

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.58

ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПИЧНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ ЛИЧИНОК РЕЧНОЙ МИНОГИ *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae)

© 2024 г. Н. В. Полякова^{а, *}, А. В. Кучерявый^а, А. С. Генельт-Яновская^б,
М. И. Юрчак^с, А. О. Звездин^а, Д. С. Павлов^а

^аИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия

^бЭкстерский университет, Департамент наук о земле и окружающей среде,
Пенрин кампус, Пенрин, Корнуолл, Великобритания

^сБотанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: nvpnataly@yandex.ru

Поступила в редакцию 26.08.2023 г.

После доработки 16.10.2023 г.

Принята к публикации 03.03.2024 г.

Описаны типичные местообитания личинок речной миноги (*Lampetra fluviatilis* (L., 1758)) в реках Ленинградской обл. Оценены плотность поселений личинок, абиотическая составляющая биотопа, а также структурные показатели сообществ донных и планктонных водорослей, зоопланктона, макрозообентоса. Показано, что предпочтительные грунты для личинок — тонкие и мелкие пески. Наибольшего уровня количественного развития вместе с пескоройками достигают Oligochaeta и личинки Chironomidae. Сообщества водорослей и зоопланктона носят ярко выраженный сезонный характер с пиками численности в весенний период и не являются определяющими для личинок миног. Доля личинок миног в показателях обилия донных ценозов может достигать существенных величин — 30–80% общей биомассы.

Ключевые слова: малые реки, структура биотопа, сообщества водных организмов, пескоройки, зообентос, планктон

DOI: 10.31857/S0320965224050071, **EDN:** XRZUKV

ВВЕДЕНИЕ

Личинки миног (пескоройки) широко распространены в малых реках и ручьях. После вылупления они выбирают биотопы, в которых могут легко закопаться в грунт, где проводят в среднем 4–5 лет, изредка совершая миграции (Hardisty, 1971). Зарывшись в грунт, они вступают в прямые отношения не только с абиотическими компонентами среды, но и с обитателями донных ценозов (Лабай, 2007, 2022; Nazarov et al., 2016; Aronsuu et al., 2019), при этом пескоройки сами могут оказывать непосредственное влияние на состав грунта (Quinn, 2002; Shirakawa, 2013).

Личинки миног играют важную роль в трофической структуре, с одной стороны, питаясь детритом, водорослями и мелкими беспозвоночными (Полякова и др., 2019), с другой — как кормовые объекты некоторых видов рыб, птиц, млекопитающих и даже беспозвоночных (Orlov et al., 2022). Наиболее предпочитаемое место обитания личинок миног — участки рипали, лишенные зарослей макрофитов и защищенные от влияния потока (Nazarov et al., 2016). Аналогичные биото-

пы типичны для многих представителей макрозообентоса (Лабай, 2007; Барышев, 2023).

В ходе комплексных работ по изучению популяций речной миноги *Lampetra fluviatilis* (L., 1758) в реках Ленинградской обл., которые проводят сотрудники Института проблем экологии и эволюции РАН с 2010 г., возникла идея описания типичных местообитаний миног в реках. Для этого необходима комплексная оценка структуры сообществ организмов, в которые входят их личинки, и абиотических характеристик биотопов. Подобные исследования малых рек часто носят случайный, разовый характер, либо посвящены отдельным компонентам — макрозообентосу, фиточенозам (Комулайнен и др., 2005, 2006; Барышев, 2022, 2023). Комплексные работы, в которых было бы приведено описание личиночного микробиотопа пескороек (ложа), распределение и биотические взаимодействия, а также сезонные изменения этих показателей, отсутствуют.

Цель работы — дать комплексное описание местообитаний пескороек, оценить их вклад в структуру донных ценозов, проанализировать сопутствующие биотические и абиотические компоненты.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В основу работы легли комплексные исследования, проведенные с мая по декабрь 2018 г. в трех типичных малых реках (Крылов, 2006; Богатов, 2017) водосбора Финского залива. Для р. Черная характерно присутствие анадромной формы миног, в р. Каменка и р. Серебристая отмечены резидентные миноги. В этих реках постоянно обитают личинки, которые могут образовывать массовые скопления.

Участок р. Черная в месте взятия проб ($60^{\circ}13'15.74''$ с.ш., $29^{\circ}30'56.26''$ в.д., в 6 км от места впадения в Финский залив Балтийского моря) шириной 15–20 м при глубинах до 2.5 м. Скорость течения в открытой части в межень – 0.75 м/с, на перекатах достигает 1.5 м/с, у берега – до 0.36 м/с. Участок р. Серебристая в месте взятия проб ($60^{\circ}24'47''$ с.ш. $29^{\circ}21'40''$ в.д. в районе пос. Заходское, в 14 км от впадения в р. Великая) имеет ширину 2–4 м; глубина преимущественно 0.2–0.4 м, местами до 0.7 м. Скорость течения в межень в среднем 0.3 м/с. Участок р. Каменка в месте взятия проб ($58^{\circ}87'82''$ с.ш. $29^{\circ}81'62''$ в.д., в 0.5 км от впадения в р. Луга) имеет ширину 3–5 м, глубину 0.3–1.5 м, для него характерны резкие перепады уровня воды в течение года, вплоть до пересыхания основного русла с образованием цепочки бочагов во второй половине лета.

Типичными местообитаниями с массовым скоплением пескороек считаются мелководные участки с замедленным течением, расположенные вдоль берега, с песчаным дном, иногда с иловыми наносами, где возможно накопление листвы, фрагментов веток и другого органического материала (Nazarov et al., 2016; Колотей и др., 2022). На каждой из трех рек был выбран такой модельный участок. Протяженность каждого участка 20–30 м, высота водного столба – от 0.1 м до 0.5 м. Всего с июня по ноябрь 2018 г. на каждой реке проведено четыре комплексные съемки. Отобраны: вода на гидрохимические показатели, грунт для гранулометрического анализа, пробы фито- и зоопланктона, микрофитобентоса, макрозообентоса; оценена плотность поселения личинок миног. В работу включены данные по пробам, собранным в апреле и декабре (р. Черная) и мае (реки Каменка и Серебристая) для оценки гидрохимических показателей и зоопланктона. В р. Черная в декабре проведен дополнительный отбор материала для оценки плотности поселений пескороек.

Активную реакцию среды определяли с помощью рН-метра Hanna HI98127, общую минерализацию – с помощью портативного кондуктометра WTW Cond 3110, концентрацию растворенного органического вещества – методом перманганатной окисляемости (ХПК) (Алекин и др., 1973). Температуру воды оценивали с помощью термометра или встроенного датчика кондуктометра.

Пробы грунта объемом ~ 100 см³ отбирали в 10 повторностях и высушивали для анализа гранулометрического состава, который проводили ситовым методом. Отдельные фракции взвешивали на аналитических весах Ohaus Adventurer Pro (Methods..., 2013). Содержание органического вещества в грунте определяли методом сжигания в муфельной печи при температуре 485°C (Methods..., 2013). Всего отобрано и обработано 120 проб грунта.

Фитопланктон собирали в 20–30 см от поверхности в бутылку объемом 1 л. Пробу фиксировали 4%-ным раствором формальдегида, затем концентрировали осадочным методом до объема 15–60 мл (Киселев, 1969). Для анализа микрофитобентоса отбирали верхние 2–3 см грунта цилиндром площадью 7 см², фиксировали 4%-ным раствором формальдегида, затем разбавляли водой в 10–20 раз. При работе с микрофитобентосом использовали методические рекомендации по изучению фитоперифитона в малых реках (Комулайнен, 2003). Для определения численности, биомассы и таксономического состава планктонных и донных водорослей часть пробы помещали в камеру Нажотта объемом 0.02 мл. Клетки подсчитывали под световыми микроскопами Amplival и Leica с водно-иммерсионным объективом при увеличении $\times 400$. Всего собрано и обработано 24 пробы.

