельмих // Технологический журнал. – 1809. – Т. 6. – Ч. 2. – С. 57–82.
64. Штин, С.М. Озерные сапропели и их комплексное освоение / С.М. Штин // – М.: Московский гос. горный университет. – 2005. – 374 с.
65. Яковлев, С.А. Наносы и рельеф г. Ленинграда и его окрестностей / С.А. Яковлев // Известия научно-мелиорационного института Н.К.З. – 1924-1925. – Вып. 7-12.
66. Abrantes, F. Diatom assemblages as upwelling indicators in surface sediments off Portugal / F. Abrantes // Marine Geology. – 1988. – Vol. 85. – № 1. – P. 15-39.
67. Adamska, A. Cladocera remains in the superficial sediments of lakes as a typologic indicator / A. Adamska, J.S. Mikulski // Z. naukowe UMK. – 1969. – Vol. 25. – P. 41–48.
68. Adl, S.M. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists / S.M. Adl, A.G. Simpson, M.A. Farmer, R.A. Andersen, O.R. Anderson, J.R. Barta, S.S. Bowser, G. Brugerolle, R.A. Fensome, S. Fredericq, T.Y. James, S. Karpov, P. Kugrens, J. Krug, C.E. Lane, L.A. Lewis, J. Lodge, D.H. Lynn, D.G. Mann, R.M. Mccourt, L. Mendoza, O. Moestrup, S.E. Mozley-Standridge, T.A. Nerad, C.A. Shearer, A.V. Smirnov, F.W. Spiegel, M.F.J.R. Taylor // Journal of Eukaryotic Microbiology. – 2005. – Vol. 5. – № 25. – P. 399–451.
69. Alhonen, P. On the occurrence of subfossil *Pediastrum* algae in a Flandrian core at Kirkkonummi, southern Finland / P. Alhonen, S. Ristiluoma // Bulletin of the Geological Society of Finland. – 1973. – Vol. 45. – P. 73–77.
70. Alonso, M. Branchiopoda and Copepoda (Crustacea) in Mongolian saline lakes / M. Alonso // Mongolian Journal of Biological Sciences. – 2010. – Vol. 8. – № 1. – P. 9–16.
71. Anderson, N.J. Diatoms, temperature and climatic change / N.J. Anderson // European Journal of Phycology. – 2000. – Vol. 35. – № 4. – P. 307–314.
72. Andronikov, A.V. Geochemical records of paleocontamination in late pleistocene lake sediments in West Flanders (Belgium) / A.V. Andronikov, I.E. Andronikova, D.A. Subetto, E. Rudnickaite // Geografiska Annaler: Series A, Physical Geography. – 2018. – Vol. 100. – № 2. – P. 204–220.
73. Anneville, O. Seasonal and interannual variability of cladoceran communities in two peri-alpine lakes: uncoupled response to the 2003 heat wavy / O. Anneville, J.C. Molinero, S. Souissi, D. Gerdeaux // Journal of Plankton Research. – 2010. – Vol. 32. – № 6. – P. 913–925.

74. Bajard, M. Legacy of early anthropogenic effects on recent lake eutrophication (Lake Bénit, northern French Alps) / M. Bajard, D. Etienne, S. Quinsac, E. Etienne, P. Sabatier, V. Frossard, J. Gaillard, A.L. Develle, J. Poulénard, F. Arnaud, J.M. Dorioz // *Anthropocene*. – 2018. – Vol. 24. – P. 72–87.
75. Bajolle, L. Major postglacial summer temperature changes in the central coniferous boreal forest of Quebec (Canada) inferred using chironomid assemblages / L. Bajolle, I. Larocque-Tobler, E. Gandouin, M. Lavoie, Y. Bergeron, A.A. Ali // *Journal of Quaternary Science*. – 2018. – Vol. 33. – № 4. – P. 409–420.
76. Bakr, H. Diatomite: its characterization, modifications and applications / H. Bakr // *Asian journal of materials science*. – 2010. – Vol. 2. – № 3. – P. 121–136.
77. Barker, P.A. Diatoms as paleolimnological indicators: a reconstruction of Late Quaternary environments in two east African salt lakes (Lake Magadi, Lake Manyara, Kenya, Tanzania). Ph. D. dissertation thesis. Loughborough University. – 1992.
78. Barker, P. Experimental dissolution of diatom silica in concentrated salt solutions and implications for paleoenvironmental reconstruction / P. Barker, J.C. Fontes, F. Gasse // *Limnology and Oceanography*. – 1994. – Vol. 39. – № 1. – P. 99–110.
79. Battarbee, R.W. Diatom analysis // *Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology*. – 1986. – Vol. 1. – P. 527–570.
80. Battarbee, R.W. The use of diatom analysis in archaeology: a review / R.W. Battarbee // *Journal of Archaeological Science*. – 1988. – Vol. 15. – № 6. – P. 621–644.
81. Battarbee, R.W. Diatoms / R.W. Battarbee, V.J. Jones, R.J. Flower // Smol J.P., Birks HJB, Last W.M. (eds.) *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments*. – Vol. 3. *Terrestrial, Algal and Siliceous Indicators*. – 2001. – P. 155–202.
82. Battarbee, R.W. Differential dissolution of Lake Baikal diatoms: correction factors and implications for palaeoclimatic reconstruction / R.W. Battarbee, A.W. Mackay, D.H. Jewson, D.B. Ryves, M. Sturm // *Global and Planetary Change*. – 2005. – Vol. 46(1-4), P. 75–86.
83. Bennike, O. Macrofossil studies of Holocene lake sediments from Jameson Land, east Greenland / O. Bennike, S. Funder // *Geology of Greenland Survey Bulletin*. – 1997. – Vol. 176. – P. 80–83.
84. Bennike, O. Fossil egg sacs of *Diatomus* (Crustaceae: Copepoda) in Late Quaternary lake sediments / O. Bennike // *Journal of Paleolimnology*. – 1998. – Vol. 19. – № 1. – P. 77–79.

85. Bennike, O. Holocene palaeoecology of southwest Greenland inferred from macrofossils in sediments of an oligosaline lake / O. Bennike, N.J. Anderson, S. McGowan // *Journal of Paleolimnology*. – 2010. – Vol. 43. – № 4. – P. 787–798.
86. Bigler, C. Distribution of diatoms, chironomids and cladocera in surface sediments of thirty mountain lakes in south-eastern Switzerland / C. Bigler, O. Heiri, R. Krskova, A.F. Lotter, M. Sturm // *Aquatic Sciences*. – 2006. – Vol. 68. – № 2. – P. 154–171.
87. Bilska, M. Analysis of the population of Bosminidae in the holocene period of lake Gopło / M. Bilska, J. Mikulski // *Acta Universitatis Nicolai Copernici, Limnological papers*. – 1979. – Vol. 11. – P. 47–70.
88. Birks, H.H. Recent paleolimnology of three lakes in northwestern Minnesota / H.H. Birks, M.C. Whiteside, D.M. Stark, R.C. Bright // *Quaternary Research*. – 1976. – Vol. 6. – № 2. – P. 249–272.
89. Birks, H. J. B. Diatoms and pH reconstruction / H.J.B. Birks, C.T. Braak, J.M. Line, S. Juggins, A.C. Stevenson // *Philosophical transactions of the royal society of London. B, Biological Sciences*, 1990. – Vol. 327. – № 1240. – P. 263–278.
90. Bobrov, A.A. Testaceans (Protozoa: Testacea) in quaternary permafrost sediments of Bykovsky Peninsula, arctic Yakutia / A.A. Bobrov, C. Siegert, A.A. Andreev, L. Schirrmeister // *Biology Bulletin of the Russian Academy of Sciences*. – 2003. – Vol. 30. – № 2. – P. 191–206.
91. Bobrov, A.A. Testate amoebae (Protozoa: Testacealobosea and Testaceafilosea) as bioindicators in the late quaternary deposits of the Bykovsky Peninsula, Laptev Sea, Russia / A.A. Bobrov, A.A. Andreev, L. Schirrmeister, C. Siegert // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2004. – Vol. 209. – № 1–4. – P. 165–181.
92. Boix, D. Predation in a temporary pond with special attention to the trophic role of *Triops cancriformis* (Crustacea: Branchiopoda: Notostraca) / D. Boix, J. Sala, S. Gascon, S. Brucet // *Hydrobiologia*. – 2006. – Vol. 571. – № 1. – P. 341–353.
93. Bos, D.G. Sedimentary cladoceran remains and their relationship to nutrients and other limnological variables in 53 lakes from British Columbia, Canada / D.G. Bos, B.F. Cumming // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 2003. – Vol. 60. – № 10. – P. 1177–1189.
94. Bottrell, H.H. Generation time, length of life, instar duration and frequency of moulting, and their relationship to temperature in eight species of Cladocera from the River Thames, Reading / H.H. Bottrell // *Oecologia*. – 1975a. – Vol. 19. – № 2. – P. 129–140.

95. Bottrell, H.H. The relationship between temperature and duration of egg development in some epiphytic Cladocera and Copepoda from the River Thames, Reading, with a discussion of temperature functions / H.H. Bottrell // *Oecologia*. – 1975b. – Vol. 18. – № 1. – P. 63–84.
96. Bradbury, J.P. A synthesis of post-glacial diatom records from Lake Baikal / J.P. Bradbury, Y.V. Bezrukova, G.P. Chernyaeva, S.M. Colman, G. Khursevich, J.W. King, Y.V. Likoshway // *Journal of Paleolimnology*. – 1994. – Vol. 10. – № 3. – P. 213–252.
97. Bredesen, E.L. A cladoceran-based paleolimnological assessment of the impact of forest harvesting on four lakes from the central interior of British Columbia, Canada / E.L. Bredesen, D.G. Bos, K.R. Laird, B.F. Cumming // *Journal of Paleolimnology*. – 2002. – Vol. 28. – № 4. – P. 389–402.
98. Brenchley, P.J. Palaeoecology: Ecosystems, environments and evolution / P.J. Brenchley, D.A.T. Harper // Paris: Chapman & Hall. – 1998. – 402 p.
99. Brodersen, K.P. Subfossil insect remains (Chironomidae) and lake-water temperature inference in the Sisimiut–Kangerlussuaq region, southern West Greenland / K.P. Brodersen, N.J. Anderson // *Weather*. – 2000. – Vol. 32. – № 17. – P. 36.
100. Brook, A.J. The biology of desmids. / A.J. Brook // Berkeley: Univ. of California Press. – 1981. – Vol. 16. – 276 p.
101. Brooks, S.J. Fossil midges (Diptera: Chironomidae) as palaeoclimatic indicators for the Eurasian region / S.J. Brooks // *Quaternary Science Reviews*. – 2006. – Vol. 25. – № 15-16. – P. 1894–1910.
102. Brugam, R.B. Human disturbance and the paleolimnological record of change in the zooplankton community of Lake Harriet, Minnesota / R.B. Brugam, B.J. Speziale // *Ecology*. – 1983. – Vol. 64. – № 3. – P. 578–591.
103. Burczyk, J. Comparison of sporopollenin-like algal resistant polymer from cell wall of *Botryococcus*, *Scenedesmus* and *Lycopodium clavatum* by GC-pyrolysis / J. Burczyk, J. Dworzanski // *Phytochemistry*. – 1988. – Vol. 27. – № 7. – P. 2151–2153.
104. Bushnell, J.H. Dormant or quiescent stages and structures among the Ectoprocta: physical and chemical factors affecting viability and germination of statoblasts / J.H. Bushnell, K.S. Rao // *Transactions of the American Microscopical Society*. – 1974. – P. 524 – 543.
105. Carter, M.C. Environmental influences on the formation and germination of hibernacula in the brackish-water bryozoan *Victorella pavidata* Saville Kent, 1870 (Ctenostomata: Victorellidae) / M.C. Carter, J.D. Bishop, N.J. Evans, C.A. Wood