Пробы зоопланктона собирали путем фильтрации 100 л воды через сеть Апштейна с размером ячеек 100 мкм, фиксировали в 4%-ном формалине. Обработку проводили по стандартной методике (Методические..., 1984), подсчет и определение организмов проводили в камере Богорова с помощью бинокля МБС-9 и микроскопа Микромед 1 (Определитель..., 2010). Для учета мелких форм коловраток дополнительно отбирали 1 л воды, который в дальнейшем отстаивали и сгущали для получения пробы осадочного зоопланктона (Телеш, 1986). Всего собрано и обработано 18 проб.

Пробы зообентоса отбирали зубчатым водозлазным дночерпателем площадью захвата $1/20$ м² в трех повторностях, собрано 36 проб. Отобранные пробы промывали через сито с размером ячеек 0.25 мм, фиксировали в 4%-ном формалине. Подсчет, определение и взвешивание животных проводили по стандартным методикам (Методические..., 1984) с помощью бинокля Микромед MC-2-Z00M и аналитических весов OHAUS Discovery. В задачи исследования не входила подробная таксономическая идентификация организмов – подсчет показателей обилия проводили для крупных таксонов (Определитель..., 2016). Качественный состав зообентоса, водных жуков и клопов оценивали визуально и с помощью сети Киналева. Всего собрано и обработано 36 количественных проб.

Плотность поселения пескороек оценивали с помощью зубчатого водолазного дночерпателя с площадью захвата 1/20 м², отбирали дополнительно по 10–20 проб. В реках Серебристая и Каменка распределение личинок миног оценивали только один раз — в июле, в р. Черная — в июне, июле, сентябре и декабре. Для оценки агрегированности поселений использовали индекс структурности $I_w = S^2/M$ и коэффициент вариации $C_v = S/M \times 100\%$, где S^2 — дисперсия выборки, S — стандартное отклонение, M — среднее арифметическое (Максимович, Погребов, 1986).

Статистическую обработку материала проводили с помощью стандартных пакетов статистики Microsoft Office Excel 2010, PAST и Statistica v. 10. Для оценки достоверности влияния факторов использовали тест ANOSIM, для выяснения факторных нагрузок и визуализации результата — метод главных компонент (PCA), к данным применяли трансформацию с помощью извлечения корня четвертой степени.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Гидрохимическая характеристика. Вода в исследованных водотоках в целом имеет низкую минерализацию и слабокислую реакцию. Значения pH в каждой реке могут значительно изменяться. Величина химического потребления кислорода высокая. Максимальные величины отмечены весной, минимальные — в период летней межени (табл. 1). Вода характеризовалась коричнево-бурой окраской, визуальная оценка показала колебания цветности в течение периода наблюдений. Наиболее интенсивное окрашивание отмечено в р. Каменка.

Характеристика грунтов. Исследованные местообитания различались по гранулометрическому составу. На участке р. Черная преобладали фракции <0.25 мм, доля самой мелкой фракции (<0.1 мм) всегда была близка к 50%. В реках Серебристая и Каменка преобладали пески 0.5–0.25 (рис. 1).

Содержание органического вещества в грунте в отдельных пробах было от 0.2 до 15.5%. В среднем за сезон на исследованных участках доля органического вещества колебалась от 1.2 до 3.4%. В реках Серебристая и Каменка изменения были незначительны, в р. Черная максимальные величины отмечены в июне и ноябре (табл. 2).

Характеристика сообществ. Плотность поселения пескороек р. Каменка находилась в пределах 0–80 экз./м² (в среднем за сезон — 8 ± 4.6 экз./м²), в р. Серебристая — 0–280 (55.9 ± 15.3) экз./м², в р. Черная численность личинок была максимальной и колебалась от 0 до 640 (95.2 ± 23.1 экз./м²). Высокие значения в реках Серебристая и Черная достигались за счет сеголетков, которые после

Таблица 1. Основные гидрохимические показатели в местах обитания речной миноги *Lampetra fluviatilis*

Месяц	T	ХПК	pH	G
Р. Каменка				
Май	14.5	28.5	6.9	58
Июнь	11.0	23.4	6.2	200
Июль	18.0	6.2	6.9	565
Сентябрь	12.3	23.1	6.8	332
Ноябрь	4.5	32.3	6.0	97
Р. Серебристая				
Май	6.0	55.1	6.4	55
Июнь	14.0	8.2	6.2	35
Июль	19.0	9.1	6.0	60
Сентябрь	12.2	25.1	5.3	58
Ноябрь	5.0	21.8	6.3	49
Р. Черная				
Апрель	1.0	15.2	8.9	55
Июнь	15.5	16.9	6.7	70
Июль	20.0	9.9	6.1	88
Сентябрь	15.3	12.8	6.7	115
Ноябрь	6.4	19.2	6.5	109
Декабрь	1.0	—*	7.1	116

Примечание. T — температура, °C; ХПК — химическое потребление кислорода, мг O₂/дм³; G — электропроводность, мС; * — пробы не отбирали.

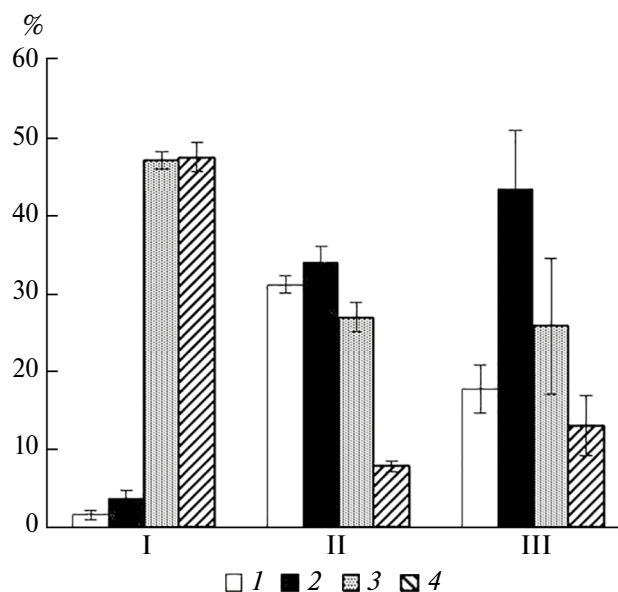


Рис. 1. Средние процентные значения фракционного состава (по массе) грунтов в местообитаниях личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis*. 1 — >0.5 мм, 2 — 0.5–0.26, 3 — 0.5–0.1, 4 — <0.1 мм; I — р. Черная, II — р. Серебристая, III — р. Каменка.

первичного расселения образовывали локальные скопления. Более подробные исследования, проведенные с июня по декабрь на р. Черная, показали, что распределение личинок миног носило явно выраженный неравномерный характер

Таблица 2. Содержание органического вещества в грунте (% сухой массы) в местах обитания речной миноги *Lampetra fluviatilis*

Месяц	Р. Серебристая	Р. Каменка	Р. Черная
Июнь	<u>0.2–3.9</u> 1.9 ± 0.41	<u>0.5–3.9</u> 1.8 ± 0.39	<u>0.7–10.2</u> 3.4 ± 1.1
Июль	<u>0.4–10</u> 1.3 ± 0.59	<u>0.4–4.6</u> 1.4 ± 0.42	<u>0.6–3.8</u> 1.3 ± 0.3
Сентябрь	<u>0.5–2.7</u> 1.2 ± 0.22	<u>0.4–3.7</u> 1.6 ± 0.38	<u>0.7–5.7</u> 1.9 ± 0.5
Ноябрь	<u>0.3–8.2</u> 2.0 ± 0.76	<u>0.3–7.8</u> 2.1 ± 0.76	<u>0.4–15.5</u> 3.2 ± 1.7

Примечание. Над чертой – минимальные и максимальные значения, под чертой – среднее значение и стандартная ошибка.

Таблица 3. Изменения количественных показателей в местообитании личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis* (р. Черная)

Месяц	<i>n</i>	<i>n</i> ₁	<i>n</i> ₂	<i>Iw</i>	<i>C_v</i>	<i>N</i>
Июнь	25	0–15	12	2.5	65.8	<u>0–300</u> 116 ± 15.3
Июль	22	0–32	16.7	9.9	151.9	<u>0–640</u> 86 ± 26.6
Сентябрь	9	0–8	55.6	4.6	161.5	<u>0–160</u> 35 ± 18.9
Ноябрь	3	1–5	0.0	1.3	66.7	<u>20–100</u> 60 ± 23.1
Декабрь	14	0–16	28.6	6.4	121.0	<u>0–300</u> 87 ± 28.1

Примечание. *n* – количество проб; *n*₁ – личинок в пробе; *n*₂ – проб без личинок, %; *C_v* – коэффициент вариации, %; *Iw* – индекс структурности; *N* – численность личинок, экз./м². Над чертой – диапазон значений, под чертой – среднее значение ± стандартная ошибка.

Таблица 4. Структурные характеристики донных сообществ трех модельных участков в 2018 г., включая личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis*

S	F ₁	F ₂
Р. Черная		
<u>9–13</u> 26	Tubificidae n/det; Chironominae larvae <i>Lampetra fluviatilis</i> larvae	Naididae n/det; <i>Pisidium</i> sp.; <i>Dicranota</i> sp.
Р. Каменка		
<u>11–21</u> 34	Chironominae larvae	Tubificidae n/det; <i>Tipula</i> sp.; <i>Sialis sordida</i> ; <i>Lampetra fluviatilis</i> larvae
Р. Серебристая		
<u>9–17</u> 29	Chironominae larvae <i>Lampetra fluviatilis</i> larvae	Tubificidae n/det; <i>Pisidium</i> sp.; <i>Prionocera</i> sp.

Примечание. S – количество таксонов (над чертой – минимальные и максимальные значения, под чертой – общее число встреченных за сезон таксонов); F₁ – встречаемость 100%; F₂ – >50%.

(табл. 3). Индекс структурности за период наблюдения в р. Черная колебался от 1.3 в ноябре до 9.9 в июле (в среднем за сезон – 5.7). Для рек Серебристая и Каменка средний за сезон показатель был 6.1 и 2.5 соответственно. Выявлена высокая степень варьирования числа пескороек в пробе: средние величины *C_v* во всех трех реках превышали 100% (147.4% – в р. Серебристая, 251.6% – в р. Каменка и 113.2% – в р. Черная). В р. Черная заметны значительные колебания этого показателя: минимальные значения (<70%) – в июне и ноябре, максимальные (>150%) – в июле и сентябре (табл. 3).

Кроме личинок миног в исследованных местообитаниях обнаружено 49 таксонов донных беспозвоночных, в отдельных реках в среднем отмечено от 26 до 34 видов, их количество варьировало в разные месяцы (табл. 4). Во всех реках присутствовали личинки комаров сем. Chironomidae (100%-ная встречаемость), в р. Черной во всех пробах были отмечены малощетинковые черви сем. Tubificidae (табл. 4). Среди форм, характеризующихся встречаемостью ≥50%, следует отметить семь таксонов, относящихся к малощетинковым червям, моллюскам, насекомым (Diptera и Megaloptera) (табл. 4).

Основу бентосных сообществ изученных участков составляли личинки насекомых. Наиболее массово встречались Diptera, среди которых, помимо личинок Chironomidae, в значительном количестве проб отмечены Tabanidae, Limoniidae, а также Tipulidae. Поденки Ephemeroptera (преимущественно семейства Caenidae и Ephemeridae) присутствовали в пробах из р. Каменка в течение всего периода исследований, в р. Серебристая найдены только в ноябре. В р. Черная постоянно встречающимися формами были представители рода *Ephemera*. Остальные таксоны насекомых встречались редко, чаще в дополнительных качественных сборах. Также единично зарегистрированы Gastropoda, в основном мелкие формы семейств Bithyniidae и Lymnaeidae. Bivalvia представлены массово встречающимися *Pisidium* sp. В качественных пробах р. Черная обнаружены крупные Unionidae, включая живых жемчужниц *Margaritifera margaritifera* (L., 1758); пресноводные губки (Porifera) и бычки подкаменщики *Cottus gobio* (L., 1758). Здесь массово обитали взрослые насекомые, в основном, водяные клопы сем. Corixidae, *Notonecta* sp., *Nepa* sp. и водяные жуки разных родов.

Показатели обилия всех организмов, обнаруженных в пробах макрозообентоса в разных водотоках, колебались в широких пределах. Численность варьировала в среднем от 313 до 22 509 экз./м², биомасса – 8.04–75 г/м², максимальные и минимальные показатели обилия в разных реках приходились на разные периоды (табл. 5). В июне и

Таблица 5. Численность (N , экз./м²) и биомасса (B , г/м²) зообентоса, включая личинок речной миноги, на исследованных участках рек

Параметр	Июнь	Июль	Сентябрь	Ноябрь
N	<u>1840–4113</u> 2831 ± 672	<u>2580–7060</u> 4360 ± 1373	<u>120–4600</u> 2886 ± 1038	<u>420–2520</u> 1233 ± 651
B	<u>16–111</u> 75.32 ± 29.92	<u>14–83</u> 40.42 ± 21.37	<u>19–66</u> 52.35 ± 11.21	<u>11–30</u> 17.54 ± 6.25
N	<u>260–720</u> 480 ± 133	<u>580–2260</u> 1300 ± 500	<u>240–5567</u> 2022.2 ± 1772	<u>340–66647</u> 22509 ± 22069
B	<u>1–33</u> 11.67 ± 10.6	<u>2–19</u> 8.04 ± 5.26	<u>2–22</u> 11.52 ± 5.8	<u>2–87</u> 35.22 ± 26.46
N	<u>440–460</u> 873.3 ± 304	<u>220–420</u> 313.3 ± 58	<u>620–3960</u> 1940 ± 1026	<u>780–2846</u> 1555.3 ± 650
B	<u>7–86</u> 40.59 ± 23.49	<u>2–4</u> 2.86 ± 0.44	<u>4–57</u> 24.04 ± 16.66	<u>7–21</u> 14.64 ± 3.93

Примечание. Над чертой – min–max, под чертой – среднее значение и стандартная ошибка.

июле численность макрозообентоса в р. Черная была выше, чем в реках Каменка и Серебристая (табл. 5). В сентябре и ноябре статистически значимых различий численности бентоса в трех реках не обнаружено. Двухфакторный тест ANOSIM во всех реках не выявил статистически значимых различий численности бентоса в разные месяцы ($p = 0.3$) при значимом различии по фактору “река” ($p = 0.04$).

В ноябре в р. Черная отмечено снижение общей численности по сравнению с летними месяцами и общей биомассы по сравнению с июнем и сентябрем (рис. 2). В р. Серебристая показатели обилия были ниже лишь в июле. При этом большая ошибка средних величин не позволяет говорить о достоверности этих колебаний.

Вклад отдельных групп макробеспозвоночных в численность и биомассу донных сообществ между реками различался (рис. 3, 4). Основной вклад в показатели обилия зообентоса р. Каменка вносили личинки сем. Chironomidae. В ноябре их средняя численность резко возросла до 22 тыс. экз./м² (97% общей численности донных животных). Основную долю численности и биомассы зообентоса в р. Серебристая создавали личинки Diptera, где кроме личинок сем. Chironomidae массово были представлены крупные *Ptichoptera* sp. (сем. Tipulidae) и личинки сем. Trichoptera.

Численность донных беспозвоночных в р. Черная определяли малощетинковые черви (40–55% общей численности) и личинки сем. Chironomidae (28–35%), максимальный показатель зарегистрирован в июле (1767 ± 1338 экз./м²), минимальный – в ноябре (667 ± 507 экз./м²). Численность личинок насекомых колебалась в пределах 430–1670 экз./м² (30–40% общей численности). Основной вклад в биомассу бентоса р. Черная вносили Oligochaeta (15–50% общей биомассы), к осени наблюдали рост этого показателя.