- // Journal of experimental marine biology and ecology. – 2010. – Vol. 383. – № 2. – P. 89–95.
106. Chao, A.A. new statistical approach for assessing compositional similarity based on incidence and abundance data / A.A. Chao, R.K. Chazdon, T.-J. Shen // Ecology Letters. – 2005. – Vol. 8. – P. 148–159.
 107. Chen, S.H.. Late Holocene paleoenvironmental changes in subtropical Taiwan inferred from pollen and diatoms in lake sediments / S.H. Chen, J.T. Wu, T.N. Yang, P.P. Chuang, S.Y. Huang, Y.S. Wang // Journal of Paleolimnology. – 2009. – Vol. 41. – № 2. – P. 315–327.
 108. Cheng, L. Effects of environmental change on subfossil Cladocera in the subtropical shallow freshwater East Taihu Lake, China / L. Cheng, B. Xue, E. Zawisza, S. Yao, J. Liu, L. Li // Catena. – 2020. – Vol. 188. – № 104446.
 109. Choufani, J. Two new biting midges of the modern type from Santonian amber of France (Diptera: Ceratopogonidae) / J. Choufani, V. Perrichot, V. Girard, R. Garrouste, D. Azar, A. Nel // Insect Evolution in an Amberiferous and Stone Alphabet. – Brill. – 2013. – P. 71–95.
 110. Clair, T. Effect of a salt water intrusion on a freshwater Chironomidae community: a paleolimnological study / T. Clair, C.G. Paterson // Hydrobiologia. – 1976. – Vol. 48. – № 2. – P. 131–135.
 111. Coesel, P.F.M. European Flora of the Desmid Genera *Staurastrum* and *Stauroidesmus*: Identification Key for Desmidiaceae – Morphology-Ecology and Distribution-Taxonomy / P.F.M. Coesel, K.J. Meesters // Zeist: KNNV Publishing. – 2013. – 358 p.
 112. Colbath, G.K. Fossil prasinophycean phycomata (Chlorophyta) from the Silurian Bainbridge formation, Missouri, USA / G.K. Colbath // Phycologia. – 1983. – Vol. 22. – № 3. – P. 249–265.
 113. Colwell, R.K. EstimateS turns 20: statistical estimation of species richness and shared species from samples, with non-parametric extrapolation / R.K. Colwell, J.E. Elsensohn // Ecography. – 2014. – Vol. 37. – № 6. – P. 609–613.
 114. Cooke, S.B. Anthropogenic extinction dominates Holocene declines of West Indian mammals / S.B. Cooke, L.M. Davalos, A.M. Mychajliw, S.T. Turvey, N.S. Upham // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. – 2017. – Vol. 48. – P. 301–327.
 115. Courtney-Mustaphi, C.J. Subfossil statoblasts of *Lophopodella capensis* (Sollas, 1908) (Bryozoa: Phylactolaemata: Lophopodidae) in the Upper Pleistocene and Holocene

- sediments of a montane wetland, Eastern Mau Forest, Kenya / C.J. Courtney-Mustaphi, E.N. Githumbi, L.R. Shotter, R. Marchant, S.M. Rucina // *African Invertebrates*. – 2016. – P. 39–52.
116. Crisman, T.L. Algal remains in Minnesota lake types: a comparison of modern and late-glacial distributions: With 4 figures and 1 table in the text / T.L. Crisman // *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*. – 1978. – Vol. 20. – № 1. – P. 445–451.
117. Cristini, P.A. Molluscan taphonomic patterns below the sediment-water interface in freshwater shallow lakes from the southeastern pampa plain, Argentina / P.A. Cristini, C.G. de Francesco // *Palaios*. – 2017. – Vol. 32. – № 8. – P. 528–542.
118. Cumming, B.F. Paleolimnological potential of chrysophyte cysts and scales and of sponge spicules as indicators of lake salinity / B.F. Cumming, S.E. Wilson, J.P. Smol // *International Journal of Salt Lake Research*. – 1993. – Vol. 2. – № 1. – P. 87–92.
119. Danesh, D.C. Non-pollen palynomorphs as indicators of water quality in Lake Simcoe, Ontario, Canada / D.C. Danesh, F.M.G. McCarthy, O. Volik, M. Drljepan // *Palynology*. – 2013. – Vol. 37. – № 2. – P. 231–245.
120. Das, B. Inferring sedimentary chlorophyll concentrations with reflectance spectroscopy: a novel approach to reconstructing historical changes in the trophic status of mountain lakes / B. Das, R.D. Vinebrooke, A. Sanchez-Azofeifa, B. Rivard, A.P. Wolfe // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 2005. – Vol. 62. – № 5. – P. 1067–1078.
121. Davidson, T.A. Are the controls of species composition similar for contemporary and sub-fossil cladoceran assemblages? A study of 39 shallow lakes of contrasting trophic status / T.A. Davidson, C.D. Sayer, M.R. Perrow, M. Bramm, E. Jeppesen // *Journal of Paleolimnology*. – 2007. – Vol. 38. – № 1. – P. 117–134.
122. Davis, R.B. Methods of pH calibration of sedimentary diatom remains for reconstructing history of pH in lakes / R.B. Davis, D.S. Anderson // *Hydrobiologia*. – 1985. – Vol. 120. – № 1. – P. 69–87.
123. Deevey, E.S. Cladoceran populations of Rogers Lake, Connecticut, during late-and postglacial time: With 5 figures in the text / E.S. Deevey // *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Mitteilungen*. – 1969. – Vol. 17. – № 1. – P. 56–63.
124. De Santo, E.M. Distribution and ecology of freshwater sponges in Connecticut / E.M. De Santo, P.E. Fell // *Hydrobiologia*. – 1996. – Vol. 341. – № 1. – P. 81–89.

125. Dixit, S.S. Diatoms: powerful indicators of environmental change / S.S. Dixit, J.P. Smol, J.C. Kingston, D.F. Charles // *Environmental Science & Technology*. – 1992. – Vol. 26. – № 1. – P. 22–33.
126. Dunagan, S.P. A North American freshwater sponge (*Eospongilla morrisonensis* new genus and species) from the Morrison Formation (Upper Jurassic), Colorado / S.P. Dunagan // *Journal of Paleontology*. – 1999. – P. 389–393.
127. Eggermont, H. Verschuren D. Fossil Chironomidae (Insecta: Diptera) as quantitative indicators of past salinity in African lakes / H. Eggermont, O. Heiri, D. Verschuren // *Quaternary Science Reviews*. – 2006. – Vol. 25. – № 15–16. – P. 1966–1994.
128. Eggermont, H. Paleotemperature reconstruction in tropical Africa using fossil Chironomidae (Insecta: Diptera) / H. Eggermont, O. Heiri, J. Russell, M. Vuille, L. Audenaert, D. Verschuren // *Journal of Paleolimnology*. – 2010. – Vol. 43. – № 3. – P. 413–435.
129. Eggermont H. Preface: Cladocera crustaceans: sentinels of environmental change / H. Eggermont, K. Martens // *Hydrobiologia*. – 2011. – Vol. 676. – № 1. – P. 1.
130. El Atfy, H.. Paleoecologic and stratigraphic significance of the freshwater algae *Pediastrum* in the Upper Cretaceous (Turonian) marine deposits, north Western Desert, Egypt / H. El Atfy, T. Anan, M.I. El-Soughier // *PalZ*. – 2017. – Vol. 91. – № 2. – P. 273–281.
131. Evitt, W.R. Occurrence of freshwater alga *Pediastrum* in Cretaceous marine sediments / W.R. Evitt // *American Journal of Science*. – 1963. – Vol. 261. – № 9. – P. 890–893.
132. Fell, P.E. Survival of the gemmules of *Anheteromeyenia ryderi* (Potts) following aerial exposure during winter in New England / P.E. Fell, L.J. Bazer // *Hydrobiologia*. – 1990. – Vol. 190. – № 3. – P. 241–246.
133. Fell, P.E. Cold hardiness of the green gemmules of *Spongilla lacustris* L. (Porifera: Spongillidae) / P.E. Fell, E.D. Levasseur // *Hydrobiologia*. – 1991. – Vol. 218. – № 2. – P. 107–112.
134. Fernandez, M. Palaeoenvironmental conditions for human settlement at the Fuegian steppe (Argentina) based on diatom analysis. Lake Arturo as a case study / M. Fernandez, N.I. Maidana, J.F. Ponce, J. Oria, M. Salemmé, A. Coronato // *Journal of Archaeological Science: Reports*. – 2018. – Vol. 18. – P. 775–781.
135. Flower, R.J. Diatom preservation: differential preservation of sedimentary diatoms in two saline lakes / R.J. Flower, D.B. Ryves // *Acta Botanica Croatica*. – 2009. – Vol. 68. – № 2. – P. 381–399.

136. Forro, L. Global diversity of cladocerans (Cladocera; Crustacea) in freshwater / L. Forro, N.M. Korovchinsky, A.A. Kotov, A. Petrusek // *Hydrobiologia*. – 2008. – Vol. 595. – P. 177–184.
137. Francis, D.R. Bryozoan statoblasts / D.R. Francis // *Tracking environmental change using lake sediments*. – Springer, Dordrecht. – 2001. – P. 105–123.
138. Frederick, V.R. Preliminary investigation of the algal flora in the sediments of Lake Erie / V.R. Frederick // *Journal of Great Lakes Research*. – 1981. – Vol. 7. – № 4. – P. 404–408.
139. Frey, D.G. The taxonomic and phylogenetic significance of the head pores of the chydorid cladocera / D.G. Frey // *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*. – 1959. – Vol. 44. – № 1. – P. 27–50.
140. Frey, D.G. On the occurrence of cladoceran remains in lake sediments / D.G. Frey // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 1960. – Vol. 46. – № 6. – P. 917.
141. Frey, D.G. Interpretation of Quaternary paleoecology from Cladocera and midges, and prognosis regarding usability of other organisms / D.G. Frey // *Canadian Journal of Zoology*. – 1976. – Vol. 54. – № 12. – P. 2208–2226.
142. Frey, D.G. Cladocera analysis / D.G. Frey // *Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology*. – Wiley, Chichester. – 1986. – P. 667–692.
143. Frey, D.G. First subfossil records of *Daphnia* headshield and shells (Anomopoda, Daphniidae) about 10000 years old from northernmost Greenland, plus *Alona guttata* (Chydoridae) / D.G. Frey // *Journal of Paleolimnology*. – 1991. – Vol. 6. – № 3. – P. 192–197.
144. Frolova, L. Subfossil Cladocera from surface sediment in thermokarst lakes in northeastern Siberia, Russia, in relation to limnological and climatic variables / L. Frolova, L. Nazarova, L. Pestryakova, U. Herzschuh // *Journal of Paleolimnology*. – 2014. – Vol. 52. – № 1-2. – P. 107–119.
145. Frolova, L.A. Subfossil Cladocera (Branchiopoda, Crustacea) in climatic and palaeoenvironmental investigations in Eastern Siberia (Russia) / L.A. Frolova // *International Multidisciplinary Scientific GeoConference: SGEM*. – 2016. – Vol. 2. – P. 601–606.
146. Frolova, L.A. Cladocera from bottom deposits as an indicator of changes in climate and ecological conditions / L.A. Frolova // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. – 2017. – Vol. 107. – № 1. – P. 1755–1315.