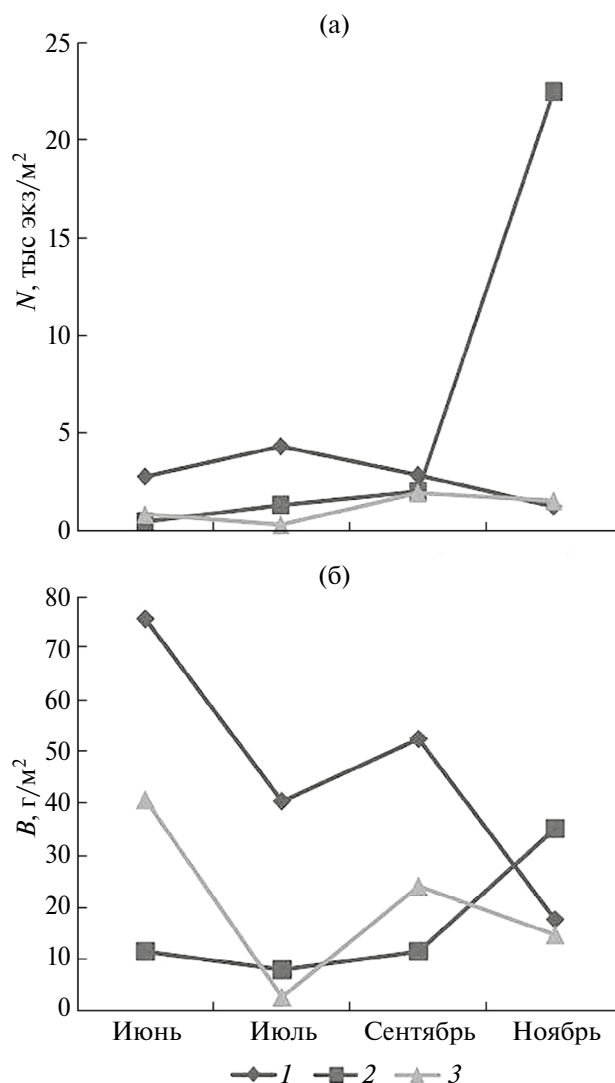


Рис. 2. Динамика средних показателей численности (а) и биомассы (б) бентоса в местах обитания личинок *Lampetra fluviatilis*. 1 – р. Черная, 2 – р. Каменка, 3 – р. Серебристая. Статистические ошибки даны в табл. 5.

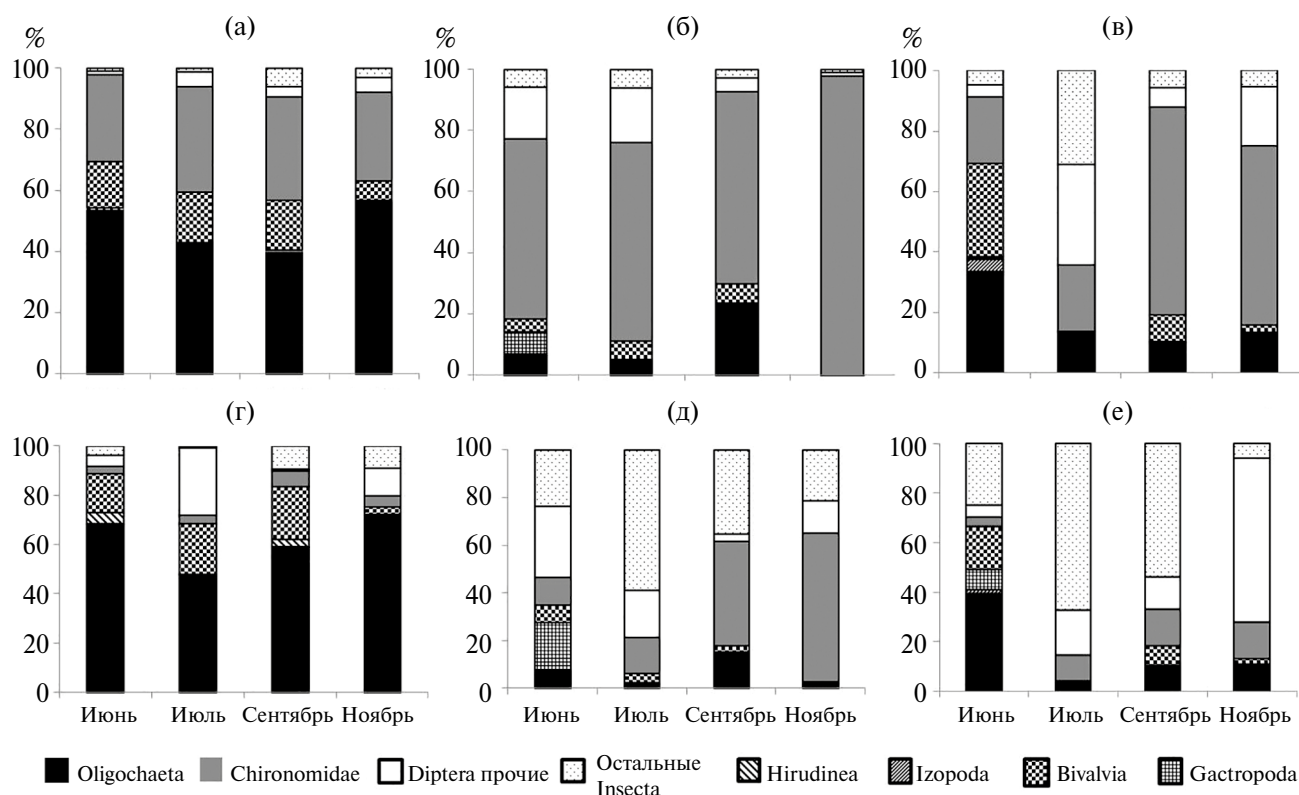


Рис. 3. Доля (%) отдельных таксонов макробеспозвоночных в численности (а) и биомассе (б) без учета личинок *Lampetra fluviatilis* в реках Черная (а, г), Каменка (б, д) и Серебристая (в, е).

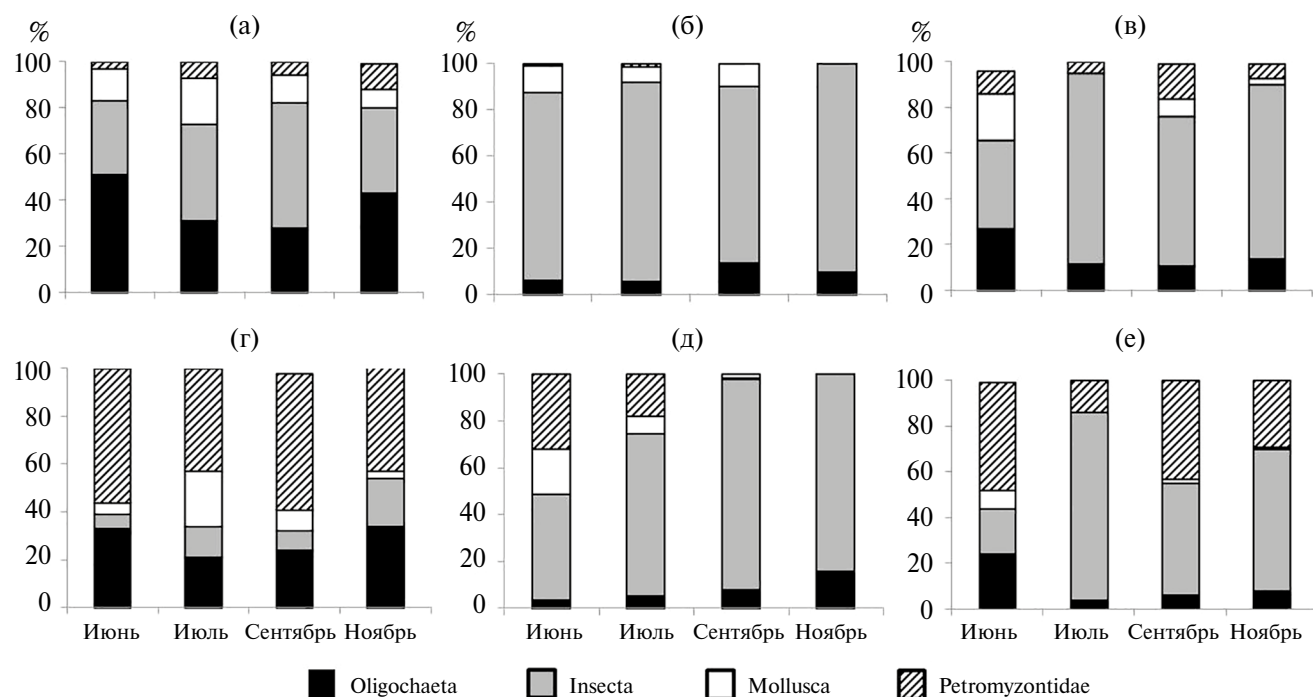


Рис. 4. Доля (%) крупных таксонов в численности (а) и биомассе (б) зообентоса в реках Черная (а, г), Каменка (б, д) и Серебристая (в, е) (места обитания личинок *Lampetra fluviatilis*).

Биомасса олигохет варьировала в пределах 9–16 г/м², но статистически значимые различия в течение периода изучения отсутствовали.

Вклад личинок миног в количественные показатели макрозообентоса исследованных рек различен (рис. 4). В р. Каменка их численность и

биомасса не превышали 7 экз./м² (1% общей численности) и 10.5 г/м² (до 32% общей биомассы). В р. Серебристая средняя численность колебалась от 13 экз./м² (в июле) до 213 экз./м² (в сентябре), биомасса — от 0.34 г/м² (в июле) до 32.5 г/м² (в июне), достигая 15% общей численности и 47% общей биомассы макрозообентоса. В р. Черная численность пескороек колебалась от 60 до 250 экз./м². Максимальная биомасса пескороек отмечена в июне — 59.1 ± 13 г/м², минимальная — в ноябре — 5.3 ± 1 г/м², в июле и сентябре эти показатели были 16.7 ± 3 г/м² и 25.7 ± 4 г/м² соответственно (30–80% общей биомассы) (рис. 4).

Фитопланктон и микрофитобентос. В составе сообществ водорослей исследованных рек отмечены представители семи отделов (табл. 6).

Основу видового богатства составляли диатомовые водоросли (Bacillariophyta), среди которых по численности преобладали *Fragilaria* sp., *Navicula* sp., *Gomphonema* sp., *Nitzschia* sp., *Tabellaria* sp., *Aulacoseira subarctica* (O.F. Müller) E.Y. Haworth 1990, *A. islandica* (O. Müller) Simonsen 1979, *Cyclotella* sp. Наиболее выраженная сезонная смена таксонов была в р. Черной. *Fragilaria* sp., *Navicula* sp. и *Tabellaria* sp. весной имели пики численности, которые в июне сменялись пиком *Aulacoseira subarctica*, в июле массового развития достигали *Cyclotella* sp. и *Tabellaria* sp. Поздней осенью из диатомовых доминировали *Aulacoseira subarctica*, *A. islandica* и *Navicula* sp. Обилие водорослей значительно колебалось (табл. 7). Максимальные показатели во всех реках наблюдали в июне и июле. Наиболее высокий уровень развития фитопланктона зафиксирован в р. Черная. В период массового развития его численность здесь достигала 3.74 млн кл./л (в среднем 1.35 млн кл./л). В реках Серебристая и Каменка средняя численность была 0.33 и 0.12 млн кл./л соответственно, максимальные показатели не превышали 0.52 млн кл./л.

Уровень развития микрофитобентоса (табл. 7) был наиболее высок в р. Серебристая, где средняя за сезон численность достигала 159.7 тыс. кл./см² (максимальная 304.7 тыс. кл./см²), средняя биомасса — 113.9 мкг/см² с максимальным значением 424.5 мкг/см². Высокая численность микрофитобентоса отмечена также в р. Черная (средняя — 102.1 тыс. кл./см², максимальная — 232.5 тыс. кл./см²). Микрофитобентос р. Каменка характеризовался очень низкими показателями: средняя численность была 11.3 тыс. кл./см² при максимальных значениях 23.8 тыс. кл./см², биомасса — 3.86 мкг/см² и 19.23 мкг/см² соответственно.

Зоопланктон. Видовой состав зоопланктона включал широко распространенные виды коловраток и ракообразных. За период наблюдений отмечено 30 таксонов, из них Rotifera (11), Cladocera (11) и Соперода (8). В р. Каменка обнаружено 10 таксонов, из них Rotifera (1), Cladocera

Таблица 6. Число видов фитопланктона и микрофитобентоса на исследованных участках рек

Отдел	Черная	Серебристая	Каменка
Bacillariophyta	40, 42	32, 42	26, 23
Chlorophyta	23, 8	11, 7	7, 2
Cyanoprocariota	12, 7	6, 4	2, 2
Charophyta	5, 5	4, 2	3, 0
Dinoflagellatae	2, 0	0, 0	0, 0
Euglenophyta	2, 2	2, 2	4, 1
Ochrophyta	2, 0	0, 0	2, 0
Всего	86, 64	55, 57	44, 28

Таблица 7. Показатели обилия фитопланктона и микрофитобентоса за период исследования 2018 г. в местах обитания личинок речной миноги *Lampetra fluviatilis*

Фитопланктон		Микрофитобентос	
<i>N</i> , млн кл./л	<i>B</i> , мг/л	<i>N</i> , тыс. кл./см ²	<i>B</i> , мкг/см ²
Р. Черная			
0.02–3.74 1.35 ± 0.56	0.01–2.9 1.0 ± 0.4	37.5–232.5 102.1 ± 44.7	0.20–10.16 4.81 ± 2.31
Р. Серебристая			
0.05–0.51 0.33 ± 0.09	0.09–2.7 0.8 ± 0.5	85.1–304.7 159.7 ± 40.4	0.19–424.53 113.90 ± 78.37
Р. Каменка			
0.004–0.45 0.12 ± 0.08	0.02–1.1 0.3 ± 0.2	1.8–23.8 11.3 ± 4.6	0.0–19.23 3.86 ± 3.84

Примечание. *N* — численность, *B* — биомасса.

(5), Соперода (4), удельное видовое богатство варьировало от 2 до 5. Весной (май) организмы встречались единично, в летние месяцы в период спада воды и замедления течения численность отдельных видов увеличивалась. В июне численность молодежи и взрослых веслоногих ракообразных сем. Cyclopoidae достигала 500 экз./м³, в июле численность ветвистоусых ракообразных (преимущественно *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller, 1776)), была 460 экз./м³. В сентябре она сокращалась до <100 экз./м³, в начале ноября отмечены ветвистоусые ракообразные *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1776) (150 экз./м³). В р. Серебристая идентифицировано семь таксонов — Rotifera (3), Cladocera (3), Соперода (1), число видов в пробе варьировало от 1 до 5. Общая численность зоопланктона не превышала 50 экз./м³, выраженные сезонные изменения не выявлены. В р. Черная зарегистрировано 19 видов планктонных беспозвоночных Rotifera (9), 6 — Cladocera (6), 4 — Соперода (4), удельное видовое богатство изменялось в пределах 5–13. В апреле отмечена высокая численность веслоногих ракообразных старших копепоидитных стадий (до 19 тыс. экз./м³) при единичной представленности прочих. В начале июня наблюдали массовое развитие коловра-

ток *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879), *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851), *K. quadrata* (Müller, 1786), *Polyarthra* sp., численность которых в отдельных пробах достигала 70 тыс. экз./м³, а в осадочных пробах — до 900 тыс. экз./м³. Значительное количественное развитие выявлено у *Conochilus unicornis* Rousselet, 1892 и *Synchaeta* sp., а также у коловраток из отр. Bdelloida. В середине июля 2018 г. единично отмечена молодь ракообразных. Осенью (сентябрь–ноябрь) зоопланктон в реке почти отсутствовал.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Гидрохимические характеристики исследованных участков типичны для поверхностных вод малых водотоков Северо-Запада России (Алекин, 1953; Жадин, 1961) и для предпочитаемых личинками местообитаний (Dawson et al., 2015). Повышенное содержание растворенного органического вещества связано со стоком гуминовых кислот с болот, этот же фактор объясняет высокую цветность. Колебания содержания растворенных органических веществ (табл. 2) связаны с естественными причинами: половодьем, которое обуславливает смыв органических веществ с поверхности почв в реку; низким уровнем воды летом, когда минимальные значения отмечены во всех трех реках.