147. 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) / L.A. Frolova, A.G. Ibragimova, M. Ulrich, S. Wetterich // Contemporary Problems of Ecology. – 2017. – Vol. 10. – № 4. – P. 423–430.
148. Frost, T.M. Freshwater sponges / T.M. Frost // Tracking environmental change using lake sediments. – Springer, Dordrecht. – 2002. – P. 253–263.
149. Fryer, G. Evolution and adaptive radiation in the Chydoridae (Crustacea: Cladocera): a study in comparative functional morphology and ecology / G. Fryer // Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences. – 1968. – Vol. 254. – P. 221–385.
150. Fryer, G. Studies on the functional morphology and biology of the Notostraca (Crustacea: Branchiopoda) / G. Fryer // Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B. – 1988. – Vol. 321. – P. 27–124.
151. Fryer, G. Variation in acid tolerance of certain freshwater crustaceans in different natural waters / G. Fryer // Hydrobiologia. – 1993. – Vol. 250. – № 2. – P. 119–125.
152. Garcia-Giron, J. Subfossil Cladocera from surface sediment reflect contemporary assemblages and their environmental controls in Iberian flatland ponds / J. Garcia-Giron, C. Fernandez-Alaez, M. Fernandez-Alaez, B. Luis // Ecological Indicators. – 2018. – Vol. 87. – P. 33–42.
153. Garcin, Y. Early anthropogenic impact on Western Central African rainforests 2,600 y ago / Y. Garcin, P. Deschamps, G. Menot, G. De Saulieu, E. Schefuß, D. Sebag, L.M. Dupont, R. Oslisly, B. Brademann, K.G. Mbusnum, J.M. Onana, A.A. Ako, L.S. Epp, R. Tjallingii, M.R. Strecker, A. Brauer, D. Sachse // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2018. – Vol. 115. – № 13. – 3261–3266.
154. Gasse, F. Diatoms for reconstructing palaeoenvironments and paleohydrology in tropical semi-arid zones / F. Gasse // Hydrobiologia. – 1987. – Vol. 154. – № 1. – P. 127–163.
155. Glagolev, S.M. Species composition of *Daphnia* in Lake Glubokoe with notes on the taxonomy and geographical distribution of some species / S.M. Glagolev // Hydrobiologia. – 1986. – Vol. 141. – P. 55–82.
156. Good, B.H. The ultrastructure of Phycopeltis (Chroolepidaceae: Chlorophyta). I. Sporopollenin in the cell walls / B.H. Good, R.L. Chapman // American Journal of Botany. – 1978. – Vol. 65. – № 1. – P. 27–33.
157. Goulden, C.E. Progressive changes in the Cladoceran and midge fauna during the ontogeny of Esthwaite Water / C.E. Goulden // Internationale Vereinigung für

- Theoretische und Angewandte Limnologie: Verhandlungen. – 1964a. – № 15. – P. 1000–1005.
158. Goulden, C.E. The history of the cladoceran fauna of Esthwaite Water (England) and its limnological significance / C.E. Goulden // Archiv für Hydrobiologie. – 1964b. – Vol. 60. – № 1. – P. 1–52.
159. Goulden, C.E. Interpretative studies of cladoceran microfossils in lake sediments: With 3 figures and 5 tables in the text / C.E. Goulden // Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Mitteilungen. – 1969. – Vol. 17. – № 1. – P. 43–55.
160. Gozalo, R. Biostratigraphy and palaeobiogeography of the Cambrian genus *Hipponicharion* (Ostracoda) / R. Gozalo, I. Hinz-Schallreuter // Paläontologische Zeitschrift. – 2002. – Vol. 76. – № 1. – P. 65–74.
161. Gray, J. Fossil chlorophycean algae from the Miocene of Oregon / J. Gray // Journal of Paleontology. – 1960. – Vol. 34. – № 3. – P. 453–463.
162. Guiry, M.D. Taxonomy and nomenclature of the Conjugatophyceae (= Zygnematophyceae) / M.D. Guiry // Algae. – 2013. – Vol. 28. – № 1. – P. 1.
163. Hall, B.V. Paleolimnology of three species of fresh-water sponges (Porifera: Spongillidae) from a sediment core of a Colorado semidrainage mountain lake / B.V. Hall, S.J. Herrmann // Transactions of the American Microscopical Society. – 1980. – P. 93–100.
164. Hall, R.I. Diatoms as indicators of lake eutrophication / R.I. Hall, J.P. Smol // The diatoms: applications for the environmental and earth sciences. – 1999. – P. 128–168.
165. Harmsworth, R.V. The developmental history of Blelham Tarn (England) as shown by animal microfossils, with special reference to the Cladocera / R.V. Harmsworth // Ecological Monographs. – 1968. – Vol. 38. – № 3. – P. 223–241.
166. Harrison, F.W. Utilization of freshwater sponges in paleolimnological studies / F.W. Harrison // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 1988. – Vol. 62. – № 1–4. – P. 387–397.
167. Harwood, D.M. Cretaceous records of diatom evolution, radiation, and expansion / D.M. Harwood, V.A. Nikolaev, D.M. Winter // The Paleontological Society Papers. – 2007. – Vol. 13. – P. 33–59.
168. Hassan, G.S. Incorporating taphonomy into community-based paleoenvironmental reconstructions: can diatom preservation discriminate among shallow lake sub-environments? / G.S. Hassan, L.A. Rojas, C.G. De Francesco // Palaios. – 2018. – Vol. 33. – № 8. – P. 376–392.

169. Hecky, R.E. Diatoms in alkaline, saline lakes: ecology and geochemical implications / R.E. Hecky, P. Kilham // *Limnology and Oceanography*. – 1973. – Vol. 18. – № 1. – P. 53–71.
170. Henrikson L. The impact of acidification on Chironomidae (Diptera) as indicated by subfossil stratification / L. Henrikson, J.B. Olofsson, H.G. Oscarson // *Hydrobiologia*. – 1982. – Vol. 86. – № 3. – P. 223–229.
171. Horton, B.P. Diatoms and forensic science / B.P. Horton // *The Paleontological Society Papers*. – 2007. – Vol. 13. – P. 181–190.
172. Hofmann, W. Zur taxonomie und palökologie subfossiler Chironomiden (Diptera) in seesedimenten / W. Hofmann // *Archiv fuer Hydrobiologie*. – 1971. – Vol. 6. – № 1/2. – P. 1–50.
173. Hofmann, W. Stratigraphy of subfossil Chironomidae and Ceratopogonidae (Insect: Diptera) in late glacial littoral sediments from Lobsigensee (Swiss Plateau). – Studies in the late quaternary of Lobsigensee.4 / W. Hofmann // *Revue de paleobiologie*. – 1983. – Vol. 2. – № 2. – P. 205–209.
174. Hofmann, W. Cladocera in space and time: analysis of lake sediments / W. Hofmann // *Hydrobiologia*. – 1987. – Vol. 145. – № 1. – P. 315–321.
175. Hofmann, W. Late-Glacial/Holocene changes of the climatic and trophic conditions in three Eifel Maar lakes, as indicated by faunal remains. II. Chironomidae (Diptera) / W. Hofmann // *Paleolimnology of European maar lakes*. – Springer, Berlin, Heidelberg. – 1993. – P. 421–433.
176. Holm, S. 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure / S. Holm // *Scandinavian Journal of Statistics*. – 1979. – Vol. 6. – № 2. – P. 65–70.
177. Holmes, J.A. Trace-element and stable-isotope geochemistry of non-marine ostracod shells in Quaternary palaeoenvironmental reconstruction / J.A. Holmes // *Journal of Paleolimnology*. – 1996. – Vol. 15. – № 3. – P. 223–235.
178. Holmes, J.A. Ostracoda / J.A. Holmes // *Tracking environmental change using lake sediments*. – Springer, Dordrecht. – 2001. – P. 125–151.
179. Holmes, J.A. Trace-element and stable-isotope composition of the *Cyprideis torosa* (Crustacea, Ostracoda) shell / J.A. Holmes, P. De Deckker // *Journal of Micropalaeontology*. – 2017. – Vol. 36. – № 1. – P. 38–49.
180. Howells, R.G. Impacts of dewatering and cold on freshwater mussels (Unionidae) in BA Steinhagen Reservoir, Texas / R.G. Howells, C.M. Mather, J.A.M. Bergmann // *The Texas Journal of Science*. – 2000. – Vol. 52. – № 4. – P. 93–104.

181. Hubay, K. Holocene environmental changes as recorded in the geochemistry of glacial lake sediments from Retezat Mountains, South Carpathians / K. Hubay, M. Braun, K. Buczko, I. Pal, D. Veres, M. Turi, T. Biro, E. Magyari // *Quaternary International*. – 2018. – Vol. 477. – P. 19–39.
182. Huber, J.K. A postglacial pollen and nonsiliceous algae record from Gegoka Lake, Lake County, Minnesota / J.K. Huber // *Journal of Paleolimnology*. – 1996. – Vol. 16. – № 1. – P. 23–35.
183. 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 / A.G. Ibragimova, L.A. Frolova, D.A. Subetto, N.A. Belkina, M.S. Potakhin // *IOP Conference Series.: Earth and Environmental Science*. – 2017. – Vol. 107. – P. 1–9.
184. Ilyashuk, B. Response of alpine chironomid communities (Lake Chuna, Kola Peninsula, northwestern Russia) to atmospheric contamination / B. Ilyashuk, E. Ilyashuk // *Journal of Paleolimnology*. – 2001. – Vol. 25. – № 4. – P. 467–475.
185. Ilyashuk, B. Chironomid responses to long-term metal contamination: a paleolimnological study in two bays of Lake Imandra, Kola Peninsula, northern Russia / B. Ilyashuk, E. Ilyashuk, V. Dauvalter // *Journal of Paleolimnology*. – 2003. – Vol. 30. – № 2. – P. 217–230.
186. Ilyashuk, E.A. Holocene climatic and environmental changes inferred from midge records (Diptera: Chironomidae, Chaoboridae, Ceratopogonidae) at Lake Berkut, southern Kola Peninsula, Russia / E.A. Ilyashuk, B.P. Ilyashuk, D. Hammarlund, I. Larocque // *The Holocene*. – 2005. – Vol. 15. – № 6. – P. 897–914.
187. Ilyashuk, B.P. Midges of the genus *Pseudodiamesa* Goetghebuer (Diptera, Chironomidae): current knowledge and palaeoecological perspective / B.P. Ilyashuk, E.A. Ilyashuk, E.A. Makarchenko, O. Heiri // *Journal of Paleolimnology*. – 2010. – Vol. 44. – № 2. – P. 667–676.
188. Jankovska, V. Indicative value of *Pediastrum* and other coccal green algae in palaeoecology / V. Jankovska, J. Komarek // *Folia Geobotanica*. – 2000. – Vol. 35. – № 1. – P. 59–82.
189. Jarzembowski, E. A new chironomid (Insecta: Diptera) from Wealden amber (Lower Cretaceous) of the Isle of Wight (UK) / E. Jarzembowski, D. Azar, A. Nel // *Geologica Acta*. – 2008. – Vol. 6. – № 3. – P. 285–291.
190. Jell, P.A. Invertebrates, mainly insects, from the freshwater, lower Cretaceous, Koonwarra fossil bed (Korumburra Group), south Gippsland, Victoria / P.A. Jell, P.M.

- Duncan // *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists*. – 1986. – Vol. 3. – P. 111–205.
191. Ji, L.M. The oleaginous *Botryococcus* from the Triassic Yanchang Formation in Ordos Basin, northwestern China: Morphology and its paleoenvironmental significance / L.M. Ji, K. Yan, F.W. Meng, M. Zhao // *Journal of Asian Earth Sciences*. – 2010. – Vol. 38. – № 5. – P. 175–185.
192. Jones, S.E. The cultural antiquity of rainforests: Human–plant associations during the mid-late Holocene in the interior highlands of Sarawak, Malaysian Borne / S.E. Jones, H. Barton, C.O. Hunt, M. Janowski, L. Lloyd-Smith, G. Barker // *Quaternary International*. – 2016. – Vol. 416. – P. 80–94.
193. Jorgensen, E.G. Solubility of the silica in diatoms / E.G. Jorgensen // *Physiologia Plantarum*. – 1955. – Vol. 8. – P. 846–851.
194. Joynt Iii, E.H. Paleoenvironmental inference models from sediment diatom assemblages in Baffin Island lakes (Nunavut, Canada) and reconstruction of summer water temperature / E.H. Joynt Iii, A.P. Wolfe // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 2001. – Vol. 58. – № 6. – P. 1222–1243.
195. Juggins, S. Rioja: Analysis of Quaternary Science Data. Version 0.9-26 CRAN. Available at: <http://cran.r-project.org/web/packages/rioja/rioja.pdf> (accessed 26 October 2020).
196. Kadouri, A. Resistant biopolymer in the outer walls of *Botryococcus braunii*, B race / A. Kadouri, S. Derenne, C. Largeau, E. Casadevall, C. Berkaloff // *Phytochemistry*. – 1988. – Vol. 27. – № 2. – P. 551–557.
197. Kansanen, P.H. Assessment of pollution history from recent sediments in Lake Vanajavesi, southern Finland. II. Changes in the Chironomidae, Chaoboridae and Ceratopogonidae (Diptera) fauna / P.H. Kansanen // *Annales Zoologici Fennici*. – Finnish Academy of Sciences, Societas Scientiarum Fennica, Societas pro Fauna et Flora Fennica and Societas Biologica Fennica Vanamo. – 1985. – P. 57–90.
198. Kattel, G.R. Are cladoceran fossils in lake sediment samples a biased reflection of the communities from which they are derived? / G.R. Kattel, R.W. Battarbee, A. Mackay, H.J.B. Birks // *Journal of Paleolimnology*. – 2007. – Vol. 38. – № 2. – P. 157–181.
199. Keatings, K.W. Effects of pre-treatment on ostracod valve chemistry / K.W. Keatings, J.A. Holmes, T.H. Heaton // *Chemical Geology*. – 2006. – Vol. 235. – № 3–4. – P. 250–261.

200. Kirillova, I.V. Taphonomic phenomenon of ancient hair from Glacial Beringia: perspectives for palaeoecological reconstructions / I.V. Kirillova, J. Van der Plicht, S.V. Gubin, O.G. Zanina, O.F. Chernova, E.G. Lapteva, S.S. Trofimova, E.V. Zinovyev, A.A. Zharov, E.O. Fadeeva, T. Van Kolfshoten, F.K. Shidlovsky, A.A. Kotov // *Boreas*. – 2016. – Vol. 45. – № 3. – P. 455–469.
201. Klee, R. Eutrophication of Mondsee (Upper Austria) as indicated by the diatom stratigraphy of a sediment core / R. Klee, R. Schmidt // *Diatom Research*. – 1987. – Vol. 2. – № 1. – P. 55–76.
202. Knapp, R. The use of egg shells to infer the historical presence of copepods in alpine lakes / R. Knapp, J. Garton, O. Sarnelle // *Journal of Paleolimnology*. – 2001. Vol. 25. – № 4. – P. 539–543.
203. Koff, T. Ecosystem response to early and late Holocene lake-level changes in lake Jjuusa, Southern Estonia / T. Koff, J.M. Punning, K. Sarmaja-Korjonen, T. Martma // *Polish Journal of Ecology*. – 2005. – Vol. 53. – № 4. – P. 553–570.
204. Kohring, R. A problematic microfossil from the Oligocene of Rott (Siebengebirge, Germany), with affinities to freshwater Bryozoan Statoblasts (Phylactolaemata) / R. Kohring, J. Reitner // *Beiträge zur Paläontologie. Fachbereich Geowiss., FU Berlin* – 1991. – P. 221–225.
205. Komarek, J. Morphological differences in natural populations of the genus *Botryococcus* (Chlorophyceae) / J. Komarek, P. Marvan // *Archiv für Protistenkunde*. – 1992. – Vol. 141. – № 1–2. – P. 65–100.
206. Kontrovitz, M. Experimental crushing of some podocopid ostracode valves; an aspect of taphonomy / M. Kontrovitz, E.A. Pani, H. Bray // *Palaios*. – 1998. – Vol. 13. – № 5. – P. 500–507.
207. Korhola, A. Cladoceran and chironomid assemblages as qualitative indicators of water depth in subarctic Fennoscandian lakes / A. Korhola, H. Olander, T. Blom // *Journal of Paleolimnology*. – 2000. – Vol. 24. – № 1. – P. 43–54.
208. Korhola, A. Cladocera and other branchiopod crustaceans / A. Korhola, M. Rautio // *Tracking environmental change using lake sediments*. – Springer, Dordrecht. – 2001. – Vol. 4. – P. 5–42.
209. Korosi, J.B. An illustrated guide to the identification of cladoceran subfossils from lake sediments in northeastern North America: part 1—the Daphniidae, Leptodoridae, Bosminidae, Polyphemidae, Holopedidae, Sididae, and Macrothricidae / J.B. Korosi, J.P. Smol // *Journal of Paleolimnology*. – 2012. – Vol. 48. – № 3. – P. 571–586.

210. Korovchinsky, N.M., Redescription of *Bythotrephes longimanus* Leydig, 1860 and *B. cederströmii* Schödler, 1877 (Crustacea: Cladocera: Onychopoda), with notes on the morphology and systematics of the genus *Bythotrephes* Leydig, 1860. / N.M. Korovchinsky // *Zootaxa*. – 2015. – Vol. 3955. – № 1. – P. 1–44.
211. Korovchinsky, N.M., Cladocera: Ctenopoda: Families Sididae, Holopediidae & Pseudopenilidae (Branchiopoda: Cladocera) / Identification Guides to the Plankton and Benthos of Inland waters. Weikersheim: Margraf Publishers GmbH, – 2018. – 204 p.
212. Korponai, J. Paleolimnological reconstruction of the trophic state in Lake Balaton (Hungary) using Cladocera remains / J. Korponai, K.A. Varga, T. Lengre, I. Papp., A. Toth, M. Braun // *Hydrobiologia*. – 2011. – Vol. 676. – № 237.
213. Kotov, A.A. Jurassic Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) with a description of an extinct Mesozoic order / A.A. Kotov // *Journal of Natural History*. – 2007. – Vol. 41. – № 1/4. – P. 13–37.
214. Kotov, A.A. New finding of Mesozoic ehippia of the Anomopoda (Crustacea: Cladocera) / A.A. Kotov // *Journal of Natural History*. – 2009. – Vol. 43. – № 9/10. – P. 523–528.
215. Kotov, A.A. Phylogeography of the *Chydorus sphaericus* group (Cladocera: Chydoridae) in the Northern Palearctic / A.A. Kotov, D.P. Karabanov, E.I. Bekker, T.V. Neretina, D.J. Taylor // *PLoS One*. – 2016. – P. 1–20.
216. Kotov, A.A. Identification of *Ceriodaphnia* Dana, 1853 (Crustacea: Cladocera) taxa from European Russia based on ehippial morphology / A.A. Kotov, A.G. Ibragimova, A.N. Neretina // *Zootaxa*. – 2018. – Vol. 4527. – № 1. – P. 105–123.
217. Krzeminski, W. *Aenne triassica* sp. n., the oldest representative of the family Chironomidae (Insecta: Diptera) / W. Krzeminski, E. Jarzembowski // *Polskie Pismo Entomologiczne*. – 1999. – Vol. 4. – № 68.
218. Kuc, M. Fossil statoblasts of *Cristatella raucedo* Cuvier in the Beaufort formation and in the interglacial and interstadial deposits of the Canadian Arctic / M. Kuc // *Geol. Survey of Canada. Paper*. – 1973. – P. 72–28.
219. Kuerten, S. Sponge spicules indicate Holocene environmental changes on the Nabileque River floodplain, southern Pantanal, Brazil / S. Kuerten, M. Parolin, M.L. Assine, M.M. McGlue // *Journal of paleolimnology*. – 2013. – Vol. 49. – № 2. – P. 171–183.
220. Kurek, J. Establishing reliable minimum count sizes for cladoceran subfossils sampled from lake sediments / J. Kurek, J.B. Korosi, A. Jeziorski, J.P. Smol // *Journal of Paleolimnology*. – 2010. – Vol. 44. – P. 603–612.

221. Lacourt, A.W. A monograph of the freshwater Bryozoa-Phylactolaemata / A.W. Lacourt // Zoologische Verhandelingen. – 1968. – Vol. 93. – № 1. – P. 1–155.
222. Lamentowicz, M. A rapid response of testate amoebae and vegetation to inundation of a kettle hole mire / M. Lamentowicz, M. Obremaska // Journal of Paleolimnology. – 2010. – Vol. 43. – № 3. – P. 499–511.
223. Lenarczyk, J. Palaeoecological implications of the subfossil *Pediastrum argentinense*-type in Europe / J. Lenarczyk, P. Kołaczek, V. Jankovska, F. Turner, M. Karpínska-Kołaczek, R. Pini, A. Szymczyk // Review of Palaeobotany and Palynology. – 2015. – Vol. 222. – P. 129–138.
224. Levkov, Z. The use of diatoms in forensic science: advantages and limitations of the diatom test in cases of drowning / Z. Levkov, D.M. Williams, D. Nikolovska // The Archaeological and Forensic Applications of Microfossils: A Deeper Understanding of Human History. – 2017. – P. 261.
225. Lewin, J.C. The dissolution of silica from diatom walls / J.C. Lewin // Geochimica et Cosmochimica Acta. – 1961. – Vol. 21. – № 3–4. – P. 182–198.
226. Libby, W.F., Radiocarbon dating / W.F. Libby // Chicago: University of Chicago Press. – 1955.
227. 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 / A.F. Lotter, H.J.B. Birks, W. Hofmann, A. Marchetto // Journal of Paleolimnology. – 1997. – Vol. 18. – № 4. – P. 395–420.
228. Lukashevich, E.D. New chaoborids from the mesozoic of Mongolia (Diptera: Chaoboridae) / E.D. Lukashevich // Paleontological Journal. – 1996. – Vol. 30. – № 5. – P. 551–558.
229. Lukashevich, E.D. New Chironomidae (Diptera) with elongate proboscises from the Late Jurassic of Mongolia / E.D. Lukashevich, A.A. Przhiboro // ZooKeys. – 2011. – № 130. – P. 307.
230. Lukashevich, E.D. Pupae of Mesozoic *Oryctochlus Kalugina*, 1985 (Chironomidae: Podonominae), with description of two new species / E.D. Lukashevich // Fauna norvegica. – 2012. – Vol. 31. – P. 159–159.
231. Lukashevich, E.D. A new genus of Chironomidae (Insecta: Diptera) from the Lower Cretaceous of Mongolia / E.D. Lukashevich, A.A. Przhiboro // Paleontological Journal. – 2018. – Vol. 52. – № 12. – P. 1401–1407.
232. Lundqvist, G. Bodenablagerungen und Etnwicklungstypen der Seen / G. Lundqvist // Die Binnengewasser. – Stuttgart, E. Schweizerbart. – 1927. – Vol. 2. – P. 124.