Слабокислая реакция также характерна для вод региона (Герд, 1946; Григорьев, 1965; Андроникова, 1996), как и возможные колебания показателя pH в течение периода наблюдений (Алекин, 1953). Активная реакция среды в исследованных реках различалась не существенно и была в пределах слабокислой — нейтральной (табл. 1).

Минерализация воды исследованных участков рек низкая, что типично для малых водотоков региона. Самые низкие значения отмечены для р. Серебристая (35–60 µS) (табл. 1). В р. Каменка летом минерализация воды резко возрастала и в июле достигала 565 µS. Вероятно, это обусловлено сильным пересыханием русла и концентрированием химических веществ. В мае минерализация была минимальной (58 µS) и не отличалась от таковой остальных рек.

Колебания основных химических показателей, как и отдельные различия между реками, находятся в диапазоне, подходящем для массового развития пескороек (Dawson et al., 2015).

Фракционный состав грунта (рис. 1) относится к числу наиболее определяющих факторов для пескороек — максимальная плотность поселения личинок миног наблюдается при преобладании в грунте фракции <0.1 мм (Jellyman, 2002; Aronsuu et al., 2015, 2019). Такая ситуация характерна для их местообитания в р. Черная, где обнаружены максимальные количественные показатели пе-

скороек. Присутствие здесь большого количества олигохет, скорее всего, связано со сходным типом питания и образа жизни, а также предпочтением аналогичного с личинками миног типа грунта. При первичном расселении пескоройки выбирают наиболее подходящий тип грунта, который может предоставить им хорошее убежище, кормовые ресурсы и имеет структуру, позволяющую перемещаться внутри местообитания (Hardisty, Potter 1971; Potter 1980; Звездин и др., 2017). С возрастом предпочтения грунтов могут меняться, как и глубина закапывания (Hardisty, Potter, 1971; Звездин и др., 2017). Исследования показали, что по мере роста личинок увеличивается глубина закапывания (Hardisty, Potter, 1971) и меняется предпочитаемый тип субстрата (Beamish, Jebbink, 1996; Almeida, Quintella, 2002; Sugiyama, Goto, 2002; Smith et al., 2011). По данным (Almeida, Quintella, 2002; Sugiyama, Goto, 2002), более крупные личинки предпочитают более грубый и глубокий рыхлый субстрат. В других работах показано, что личинки миног отвергают глинистое дно и грубый неорганический субстрат (Lee, Weise, 1989; Smith et al., 2012; Aronsuu et al., 2015; Звездин и др., 2017; Колотей и др., 2022).

Хотя сезонные колебания содержания органического вещества незначительны, в р. Черная показано его увеличение в июне и ноябре (табл. 2). Это можно объяснить присутствием в июне остатков листового опада с прошлого года и его большого количества в ноябре. В июне листовой опад часто был занесен песком, слоем которого достигал несколько сантиметров.

Преобладающие таксоны водорослей, их соотношение, показатели обилия и сезонная динамика типичны для подобных участков водотоков умеренной зоны (Комулайнен, 1996, 2004; Трифонова и др., 2001). Наиболее хорошо планктонный комплекс водорослей развит в р. Черная, связанной с расположенным выше оз. Гладышевское. Преобладание бентосных форм водорослей в р. Серебристая можно объяснить высокой прозрачностью воды и небольшими (обычно ≤0.5 м) глубинами. В р. Каменка наиболее угнетенное состояние альгокомплекса вызвано тем, что вода темная, берега обрывистые, покрытые густым лесом, который при небольшой ширине реки создает дополнительную тень.

Сообщества зоопланктона на исследованных участках непостоянны и характеризуются сильными колебаниями количественного развития или почти полным его отсутствием на протяжении всего периода наблюдений (р. Серебристая), что согласуется с данными (Крылов, 2005; Богатов, 2017). Большая связь зоопланктона рек с водоемами, расположенными выше по течению (запрудами или озерами, из которых реки берут начало), показана А.В. Крыловым (2005). Именно

дрифтом из оз. Гладышевское, расположенного в 12 км выше точки отбора, можно объяснить периодические всплески численности зоопланктона в р. Черная. Высокая численность планктонных организмов на протяжении нескольких лет отмечена здесь во время весеннего половодья (за счет *Sorperoda*) и начале июня в период весеннего пика развития коловраток (*Rotifera*) (Полякова и др., 2018, 2022), что хорошо согласуется с данными для региона (Киселев, 1980; Андроникова, 1996). При дальнейшем падении уровня воды, в период летней межени, связь с озером ослабевает, однако развитию собственного зоопланктона на участке мешает отсутствие плесов и выраженной рипали с зарослями. Этим объясняются низкие показатели обилия летом и осенью (Киселев, 1969, 1980; Телеш, 1986, 1987; Крылов, 2005; Полякова и др., 2022).

Хотя все отмеченные таксоны зоопланктона массовые и типичны для водоемов Северо-Запада России (Герд, 1946; Григорьев, 1965; Андроникова, 1996), присутствие зоопланктона носит выраженный сезонный характер и в большинстве случаев не имеет существенного значения в биотопах личинок миног. Исключением могут быть некоторые реки или их участки в определенные сезоны, когда планктонные беспозвоночные потребляются другими гидробионтами, в том числе пескоройками, как отмечено для р. Черная (Полякова и др., 2019). При отмирании планктонные организмы служат дополнительным источником органического вещества в придонном слое.

Донные беспозвоночные изученных местообитаний представлены типичными формами плесов и затишных участков рек, описанных в литературе (Лабай, 2007; Богатов, 2017; Барышев, 2023). Поскольку в исследованных личиночных ложах отсутствуют выраженные заросли макрофитов, таксономический состав макрозообентоса не отличается богатством и разнообразием форм. Помимо миног, это обычно представители малошетинковых червей *Oligochaeta* и личинки комаров *Chironomidae*. Донные сообщества плесов отличаются высоким обилием первичноводных животных — олигохет и двустворчатых моллюсков (Барышев, 2023). В кутовом участке Невской губы Финского залива, где при численности 40 экз./м² личинки миног достигали 90% общей биомассы бентоса, кроме них найдены только олигохеты, двустворчатые и брюхоногие моллюски и единичные личинки двукрылых (Полякова и др., 2021). В реках Лососинка и Большая Уя (Карелия) и р. Поронай (Сахалин) в местах, где обнаружены миноги, также преобладали олигохеты и двукрылые сем. *Limoniidae* (Лабай, 2007; Барышев, 2023), отмеченные в наших пробах. Абсолютным доминантом по целому ряду показателей в сообществах рек (Балушкина, 1987), в том числе в местах

обитания пескороек (Колотей и др., 2022), часто выступают личинки *Chironomidae*.

Изменения показателей обилия донных ценозов, в основном, обусловлены особенностями жизненного цикла организмов, характерными для данного региона, не только беспозвоночных, но и миног. В июне численность и особенно биомасса личинок насекомых высокие, поскольку ко второй половине июня они достигают последней стадии развития. Затем начинается их массовый вылет (Corbet, 1964; Голубков, 2000), после чего показатели обилия часто резко падают, и в июле их средние значения снижаются. Для пескороек в целом отмечена высокая степень агрегации — индекс структурности всегда был >1 . Миноги после вылупления и первичного расселения в середине лета могут образовывать отдельные пятна только что осевших личинок, например, в р. Черная в июле в одной из проб отмечены максимальные значения их численности (7060 экз./м²). В р. Серебристая в сентябре присутствие сеголетков обусловило рост биомассы.

Хотя в целом статистически значимых выраженных сезонных колебаний численности зообентоса не выявлено, можно объяснить отдельные моменты. Максимальная численность зообентоса, отмеченная в ноябре в р. Каменка (66 647 экз./м²), связана со скоплением личинок *Chironomidae* в листовом опаде и характеризуется резко выраженной неоднородностью распределения, что обуславливает очень высокую ошибку показателя ($22\,509 \pm 22\,069$ экз./м²). Самое низкое обилие зообентоса в р. Серебристая в июле объясняется массовым вылетом насекомых, в июне, сентябре и ноябре колебания здесь несущественны.