233. Luoto, T.P. Subfossil Chironomidae (Insecta: Diptera) along a latitudinal gradient in Finland: development of a new temperature inference model / T.P. Luoto // *Journal of Quaternary Science: Published for the Quaternary Research Association*. – 2009. – Vol. 24. – № 2. – P. 150–158.
234. Luoto, T.P. Fossil midge larvae (Diptera: Chironomidae) as quantitative indicators of late-winter hypolimnetic oxygen in southern Finland: A calibration model, case studies and potentialities / T.P. Luoto, V.I.P. Salonen // *Boreal Environment Research*. – 2010. – Vol. 15. – № 1. – P. 1-18.
235. Lynch, M. Complex interactions between natural coexploiters *Daphnia* and *Ceriodaphnia* // *Ecology*. – 1978. – Vol. 59. – P. 552–564.
236. MacKay, A.H. Organic siliceous remains in the lake deposits of Nova Scotia / A.H. MacKay // *Can. Rec. Sci. (Montreal)*. – 1885. – Vol. 1. – P. 236–244.
237. Martens, K. Global diversity of ostracods (Ostracoda, Crustacea) in freshwater / K. Martens, I. Schon, C. Meisch, D.J. Horne // *Freshwater Animal Diversity Assessment*. – Springer, Dordrecht. – 2007. – P. 185–193.
238. Massard, J.A. Global diversity of bryozoans (Bryozoa or Ectoprocta) in freshwater / J.A. Massard, G. Geimer // *Freshwater Animal Diversity Assessment*. – Springer, Dordrecht. – 2007. – P. 93-99.
239. Matsumoto, G.I. Holocene paleolimnological changes in Lake Skallen Oike in the Syowa Station area of Antarctica inferred from organic components in a sediment core (Sk4C-02) / G.I. Matsumoto, Y. Tani, K. Seto, T. Tazawa, M. Yamamuro, T. Watanabe, T. Nakamura, T. Takemura, S. Imura, H. Kanda // *Journal of Paleolimnology*. – 2010. – Vol. 44. – № 2. – P. 677–693.
240. Manconi, R. Global diversity of sponges (Porifera: Spongillina) in freshwater / R. Manconi, R. Pronzato // *Hydrobiologia*. – 2008. – Vol. 595. – № 1. – P. 27–33.
241. Mann, D.G. An inordinate fondness? The number, distributions, and origins of diatom species / D.G. Mann, P. Vanormelingen // *Journal of Eukaryotic Microbiology*. – 2013. – Vol. 60. – № 4. – P. 414–420.
242. Matveev, V.F. History of the community of planktonic Cladocera in Lake Glubokoe (Moscow Region) / V.F. Matveev // *Hydrobiologia*. – 1986. – Vol. 141. – № 1/2. – P. 145–152.
243. McCauley, V.J.E. Instar differentiation in larval Chironomidae (Diptera) / V.J.E. McCauley // *The Canadian Entomologist*. – 1974. – Vol. 106. – № 2. – P. 179–200.

244. McKee, P.M. Desiccation resistance in *Sphaerium occidentale* and *Musculium securis* (Bivalvia: Sphaeriidae) from a temporary pond / P.M. McKee, G.L. Mackie // Canadian Journal of Zoology. – 1980. Vol. 58. – № 9. – P. 1693–1696.
245. McMinn, A. Comparison of diatom preservation between oxic and anoxic basins in Ellis Fjord, Antarctica / A. McMinn // Diatom Research. – 1995. – Vol. 10. – № 1. – P. 145–151.
246. Medeanic, S. The implication of green algae (Chlorophyta) for palaeoecological reconstruction of the Holocene lagoon system in the Tramandaí Lagoon region, Rio Grande do Sul, Brazil / S. Medeanic, V. Jankovska, S.R. Dillenburg // Acta Paleobotanica. – 2003. – Vol. 43. – № 1. – P. 113–124.
247. Megard, R.O. Late-Quaternary Cladocera of Lake Zeribar Western Iran / R.O. Megard // Ecology. – 1967. – Vol. 48. – № 2. – P. 179–189.
248. Meisch, C. A subjective global checklist of the extant non-marine Ostracoda (Crustacea) / C. Meisch, R.J. Smith, K. Martens // European Journal of Taxonomy. – 2019. – №. 492.
249. Mergeay, J. *Daphnia* species diversity in Kenya, and a key to the identification of their ephippia / J. Mergeay, D. Verschuren, L. De Meester // Hydrobiologia. – 2005. – Vol. 542. – № 1. – P. 261–274.
250. Mertens, K.N. Determining the absolute abundance of dinoflagellate cysts in recent marine sediments: the *Lycopodium* marker-grain method put to the test / K.N. Mertens, K. Verhoeven, T. Verleye, S. Louwye, A. Amorim, S. Ribeiro, A.S. Deaf, I.C. Harding, S. De Schepper, C. González, M. Kodrans-Nsiah, A. De Vernal, M. Henry, T. Radi, K. Dybkjaer, N.E. Poulsen, S. Feist-Burkhardt, J. Chitolie, C. Heilmann-Clausen, L. Londeix, J.L. Turon, F. Marret, J. Matthiessen, F.M.G. McCarthy, V. Prasad, V. Pospelova, J.E. Kyffin Hughes, J.B. Riding, A. Rochon, F. Sangiorgi, N. Welters, N. Sinclair, C. Thun, A. Soliman, N. Van Nieuwenhove, A. Vink, M. Young // Review of Palaeobotany and Palynology. – 2009. – Vol. 157. – № 3/4. – P. 238–252.
251. Michelson, A.V. Taphonomic dynamics of lacustrine ostracodes on San Salvador Island, Bahamas: high fidelity and evidence of anthropogenic modification / A.V. Michelson, L.E. Park // Palaios. – 2013. – Vol. 28. – № 2. – P. 129–135.
252. Michelutti, N. Do spectrally inferred determinations of chlorophyll a reflect trends in lake trophic status? / N. Michelutti, J.M. Blais, B.F. Cumming, A.M. Paterson, K. Ruhland, A.P. Wolfe, J.P. Smol // Journal of Paleolimnology. – 2010. – Vol. 43. – № 2. – P. 205–217.

253. Mitchell, E.A. Testate amoebae analysis in ecological and paleoecological studies of wetlands: past, present and future / E.A. Mitchell, D.J. Charman, B.G. Warner // Biodiversity and conservation. – 2008. – Vol. 17. – № 9. – P. 2115–2137.
254. Moyle, P.R. With or without salt: a Comparison of marine and continental-lacustrine diatomite deposits / P.R. Moyle, T.P. Dolley // Technical report. United States Geological Survey. – 2003. – №. 2209-D.
255. Mueller, W.P. The distribution of cladoceran remains in surficial sediments from three northern Indiana lakes / W.P. Mueller // Invest. Indiana Lakes Streams. – 1964. – Vol. 6. – № 1. – P. 3.
256. Mundy, S.P. A reinterpretation of phylactolaemate phylogeny / S.P. Mundy, P.D. Taylor, J.P. Thorpe // Recent and fossil Bryozoa. – 1981. – P. 185–190.
257. Mura, G. SEM morphological survey on the egg shell in the Italian anostracans / G. Mura // Hydrobiologia. – 1986. – Vol. 134. – P. 273–286.
258. Mura, G. Pattern of mandibular morphology in Anostraca with some taxonomic remarks / G. Mura // Crustaceana. – 1996. – Vol. 69. – P. 129–154.
259. Murugan, N. Laboratory studies on the life cycle of *Leydigia acanthocercoides* Fisher (1854)(Cladocera: Chydoridae) / N. Murugan, S.V. Job // Hydrobiologia. – 1982. – Vol. 89. – № 1. – C. 9–16.
260. Nazarova, L.B. Changes in temperature and water depth of a small mountain lake during the past 3000 years in Central Kamchatka reflected by a chironomid record / L.B. Nazarova, A. Bleibtreu, U. Hoff, V. Dirksen, B. Diekmann // Quaternary International. – 2017. – Vol. 447. – P. 46–58.
261. Nazarova, L.B. Palaeoecological and palaeoclimatic conditions on the Karelian Isthmus (northwestern Russia) during the Holocene / L.B. Nazarova, L.S. Strykh, R.J. Mayfield, L.A. Frolova, A.G. Ibragimova, I.M. Grekov, D.A. Subetto // Quaternary Research. – 2020. – Vol. 95. – P. 65–83.
262. Napier, J.D. The Evolution of Paleoecology / J.D. Napier, G. de Lafontaine, M.L. Chipman // Trends in Ecology & Evolution. – 2020. – Vol. 35. – № 4. – P. 293–295.
263. Naumann, E. Grundzüge der regionalen Limnologie.[W:] A. Thienemann, red., Die Binnengewässer 11. Einzeldarstellungen aus der Limnologie und ihren Nachbargebieten. – 1932.
264. Nevalainen, L. Intra-lake heterogeneity of sedimentary cladoceran (Crustacea) assemblages forced by local hydrology / L. Nevalainen // Hydrobiologia. – 2011. – Vol. 676. – № 1. – P. 9–22.

265. Nykänen, M. Cladoceran remains in lake sediments: a comparison between plankton counts and sediment records / M. Nykanen, K. Vakkilainen, M. Liukkonen, T. Kairesalo // *Journal of Paleolimnology*. – 2009. – Vol. 42. – № 4. – P. 551–570.
266. Nielsen, H. Taxonomy and stratigraphy of Late-Glacial *Pediastrum* taxa from Lysmosen, Denmark – a preliminary study / H. Nielsen, J. Sorensen // *Revue of Palaeobotany & Palynology*. – 1992. – Vol. 74. – P. 55–75.
267. Niemeyer, B. Vegetation and lake changes on the southern Taymyr peninsula, northern Siberia, during the last 300 years inferred from pollen and *Pediastrum* green algae records / B. Niemeyer, U. Herzschuh, L. Pestryakova // *The Holocene*. – 2015. – Vol. 25. – № 4. – P. 596–606.
268. Novenko, E.Y. The Holocene paleoenvironmental history of central European Russia reconstructed from pollen, plant macrofossil, and testate amoeba analyses of the Klukva peatland, Tula region / E.Y. Novenko, A.N. Tsyganov, E.M. Volkova, K.V. Babeshko, N.V. Lavrentiev, R.J. Payne, Y.A. Mazei // *Quaternary Research*. – 2015. – Vol. 83. – № 3. – P. 459–468.
269. Oda, S. *Pectinatella magnifica* occurring in Lake Shoji, Japan / S. Oda // *Proceedings of the Japanese Society of Systematic Zoology*. – The Japanese Society of Systematic Zoology. – 1974. – Vol. 10. – P. 31–39.
270. Okland, K.A. Freshwater bryozoans (Bryozoa) of Norway IV: distribution and ecology of four species of *Plumatella* with notes on *Hyalinella punctata* / K.A. Økland, J. Økland, G. Geimer, J.A. Massard // *Hydrobiologia*. – 2003. – Vol. 501. – № 1/3. – P. 179–198.
271. Olsson, E.G.A. The shaping of food landscapes from the Neolithic to Industrial period: Changing agro-ecosystems between three agrarian revolutions / E.G.A. Olsson // *Routledge Handbook of Landscape and Food*. – Routledge, 2018. – P. 24–40.
272. Palm, F. Fragmented subfossil *Chaoborus* mandibles reveal periods of cyprinid presence in lake histories / F. Palm, F. El-Daoushy, J.E. Svensson // *Journal of Paleolimnology*. – 2011. – Vol. 45. – № 1. – P. 101–113.
273. Park, L.E. The impact of taphonomic processes on interpreting paleoecologic changes in large lake ecosystems: ostracodes in Lakes Tanganyika and Malawi / L.E. Park., A.S. Cohen, K. Martens, R. Bralek // *Journal of Paleolimnology*. – 2003. – Vol. 30. – № 2. – P. 127–138.
274. Pisera, A. A first account of freshwater potamolepid sponges (Demospongiae, Spongillina, Potamolepidae) from the middle Eocene: biogeographic and paleoclimatic

- implications / A. Pisera, P.A. Silver, A.P. Wolfe // *Journal of Paleontology*. – 2013. – Vol. 87. – № 3. – P. 373–378.
275. Quinlan, R. Quantitative inferences of past hypolimnetic anoxia in south-central Ontario lakes using fossil midges (Diptera: Chironomidae) / R. Quinlan, J.P. Smol, R.I. Hall // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 1998. – Vol. 55. – № 3. – P. 587–596.
276. Quinlan, R. Use of subfossil Chaoborus mandibles in models for inferring past hypolimnetic oxygen / R. Quinlan, J.P. Smol // *Journal of Paleolimnology*. – 2010. – Vol. 44. – № 1. – P. 43–50.
277. Racek, A.A. The waters of Merom: A study of Lake Huleh. IV. Spicular remains of freshwater sponges (Porifera) / A.A. Racek // *Archive fuer Hydrobiologie*. – 1974. – Vol. 74. – № 2. – P. 137–158.
278. Radzikowski, J. Resistance of dormant stages of planktonic invertebrates to adverse environmental conditions / J. Radzikowski // *Journal of Plankton Research*. – 2013. – Vol. 35. – № 4. – P. 707–723.
279. Ravera, O. Eutrophication of Lake Lugano ‘read’ by means of planktonic remains in the sediment / O. Ravera, G. Parise // *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie*. – 1978. – Vol. 40. – № 1. – P. 40–50.
280. Raymond, P.E. Upper Cambrian and Lower Ordovician Trilobita and Ostracoda from Vermont / P.E. Raymond // *Bulletin of the Geological Society of America*. – 1937. – Vol. 48. – № 8. – P. 1079–1146.
281. Reed, J.M. The potential of diatoms and other palaeolimnological indicators for Holocene palaeoclimate research from Spanish salt lakes, with special reference to the Laguna de Medina (Cádiz, southwest Spain). PhD thesis, University College London. London. – 1995. – 341 p.
282. Reed, J.M. Diatom preservation in the recent sediment record of Spanish saline lakes: implications for palaeoclimate study / J.M. Reed // *Journal of Paleolimnology*. – 1998. – Vol. 19. – № 2. – P. 129–137.
283. Rees, A.B.H. Midges (Chironomidae, Ceratopogonidae, Chaoboridae) as a temperature proxy: a training set from Tasmania, Australia / A.B.H. Rees, L.C. Cwynar, P.S. Cranston // *Journal of Paleolimnology*. – 2008. – Vol. 40. – № 4. – P. 1159–1178.
284. Renberg, I. The pH history of lakes in southwestern Sweden, as calculated from the subfossil diatom flora of the sediments / I. Renberg, T. Hellberg // *Ambio*. Stockholm. – 1982. – Vol. 11. – № 1. – P. 30–33.

285. Reynolds, K.T. Taxonomically important features on the surface of floatoblasts in *Plumatella* (Bryozoa) / K.T. Reynolds // *Microscopy and Microanalysis*. – 2000. – Vol. 6. – № 3. – P. 202–210.
286. Riddick, N.L. The effect of acetolysis on desmids. / N.L. Riddick, O. Volik, F.M. McCarthy, D.C. Danesh // *Palynology*. – 2017. – Vol. 41. – № 2. – P. 171–179.
287. Robinson, B.W. Changing times, spaces, and faces: tests and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern postglacial lakes / B.W. Robinson, K.J. Parsons // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 2002. – Vol. 59. – № 11. – P. 1819–1833.
288. Rothacker, L. Impact of climate change and human activity on soil landscapes over the past 12,300 years / L. Rothacker, A. Dosseto, A. Francke, A.R. Chivas, N. Vigier, A.M. Kotarba-Morley, D. Menozzi // *Scientific Reports*. – 2018. – Vol. 8. – № 1. – P. 1–7.
289. Ruhland, K. Paleolimnological evidence from diatoms for recent environmental changes in 50 lakes across Canadian Arctic treeline / K. Ruhland, A. Priesnitz, J.P. Smol // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. – 2003. – Vol. 35. – № 1. – P. 110–123.
290. Rull, V. Contribution of non-pollen palynomorphs to the paleolimnological study of a high-altitude Andean lake (Laguna Verde Alta, Venezuela) / V. Rull, J.A. Lopez-Saez, T. Vegas-Vilarrubia // *Journal of Paleolimnology*. – 2008. – Vol. 40. – № 1. – P. 399.
291. Rybak, M. *Chlorobium* chlorophyll as an indicator of organic pollution in a paleolimnological investigation / M. Rybak // *Acta hydrochimica et hydrobiologica*. – 1986. – Vol. 14. – № 3. – P. 255–261.
292. Rybnickova, E. Pollen and macroscopic analyses of sediments from two lakes in the High Tatra mountains, Slovakia / E. Rybnickova, K. Rybnicek // *Vegetation history and archaeobotany*. – 2006. – Vol. 15. – № 4. – P. 345–356.
293. Rybnickova, E. Palaeovegetation in the Pavlovské vrchy hills region (South Moravia, Czech Republic) around 25,000 BP: the Bulhary core / E. Rybnickova, K. Rybnicek // *Vegetation history and archaeobotany*. – 2014. – Vol. 23. – № 6. – P. 719–728.
294. Ryves, D.B. Diatom dissolution in saline lake sediments: an experimental study in the Great Plains of North America (Doctoral dissertation, University of London). – 1994. – 302 p.
295. Ryves, D.B. Experimental diatom dissolution and the quantification of microfossil preservation in sediments / D.B. Ryves, S. Juggins, S.C. Fritz, R.W. Battarbee // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2001. – Vol. 172. – № 1/2. – P. 99–113.

296. Ryves, D.B. Physical and chemical predictors of diatom dissolution in freshwater and saline lake sediments in North America and West Greenland / D.B. Ryves, R.W. Battarbee, S. Juggins, S.C. Fritz, N.J. Anderson // *Limnology and Oceanography*. – 2006. – Vol. 51. – № 3. – P. 1355–1368.
297. Ryves, D.B. The dilemma of disappearing diatoms: Incorporating diatom dissolution data into palaeoenvironmental modelling and reconstruction / D.B. Ryves, R.W. Battarbee, S.C. Fritz // *Quaternary Science Reviews*. – 2009. – Vol. 28. – № 1/2. – P. 120–136.
298. Ryves, D.B. Diatom taphonomy and silica cycling in two freshwater lakes and their implications for inferring past lake productivity / D.B. Ryves, N.J. Anderson, R.J. Flower, B. Rippey // *Journal of Paleolimnology*. – 2013. – Vol. 49. – № 3. – P. 411–430.
299. Samtleben, C. Plankton in the Norwegian-Greenland Sea: from living communities to sediment assemblages – an actualistic approach / C. Samtleben, P. Schafer, H. Andrulleit, A. Baumann, K.H. Baumann, A. Kohly, A. Matthiessen, A. Schroder-Ritzrau // *Geologische Rundschau*. – 1995. – Vol. 84. – № 1. – P. 108–136.
300. Sandoy, S. A geographical survey of littoral Crustacea in Norway and their use in paleolimnology / S. Sandøy, J.P. Nilssen // *Hydrobiologia*. – 1986. – Vol. 143. – № 1. – P. 277–286.
301. Sarmaja-Korjonen, K. Cladoceran and diatom evidence of lake-level fluctuations from a Finnish lake and the effect of aquatic moss layers on microfossil assemblages / K. Sarmaja-Korjonen, P. Alhonen // *Journal of Paleolimnology*. – 1999. – Vol. 22. – P. 277–290.
302. Sarmaja-Korjonen, K. Subfossil shell margins and tail spines of *Daphnia* in Finnish lake sediments—is *Daphnia* underrepresented in Cladocera analysis / K. Sarmaja-Korjonen // *Studia Quaternaria*. – 2007. – Vol. 24. – P. 61–64.
303. Sarmaja-Korjonen, K. Palaeolimnological development of Lake Njargajavri, northern Finnish Lapland, in a changing Holocene climate and environment / K. Sarmaja-Korjonen, M. Nyman, S. Kultti, M. Valiranta // *Journal of Paleolimnology*. – 2006. – Vol. 35. – № 1. – P. 65–81.
304. Sato, Y. Late Holocene environmental changes of coastal lagoon inferred from a fossil diatom analysis of sediment core from Lake Hamana, central Japan / Y. Sato, H. Matsuoka, M. Okamura, K. Kashima // *Quaternary International*. – 2016. – Vol. 397. – P. 317–329.
305. Sebestyén, O. Kládócera tanulmányok a Balatonon III. Történelmi elótanulmányok I – Cladocera studies in Lake Balaton III. Preliminary studies for lake history

- investigations / O. Sebestyen // *Annales Instituti Biologici (Tihany) Hungaricae Academie Scientarium*. – 1965. – Vol. 32. – P. 187–228.
306. Sebestyen, O. Studies on *Pediastrum* and cladoceran remains in the sediments of Lake Balaton, with reference to lake history: With 1 figure on a folder / O. Sebestyen // *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Mitteilungen*. – 1969. – Vol. 17. – № 1. – P. 292–300.
307. Shemesh, A. Dissolution and preservation of Antarctic diatoms and the effect on sediment thanatocoenoses / A. Shemesh, L.H. Burckle, P.N. Froelich // *Quaternary Research*. – 1989. – Vol. 31. – № 2. – P. 288–308.
308. Schindler, T. Oldest record of freshwater sponges (Porifera: Spongillina) – spiculite finds in the Permo-Carboniferous of Europe / T. Schindler, M. Wuttke, M. Poschmann // *Paläontologische Zeitschrift*. – 2008. – Vol. 82. – № 4. – P. 373–384.
309. Schmidt, A.R. Diverse fossil amoebae in German Mesozoic amber / A.R. Schmidt, W. Schönborn, U. Schäfer // *Palaeontology*. – 2004. – Vol. 47. – № 2. – P. 185–197.
310. Schmidt, A.R. Testate amoebae from a Cretaceous forest floor microbiocoenosis of France / A.R. Schmidt, V. Girard, V. Perrichot, W. Schoenborn // *Journal of Eukaryotic Microbiology*. – 2010. – Vol. 57. – № 3. – P. 245–248.
311. Sinev, A.Y. Revision of the *costata*-group of *Alona* s. lato (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) confirms its generic status / A.Y. Sinev, H.J. Dumont // *European Journal of Taxonomy*. – 2016. – Vol. 223. – P. 1–38.
312. Smirnov, N.N. Cladocera (Crustacea) of Permian deposits from Eastern Kazakhstan / N.N. Smirnov // *Paleontologicheskij Zhurnal*. – 1970. – Vol. 3. – P. 95–100.
313. Smirnov, N.N. History of the zoocenosis of Lake Glubokoe according to animal remains in the bottom sediments / N.N. Smirnov // *Hydrobiologia*. – 1986. – Vol. 141. – № 1/2. – P. 143–144.
314. Smirnov, N.N. Mesozoic Anomopoda (Crustacea) from Mongolia / N.N. Smirnov // *Zoological Journal of the Linnean Society*. – 1992. – Vol. 104. – P. 97–116.
315. Smirnov, N.N. *Alona affinis* (Leydig, 1860) and *Alona quadrangularis* (O.F. Müller, 1785): a quantitative comparison / N.N. Smirnov // *Arthropoda Selecta*. – 1999. – Vol. 8. – № 3. – P. 149–151.
316. Smirnov, N.N. Assessment of all groups of animal remains in sediments should precede special investigation of particular groups / N.N. Smirnov // *Invertebrate Zoology*. – 2018. – Vol. 15. – № 3. – P. 225–229.