Поскольку обилие основных систематических групп бентоса в исследованных реках различалось, и показаны их статистически значимые различия по составу и численности макрозообентоса ($\text{ANOSIM}, p < 0.05$), что позволяет говорить о разных условиях в исследованных местообитаниях, для визуализации данных был использован метод главных компонент (рис. 5). Максимальные положительные нагрузки по первой компоненте, обусловившие основное расхождение рек по оси абсцисс, имела численность личинок насекомых, в первую очередь *Chironomidae* и других двукрылых. Распределение станций по второй компоненте обусловлено обилием *Oligochaeta* и двустворчатых моллюсков *Sphaeriidae*. Показано, что по численности макрозообентоса наиболее специфичен участок р. Черная, где преобладают *Oligochaeta* и двустворчатые моллюски *Sphaeriidae*. В р. Каменка ведущую роль играют личинки *Chironomidae*, особенно в ноябре, также значительна роль крупных личинок других *Diptera*, ручейников и поденок. Река Серебристая отличалась наиболее выраженными сезонными колебаниями

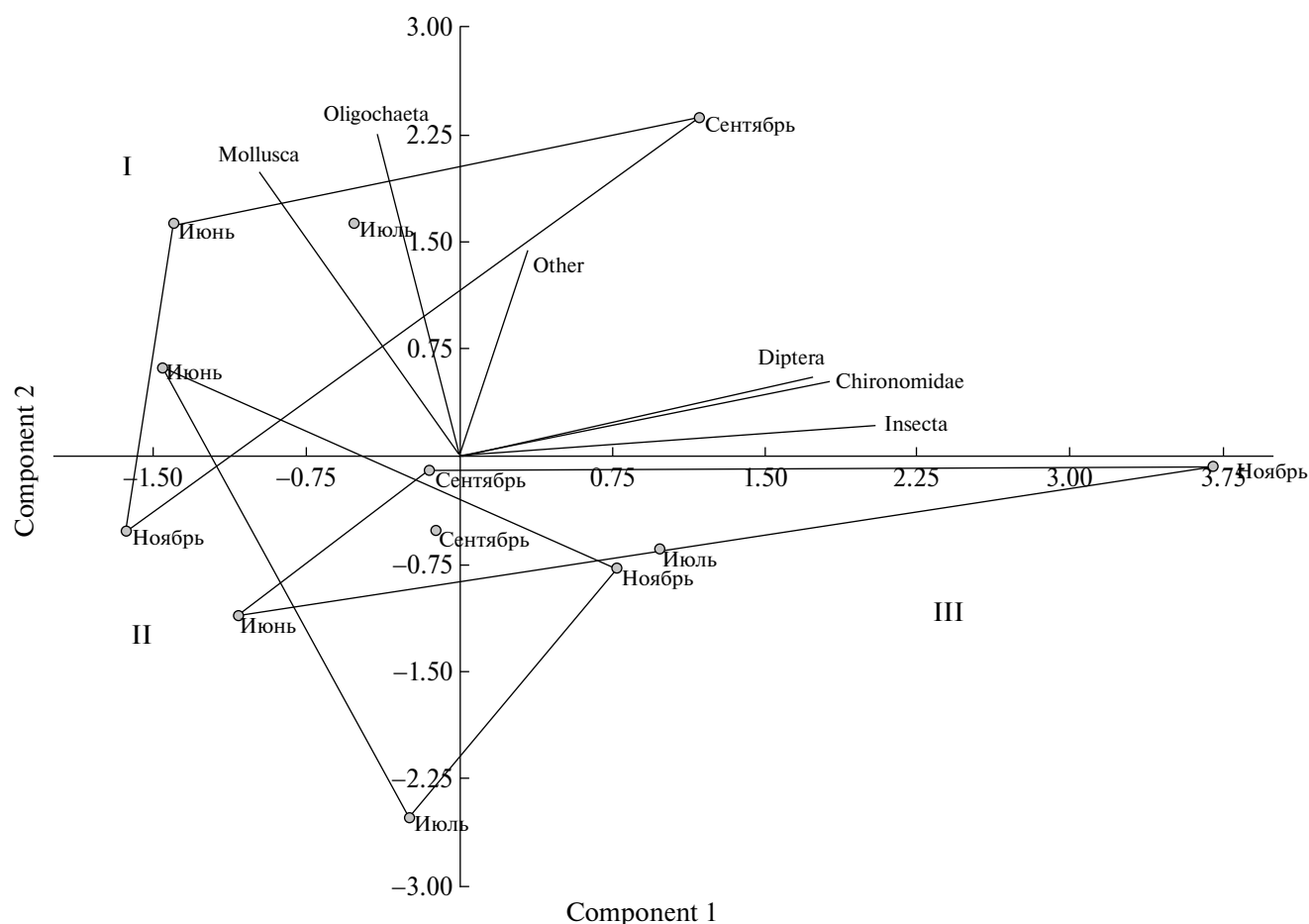


Рис. 5. Распределение исследованных участков рек по численности макрозообентоса в системе главных компонент. I – р. Черная, II – р. Серебристая, III – р. Каменка.

состава зообентоса, но в целом она близка к р. Каменка — за исключением июня, все остальные сезоны характеризуются преобладанием личинок Chironomidae и прочих Diptera, а также отсутствием Oligochaeta. В июне единственный раз в пробах отмечены Oligochaeta, что обусловило ее пересечение с областью точек р. Черная на рис. 5. По нашему мнению, различия состава макрозообентоса тесно связаны с характеристиками грунта. В р. Черная преобладают самые мелкие фракции, отмечены максимальные численности пескороек и малощетинковых червей. В реках Каменка и Серебристая фракционный состав характеризуется преобладанием средних песков (0.5–0.25 мм), здесь численность личинок миог ниже, а доминирующая группа беспозвоночных в бентосе — личинки двукрылых. Аналогичные данные получены в р. Ильжица (Колотей и др., 2022) — преобладающей фракцией были средние пески, доминировали личинки Chironomidae.

Данные по обилию зообентоса во всех исследованных водотоках в целом соответствует таковым по малым рекам разных регионов (Зинченко, Головатюк, 2000; Лабай, 2007; Заика, Молодцов,

2013; Зинченко и др., 2016; Богатов, 2017; Колотей и др., 2022; Барышев, 2023). Разброс в показателях обилия и большие статистические ошибки связаны микромозаичностью участков.

Несоответствие колебаний численности и биомассы пескороек можно объяснить постоянными миграциями этих организмов; одновременно на исследованном участке присутствовали пескоройки всех размерных классов. Миграции пескороек разных возрастов происходят во все сезоны (Zvezdin et al., 2022). В середине июля отмечено появление сеголетков, которые и обусловили резкое колебание численности (в одной из проб она достигала 540 экз./м², при этом в двух других пробах сеголетки отсутствовали). Смена возрастного состава пескороек определила резко выраженные колебания биомассы при не столь значительных колебаниях численности. Доля пескороек в общей биомассе зообентоса р. Черная была 30–80% и снижалась от июня к ноябрю за счет смены размерных групп на исследованном участке. Доля олигохет (15–50%), наоборот, повышалась в указанный период, возможно, из-за повышения доли органического вещества в грунте осенью.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Типичные местообитания миног, с одной стороны, имеют общие черты, с другой — могут различаться по своим биотическим и абиотическим параметрам. На грунтах с преобладанием мелких песков плотность поселения личинок выше, чем на грунтах со средними и крупными песками. Население изученных местообитаний пескороек можно разделить на две основных группы: постоянная компонента — организмы, которые присутствуют в данном биотопе на протяжении всего весенне-осеннего периода, в первую очередь, это донные беспозвоночные и сами пескоройки; переменная компонента — организмы зоопланктона с волновым появлением, а также водоросли с выраженной сезонной динамикой. Несмотря на непостоянное присутствие, они могут играть важную роль в отдельные периоды, в первую очередь, как пищевые компоненты для личинок пескороек.

Преобладающими по численности и биомассе таксонами беспозвоночных, определяющими “ядро” сообществ, являются либо *Oligochaeta* (часто им сопутствуют мелкие *Bivalvia*), либо (на более крупных песках) личинки *Chironomidae* и другие *Diptera*.