317. Smol, J.P. Using biology to study long-term environmental change / J.P. Smol, H.J.B. Birks, W.M. Last // Tracking environmental change using lake sediments. – Springer, Dordrecht. – 2002. – P. 1–3.
318. Smyth, T. Survival ability of statoblasts of freshwater Bryozoa found in Renvyle Lough, County Galway / T. Smyth, J.D. Reynolds // Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy. – Royal Irish Academy. – 1995. – P. 65–68.
319. Songtham, W. New species of algae *Actinastrum lagerheim* and *Closterium nitzsch* ex Ralfs from Middle Miocene sediments of Chiang Muan basin, Phayao, Thailand, with tropical pollen composition / W. Songtham, B. Ratanasthien, D.C. Mildenhall // Science Asia. – 2004. – Vol. 30. – P. 171–181.
320. Sramek-Husek, R. Die mitteleuropäischen Cladoceren-und Copepodengemeinschaften und deren Verbreitung in den Gewässern der CSSR / R. Sramek-Husek // Sbornik VŠCHT Technology Vody. – 1962. – Vol. 6. – № 1. – P. 99–133.
321. Starunov, V. The genome and transcriptome of a freshwater bryozoan *Cristatella mucedo* / V. Starunov, A. Predeus, Y. Barbitov, A. Maltseva, V. Kutyumov, E. Vodiasova, E. Chelebieva, D. Romanova, A. Ostrovsky, L. Moroz // Biodiversity: Genomics and Evolution. – 2018. – P. 44.
322. Stewart, E.M. The role of chironomids as paleoecological indicators of eutrophication in shallow lakes across a broad latitudinal gradient / E.M. Stewart // Ph.D. thesis. Kingston, Ontario, Canada. Queen's University. – 2018.
323. Strullu-Derrien, C., Kenrick, P., Goral, T., & Knoll, A. H. (2019). Testate amoebae in the 407-million-year-old Rhynie Chert / C. Strullu-Derrien, P. Kenrick, T. Goral, A.H. Knoll // Current Biology. – 2019. – Vol. 29. – № 3. – P. 461–467.
324. Swain, F.M. Fossil nonmarine ostracoda of the United States / F.M. Swain // Developments in paleontology and stratigraphy. University of Minnesota. Elsevier. – 1999.
325. Sweetman, J.N. Reconstructing fish populations using *Chaoborus* (Diptera: Chaoboridae) remains—a review / J.N. Sweetman, J.P. Smol // Quaternary Science Reviews. – 2006. – Vol. 25. – № 15–16. – P. 2013–2023.
326. Szeroczyńska, K. Subfossil faunal and floral remains (Cladocera, Pediastrum) in two northern Lobelia lakes in Finland / K. Szeroczyńska, E. Zawisza // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. – 2011. – № 402. – P. 9.

327. Telnova, O.P. Morphology and ultrastructure of Devonian prasinophycean algae (Chlorophyta) / O.P. Telnova // *Paleontological Journal*. – 2012. – Vol. 46. – № 5. – P. 543–548.
328. Thiagarajan, N. Abrupt pre-Bølling–Allerød warming and circulation changes in the deep ocean / N. Thiagarajan, A.V. Subhas, J.R. Southon, J.M. Eiler, J.F. Adkins // *Nature*. – Vol. 511. – № 7507. – P. 75–78.
329. Thienemann, A. Der See als Lebensinheit / A. Thienemann // *Naturwissenschaften*. – 1925. – Vol. 13. – № 27. – P. 589–600.
330. Thienemann, A. Seetypen / A. Thienemann // *Naturwissenschaften*. – 1921. – Vol. 9. – № 18. – P. 343–346.
331. Thiery, A. Resting eggs of Anostraca, Notostraca and Spinicaudata (Crustacea, Branchiopoda) occurring in France: identification and taxonomical value / A. Thiery. C. Gasc // *Hydrobiologia*, 1991. V. 212. P. 245–259.
332. Tietze, E. Compositional fidelity and taphonomy of freshwater mollusks from three pampean shallow lakes of Argentina / E. Tietze, C.G. De Francesco // *Ameghiniana*. – 2017. – Vol. 54. – № 2. – P. 208–223.
333. Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. / J.P. Smol, H.J.B. Birks, W.M. Last (eds.). Vol. 4: Zoological Indicators. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. – 2001. – 217 p.
334. Tsugeki, N.K. Phytoplankton dynamics in Lake Biwa during the 20th century: complex responses to climate variation and changes in nutrient status / N.K. Tsugeki, J. Urabe, Y. Hayami, M. Kuwae, M. Nakanishi // *Journal of Paleolimnology*. – 2010. – Vol. 44. – № 1. – P. 69–83.
335. Tsyganov, A.N. Testate amoeba transfer function performance along localised hydrological gradients / A.N. Tsyganov, O.A. Mityaeva, Y.A. Mazei, R.J. Payne // *European journal of protistology*. – 2016. – Vol. 55. – P. 141–151.
336. Tsyganov, A.N. Quantitative reconstruction of peatland hydrological regime with fossil testate amoebae communities / A.N. Tsyganov, K.V. Babeshko, E.Y. Novenko, E.A. Malysheva, R.J. Payne, Y.A. Mazei // *Russian Journal of Ecology*. – 2017. – Vol. 48. – № 2. – P. 191–198.
337. Tsyganov, A.N. Distribution of benthic testate amoeba assemblages along a water depth gradient in freshwater lakes of the Meshchera Lowlands, Russia, and utility of the microfossils for inferring past lake water level / A.N. Tsyganov, E.A. Malysheva, A.A. Zharov, T.V. Sapelko, Y.A. Mazei // *Journal of Paleolimnology*. – 2019. – Vol. 62. – № 2. – P. 137–150.

338. Uutala, A.J. *Chaoborus* (Diptera: Chaoboridae) mandibles — paleolimnological indicators of the historical status of fish populations in acid-sensitive lakes / A.J. Uutala // *Journal of Paleolimnology*. – 1990. – Vol. 4. – № 2. – P. 139–151.
339. Van Cappellen, P. Biogenic silica dissolution in the oceans: Reconciling experimental and field-based dissolution rates / P. Van Cappellen, S. Dixit, J. Van Beusekom // *Global Biogeochemical Cycles*. – 2002. – Vol. 16. – № 4. – P. 23-1–23-10.
340. Van Damme, K. The fossil record of the Cladocera (Crustacea: Branchiopoda): Evidence and hypotheses / K. Van Damme, A.A. Kotov // *Earth-Science Reviews*. – 2016. – Vol. 163. – P. 162–189.
341. Van De Bund, W.J. Benthic communities of exposed littoral sand-flats in eighteen Dutch lakes / W.J. Van De Bund, S.J.H. Spaas // *Netherland Journal of Aquatic Ecology*. – 1996. – Vol. 30. – № 1. – P. 15–20.
342. Van Geel, B. Zygnemataceae in quaternary Columbian sediments / B. Van Geel, T. Van der Hammen // *Review of Palaeobotany and Palynology*. – 1978. – Vol. 25. – № 5. – P. 377–391.
343. Van Geel, B. Non-pollen palynomorphs / B. Van Geel // *Tracking environmental change using lake sediments*. – Springer, Dordrecht. – 2002. – P. 99–119.
344. Van Soest, R.W.M. Global diversity of sponges (Porifera) / R.W. Van Soest, N. Boury-Esnault, J. Vacelet, M. Dohrmann, D. Erpenbeck, N.J. De Voogd, N. Santodomingo, B. Vanhoorne, M. Kelly, J.N.A. Hooper // *PLoS One*. – 2012. – Vol. 7. – № 4.
345. Vegas-Vilarrubia, T. Quaternary palaeoecology and nature conservation: a general review with examples from the neotropics / T. Vegas-Villarrubia, V. Rull., E. Montoya, E. Safont // *Quaternary Science Reviews*. – 2011. – Vol. 30. – № 19–20. – P. 2361–2388.
346. Verschuren, D. Quaternary paleoecology of aquatic Diptera in tropical and Southern Hemisphere regions, with special reference to the Chironomidae / D. Verschuren, H. Eggermont // *Quaternary Science Reviews*. – 2006. – Vol. 25. – № 15–16. – P. 1926–1947.
347. Volik, O. Insights from pollen, non-pollen palynomorphs and testate amoebae into the evolution of Lake Simcoe / O. Volik, F.M.G. McCarthy, N.L. Riddick // *Journal of paleolimnology*. – 2016. – Vol. 56. – № 2–3. – P. 137–152.
348. Von der Au, M. Development of an automated on-line purification HPLC single cell-ICP-MS approach for fast diatom analysis / M. Von der Au, M. Schwinn, K. Kuhlmeier, C. Büchel, B. Meermann // *Analytica chimica acta*. – 2019. – Vol. 1077. – P. 87–94.

349. Wagner, R. Global diversity of dipteran families (Insecta Diptera) in freshwater (excluding Simuliidae, Culicidae, Chironomidae, Tipulidae and Tabanidae) / R. Wagner, M. Barták, A. Borkent, G. Courtney, B. Goddeeris, J.P. Haenni, L. Knutson, A. Pont, G.E. Rotheray, R. Rozkosny, B. Sinclair, N. Woodley, T. Zatwarnicki, P. Zwick // *Hydrobiologia*. – 2008. – Vol. 595. – № 1. – P. 489–519.
350. Walker, I.R. Chironomidae (Diptera) in paleoecology / I.R. Walker // *Quaternary Science Reviews*. – 1987. – Vol. 6. – № 1. – P. 29–40.
351. Walker, I.R. Chironomidae (Diptera): quantitative palaeosalinity indicators for lakes of western Canada / I.R. Walker, S.E. Wilson, J.P. Smol // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 1995. – Vol. 52. – № 5. – P. 950–960.
352. Walker, I.R. Distributions of Chironomidae (Insecta: Diptera) and other freshwater midges with respect to treeline, Northwest Territories, Canada / I.R. Walker, G.M. MacDonald // *Arctic and Alpine Research*. – 1995. – Vol. 27. – № 3. – P. 258–263.
353. Walker, I.R. Midges: Chironomidae and related diptera / I.R. Walker // *Tracking environmental change using lake sediments*. – Springer, Dordrecht. – 2001. – P. 43–66.
354. Walseng, B. Crustacean communities in Canada and Norway: comparison of species along a pH gradient / B. Walseng, A.K.L. Schartau // *Acid rain 2000*. Springer, Dordrecht. – 2001. – P. 1319–1324.
355. Warwick, W.F. Chironomidae (Diptera) responses to 2800 years of cultural influence; a palaeolimnological study with special reference to sedimentation, eutrophication, and contamination processes / W.F. Warwick // *The Canadian Entomologist*. – 1980. – Vol. 112. – № 11. – P. 1193–1238.
356. Waterkeyn, A. Can large branchiopods shape microcrustacean communities in Mediterranean temporary wetlands? / A. Waterkeyn, P. Grillas, M. Anton-Pardo, B. Vanschoenwinkel, L. Brendonck // *Marine and Freshwater research*. – 2011a. – Vol. 62. – № 1. – P. 46–53.
357. Waterkeyn, A. While they were sleeping: dormant egg predation by *Triops* / A. Waterkeyn, J. Vanoverbeke, N. Van Pottelbergh, L. Brendonck // *Journal of plankton research*. – 2011b. – Vol. 33. – № 10. – P. 1617–1621.
358. Watson, E.J. Do peatlands or lakes provide the most comprehensive distal tephra records? / E.J. Watson, G.T. Swindles, I.T. Lawson, I.P. Savov // *Quaternary Science Reviews*. – 2016. – Vol. 139. – P. 110–128.
359. Weckström, J. Temperature patterns over the past eight centuries in Northern Fennoscandia inferred from sedimentary diatoms / J. Weckström, A. Korhola, P. Erästö, L. Holmström // *Quaternary Research*. – 2006. – Vol. 66. – № 1. – P. 78–86.

360. Weckström, K. The ecology of *Pediastrum* (Chlorophyceae) in subarctic lakes and their potential as paleobioindicators / K. Weckström, J. Weckström, L.M. Yliniemi, A. Korhola // *Journal of Paleolimnology*. – 2010. – Vol. 43. – № 1. – P. 61–73.
361. Weinberg, E. Late Pliocene spongiol fauna in Lake Baikal (from material from the deep drilling core BDP-96-1) / E. Weinberg, I. Weinberg, S. Efremova, A. Tanichev, Y. Masuda // *Long Continental Records from Lake Baikal*. – Springer, Tokyo. – 2003. – P. 283–293.
362. Wertebnaja, P.I. Über eine relikte Algenflora in den Seeablagerungen Mittlerrusslands. // *Arch. Hydrobiol.* – 1929. – Vol. 20. – № 1.
363. Whiteside, M.C. Chydorid (Cladocera) remains in surficial sediments of Danish lakes and their significance to paleolimnological interpretations: With 3 figures and 2 tables in the text / M.C. Whiteside // *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Mitteilungen*. – 1969. – Vol. 17. – № 1. – P. 193–201.
364. Whitney, B.S. *Pediastrum* species as potential indicators of lake-level change in tropical South America / B.S. Whitney, F.E. Mayle // *Journal of Paleolimnology*. – 2012. – Vol. 47. – № 4. – P. 601–615.
365. Wilcox, A.W. Locomotion in young colonies of *Pectinatella magnifica* / A.W. Wilcox // *The Biological Bulletin*. – 1906. – Vol. 11. – № 5. – P. 245–252.
366. Wilson, M.V.H. Paleocene# 9. Taphonomic processes: information loss and information gain / M.V.H. Wilson // *Geoscience Canada*. – 1988.
367. Wojewodka, M. A guide to the identification of subfossil chydorid Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) from lake sediments of Central America and the Yucatan Peninsula, Mexico: part II / M. Wojewodka, A.Y. Sinev, E. Zawisza, J. Stańczak // *Journal of Paleolimnology*. – 2020. – Vol. 63. – № 1. – P. 37–64.
368. Wolin, J.A. Diatoms as indicators of water-level change / J.A. Wolin, H.C. Duthie // *Cambridge University Press*. – 1999. – P. 183–201.
369. Womack, T. First cladoceran fossils from the Carboniferous: Palaeoenvironmental and evolutionary implications / T. Womack // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2012. – Vol. 344/345. – P. 39–48.
370. Woollacott, R.M., Zimmer R. L. Biology of bryozoans / R.M. Woollacott, R.L. Zimmer // N.Y., San Francisco, London. – Academic Press. – 1977. – 584 p.
371. Worobiec, E. Middle Miocene aquatic and wetland vegetation of the paleosinkhole at Tarnów Opolski, SW Poland / E. Worobiec // *Journal of Paleolimnology*. – 2011. – Vol. 45. – № 3. – P. 311–322.

372. Worobiec, E. Fossil zygospores of Zygnemataceae and other microremains of freshwater algae from two Miocene palaeosinkholes in the Opole region, SW Poland / E. Worobiec // *Acta Palaeobotanica*. – 2014. – Vol. 54. – № 1. – P. 113–157.
373. Yee, S.H. Tadpole shrimp structure macroinvertebrate communities in playa lake microcosms / S.H. Yee, M.R. Willig, D.L. Woorhead // *Hydrobiologia*. – 2005. – Vol. 541. – № 1. – P. 139–148.
374. Yevdokimov, N.A. The typology of temporary waterbodies and the influence of their parameters on the crustacean species composition of zooplankton / N.A. Yevdokimov, M.V. Yermokhin // *Inland Water Biology*. – 2009. – Vol. 2. – № 2. – P. 171–176.
375. Yim, W.W.S. Diatom preservation in an inner continental shelf borehole from the South China Sea / W.W.S. Yim, J. Li // *Journal of Asian Earth Sciences*. – 2000. – Vol. 18. – № 4. – P. 471–488.
376. Yu, Z. Ecosystem response to Lateglacial and early Holocene climate oscillations in the Great Lakes region of North America / Z. Yu // *Quaternary Science Reviews*. – 2000. – Vol. 19. – № 17–18. – P. 1723–1747.
377. Zeeb, B.A. Responses of diatom and chrysophyte assemblages in Lake 227 sediments to experimental eutrophication / B.A. Zeeb, C.E. Christie, J.P. Smol, D.L. Findlay, H.J. Kling, H.J.B. Birks // *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*. – 1994. – Vol. 51. – № 10. – P. 2300–2311.
378. Zharov, A.A. Spatial heterogeneity of the taphocenosis in lake Kendur, Moscow region, Russia, based on the results of complex zoological and cladoceran analyses / A.A. Zharov, B.F. Khasanov, A.A. Kotov // *Zoologichesky zhurnal*. – 2018. – Vol. 97. – № 11. – P. 1330–1339.
379. Zimmerman, K.A. The potential to determine a postmortem submersion interval based on algal/diatom diversity on decomposing mammalian carcasses in brackish ponds in Delaware / K.A. Zimmerman, J.R. Wallace // *Journal of forensic sciences*. – 2008. – Vol. 53. – № 4. – P. 935–941.

ПРИЛОЖЕНИЕ. Список исследованных водоемов.

Проба	Водоем	Область	Район	Местонахождение	N, °	E, °
Vol-1	Пруд	Волгоградская обл.			н	н
Vol-3	Водопойный пруд	Волгоградская обл.	Палласовский		50.21602	46.86374
Vol-5	Низина у дороги	Волгоградская обл.	Палласовский	Старая Балка	49.98664	46.69344
Vol-7	Эфемерный водоем	Волгоградская обл.	Котовский		н	н
Vol-8	Эфемерный водоем	Волгоградская обл.	Котовский		50.14847	45.127
Vol-9	Заболоченная низина	Волгоградская обл.	Михайловка	хутор Орлы	50.242231	43.715584
Vol-9`	Заболоченная низина	Волгоградская обл.	Михайловка	хутор Орлы	50.240566	43.714747
Vol-10	Озерцо	Волгоградская обл.	Михайловка	хутор Орлы	50.233643	43.713739
Vol-11	Водопойный пруд	Волгоградская обл.	Михайловка	пос. Большой Орешкин	50.155136	43.389698
Sar-6	Озеро	Саратовская обл.	Краснокутский	окр. с. Дьяковка	н	н
Sar-6.2	Озерцо	Саратовская обл.	Краснокутский	окр. с. Дьяковка	н	н
Sar-7	Лужа у скотного двора	Саратовская обл.	Краснокутский	Лепехинка	50.6554	46.9269
Sar-8	Пруд	Саратовская обл.	Краснокутский		н	н
Sar-9	Мелкий пруд	Саратовская обл.	Краснокутский		н	н
Sar-10	Большая лужа	Саратовская обл.	Краснокутский		н	н
Sar-11	Эфемерный водоем	Саратовская обл.	Питерский		н	н
Sar-12	Пруд	Саратовская обл.	Питерский		н	н
Sar-13	Пруд	Саратовская обл.	Питерский		н	н
Sar-14	Эфемерный водоем	Саратовская обл.	Питерский		н	н
Sar-15	Лужа у фермы	Саратовская обл.	Питерский		н	н
Sar-16	Мелкий пруд	Саратовская обл.	Питерский	окр. с. Питерка	н	н
Sar-16.2	Мелкий пруд	Саратовская обл.	Питерский	окр. с. Питерка	н	н
Sar-17	Канавы у дороги	Саратовская обл.	Питерский	окр. с. Питерка	н	н
Sar-18	Эфемерный водоем	Саратовская обл.	Краснокутский	окр. с. Верхний Еруслан	н	н
Sar-19	Лужа у деревни	Саратовская обл.	Краснокутский	с. Верхний Еруслан	н	н
Sar-20	Пруд	Саратовская обл.	Краснокутский	с. Верхний Еруслан	50.5094	46.5187
Ru-8	Сельский пруд	Московская обл.	Рузский	Новогорбово	55.7149	36.4806
Ru-13	Пруд	Московская обл.	Рузский	Новогорбово	55.7183	36.4944
Ru-3	Тракторная колея	Московская обл.	Рузский	Новогорбово	55.7461	36.5114
Ru-34	Пруд	Московская обл.	Рузский	Биостанция «оз. Глубокое»	55.7503	36.5116
Ru-33	Пруд	Московская обл.	Рузский	Биостанция «оз. Глубокое»	55.7503	36.5119
Ru-2	Тракторная колея	Московская обл.	Рузский	Новогорбово	55.7478	36.5128
Ru-4	Пруд	Московская обл.	Рузский	Новогорбово	55.7469	36.515

Ru-7	Канавы	Московская обл.	Рузский	Терехово	55.7294	36.5164
Ru-22	Пруд	Московская обл.	Рузский	Терехово	55.7314	36.5239
Ru-20	Пруд	Московская обл.	Рузский	Терехово	55.7335	36.5326
Ru-1	Пруд	Московская обл.	Рузский	Терехово	55.7311	36.5361
Ru-19	Пруд	Московская обл.	Рузский	Терехово	55.7317	36.5433
AAZ-178	Запруда	Московская обл.	Троицкий	Рыжово	55.3479	37.1698
CHB	оз. Черное	Московская обл.	Шатурский	Бордуки	55.628420	39.713769
BB	оз. Белое	Московская обл.	Шатурский	Бордуки	55.634878	39.739175
VLAS	оз. Власовское	Московская обл.	Шатурский	Бордуки	55.668947	39.736428
ЛЕМ	оз. Лемешинское	Московская обл.	Шатурский	Бордуки	55.704586	39.779515
Sam-1	оз. Кендур	Московская обл.	Шатурский	Мишеронский	55.799910	39.636457
Sam-2	оз. Кендур	Московская обл.	Шатурский	Мишеронский	55.799801	39.636028
Sam-3	оз. Кендур	Московская обл.	Шатурский	Мишеронский	55.799632	39.635427
Sam-4	оз. Кендур	Московская обл.	Шатурский	Мишеронский	55.799499	39.634740
Sam-5	оз. Кендур	Московская обл.	Шатурский	Мишеронский	55.799281	39.634290
Икодино	Пруд	Московская обл.	Шатурский	Илкодино	37.1698	39.8029
AAZ-133	Пруд	Московская обл.	Шатурский	Пустоша	55.6019	39.9402
Sh-1	Мелководный карьер	Московская обл.	Шатурский	Бордуки	55.580483	39.697167
Sh-2	Мелководный карьер	Московская обл.	Шатурский	Бордуки	55.58095	39.6974
Sh-3	Пруд	Московская обл.	Шатурский	Бордуки	55.57915	39.6953
Sh-4	Пруд	Московская обл.	Шатурский	Бордуки	55.578433	39.692533
Sh-5	Мелководный карьер	Московская обл.	Шатурский	Воймежный	55.562183	39.8409
Sh-6	= AAZ-117	Московская обл.	Шатурский	Воймежный	55.562233	39.828017
Sh-7	= AAZ-123	Московская обл.	Шатурский	Туголесский	55.561733	39.82665
Sh-8	Овраг	Московская обл.	Шатурский	Туголесский	55.561783	39.825867
Sh-9	Карьер	Московская обл.	Шатурский	Туголесский	55.562633	39.82445
Sh-10	Лужа	Московская обл.	Шатурский	Туголесский	55.56045	39.782483
Sh-11	Заболоченный пруд	Московская обл.	Шатурский	Туголесский	55.55995	39.786783
Sh-12	Пруд	Московская обл.	Шатурский	Туголесский	55.56	39.8
Б-15-ПП-44	Мелководное озеро	Якутия	Булунский Улус	Алас Усун-Мас	71.8593	129.3371
Б-15-ПП-24	Полигональное озеро	Якутия	Булунский Улус	Мамонтовый Бысагаса	71.7871	129.3992
TL-6	Озеро	Камчатка	Усть-Большерецк	Толмачевская тундра	52.6444	157.4433
TL-5	Озеро	Камчатка	Усть-Большерецк	Толмачевская тундра	52.6437	157.4478
ML-05	Озеро	Камчатка	Быстринский		55.06	157.98
ML-05	Залив озера	Камчатка	Быстринский		55.0679	157.9867
Puzl-0	Озеро	Камчатка	Елизово	Кроноцкий заповедник	54.7087	159.941
AAZ-168	Озеро	Камчатка	Елизово	Кроноцкий заповедник	54.9143	160.3111
GL-1	Озеро	Камчатка	Мильково	Ганальская тундра	н	н

Примечание. н – неизвестно.