Однотипность местообитаний в малых реках и наличие большого количества подходящих для личинок миног участков, может быть причиной их широкого распространения в реках Северо-Запада России, в частности, в Ленинградской обл. Поскольку зоопланктон в таких реках в целом характеризуется низким количественным развитием, бентосные сообщества принимают на себя ведущую роль в трансформации веществ и энергии, и значимость личинок миног становится очевидной, что обусловлено их высокой биомассой. Пескоройки из-за доминирующей роли в образовании биомассы могут определять структуру и трофические связи в донных ценозах. Они должны учитываться при анализе донных сообществ. Их точный количественный учет вследствие неравномерности распределения и активного избегания орудий лова должен проводиться с использованием пробоотборников с большой площадью захвата и большим числом повторностей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны А.В. Герасимовой, [Т.С. Ивановой] (Санкт-Петербургский государственный университет) за постоянные консультации, советы и помощь в обработке и интерпретации данных, Р.М. Гогореву (Ботанический институт РАН) за помощь в обработке проб фитопланктона и фитобентоса.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, гранты 19-14-00015-П и 24-14-00111.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алекин О.А., Семенов А.Д., Скопинцев Б.А. 1973. Руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометеиздат.
- Алекин О.А. 1953. Основы гидрохимии. Л.: Гидрометеиздат.
- Андриконова И.Н. 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб.: Наука.
- Балушкина Е.В. 1987. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. Л.: Наука.
- Барышев И.А. 2022. Особенности состава, обилия и трофической структуры сообществ макрозообентоса в реках сельговых ландшафтов северного побережья Онежского озера // Биология внутр. вод. № 5. С. 533.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222050035>
- Барышев И.А. 2023. Макрозообентос рек Восточной Финноскандии. Петрозаводск: Изд-во Карельск. науч. центра РАН.
- Богатов В.В., Федоровский А.С. 2017. Основы речной гидрологии и гидробиологии. Владивосток: Дальнаука.
- Герд С.В. 1946. Планктические комплексы больших озер Карелии и вопрос о летних миграциях ряпушки // Уч. зап. Карело-Финского ун-та. Т. 1. С. 305.
- Григорьев С.В. 1965. Озера и реки Карелии и их особенности // Фауна озер Карелии. М.; Л.: Наука.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). Москва: Изд-во ВНИРО.
- Голубков С. М. 2000. Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 284. С. 294.
- Жадин В.И., Герд С.В. 1961. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора. М.: Учпедгиз.
- Заика В.В., Молодцов В.В. 2013. Распределение реофильного бентоса в горных реках Тувы с субэральными дельтами // Сиб. экол. журн. Т. 20. № 3. С. 361.
<https://doi.org/10.7868/S032096521702019X>
- Звездин А.О., Павлов Д.С., Кучерявый А.В., Цимбалов И.А. 2017. Экспериментальное изучение миграционного поведения речной миноги *Lampetra fluviatilis* (L.) в период первичного расселения молоди // Биология внутр. вод. № 2. С. 94.
<https://doi.org/10.7868/S032096521702019X>
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В. 2000. Изменение состояния бентоса малых рек бассейна Средней Волги // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 2. № 2. С. 257.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Абросимова Э.В., Промахова Е.В. 2016. Применение биотических идентификаторов для оценки качества поверхностных вод (на примере малых рек бассейна нижней Волги) // Астрахан. вестн. экол. образования. № 3(37). С. 61.

- Киселев И.А. 1969. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Вводные и общие вопросы планктологии. Л.: Наука.
- Киселев И.А. 1980. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 2. Распределение, сезонная динамика, питание и значение. Л.: Наука.
- Колотей А.В., Полякова Н.В., Кучерявый А.В. и др. 2022. Распределение пескороек *Eudontomyzon* sp. (Petromyzontiformes, Petromyzontidae) и разнообразие их местообитаний в малой равнинной реке бассейна Балтийского моря // Биология внутр. вод. № 6. С. 803.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222060109>
- Комулайнен С.Ф. 1996. Перифитон Ленинградской, Мурманской областей и Республики Карелия. Оперативно-информационные материалы. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Комулайнен С.Ф. 2003. Методические рекомендации по изучению фитоперифитона в малых реках. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Комулайнен С.Ф. 2004. Экология фитоперифитона малых рек восточной Фенноскандии. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Комулайнен С.Ф. 2005. Водоросли в озерно-речных системах восточной Фенноскандии. Биогеография Карелии // Тр. Карельск. науч. центра РАН. Вып. 7. С. 78.
- Комулайнен С.Ф., Чекрыжева Т.А., Вислянская И.Г. 2006. Альгофлора озер и рек Карелии. Таксономический состав и экология. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Крылов А.В. 2005. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука.
- Крылов А.В. 2006. Гидробиология малых рек. Рыбинск: Дом печати.
- Лабай В.С. 2007. Распределение бентоса в нижней ритрали р. Пороной под воздействием некоторых абиотических факторов среды // Тр. СахНИИРО. Т. 9. С. 184.
- Лабай В.С., Корнеев Е.С., Абрамова Е.В. и др. 2022. Макробентос эстуария типичной “лососевой” реки острова Сахалин (на примере р. Мануй) // Изв. ТИНРО. Вып. 202(3). С. 640.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2022-202-640-660>
- Максимович Н.В., Погребов В.Б. 1986. Анализ количественных гидробиологических материалов. Л.: ЛГУ. С. 97.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоемах. Зообентос и его продукция. 1984. Л.: Изд-во ГосНИОРХ.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах: Зоопланктон и его продукция. 1984. Л.: ГосНИОРХ.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2010. Т. 1. Зоопланктон. М.: КМК.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2016. Т. 2. Зообентос. М.: КМК.
- Полякова Н.В., Кучерявый А.В., Звездин А.О. 2018. Сезонные изменения в составе зоопланктона рек Черная, Серебристая и Каменка (Ленинградская обл.): Матер. III междунар. конф. “Актуальные проблемы планктологии”. Калининград: Атлант-НИРО С. 171.
- Полякова Н.В., Кучерявый А.В., Павлов Д.С., Цимбалов И.А. 2019. Особенности питания пескороек речной миноги *Lampetra fluviatilis* из реки Черная (бассейн Балтийского моря) // Вопр. ихтиологии. Вып. 59(2). С. 186.
<https://doi.org/10.1134/S0042875219020206>
- Полякова Н.В., Кучерявый А.В., Мовчан Е.А. 2021. Речная минога *Lampetra fluviatilis* (L., 1758) (Petromyzontidae) как компонент донных ценозов Невской губы // Трансформация экосистем. Т. 4. № 2(12). С. 111.
<https://doi.org/10.23859/estr-201216>
- Полякова Н.В., Кучерявый А.В., Звездин А.О., Колотей А.В. 2022. Зоопланктон малых рек Ленинградской области // Актуальные проблемы планктологии. IV Всерос. конф. с междунар. участием. Калининград: ФГБОУ ВО “КГТУ”. С. 160.
- Телеш И.В. 1986. Сравнительная эффективность методов количественного учета планктонных коловраток // Гидробиол. журн. Т. 22. № 4. С. 99.
- Телеш И.В., Павельева Е.Б., Чернова Г.Б. 1987. Современные представления о формировании потамопланктона // Морской и пресноводный планктон. Тр. ЗИН АН СССР. Т. 172. С. 154.
- Телеш И.В. 1986. Трансформация озерного зоопланктона в реках // ДАН СССР. Т. 291. № 2. С. 495.
- Трифонов И.С., Афанасьева А.Л., Павлова О.А. 2001. Видовой состав и биомасса фитопланктона притоков Ладожского озера и реки Невы // Бот. журн. Т. 35. С. 34.
- Almeida P.R., Quintella B.R. 2002. Larval habitat of the sea lamprey (*Petromyzon marinus* L.) in the river Mondego (Portugal) // Conservation of freshwater fishes: options for the future. Oxford: Fishing News Books. P. 121.
- Aronsuu K., Marjomäki T.J., Tuohino J. et al. 2015. Migratory behaviour and holding habitats of adult river lampreys (*Lampetra fluviatilis*) in two Finnish rivers // Boreal Environ. Res. V. 20. P. 120.
- Aronsuu K., Vikström R., Marjomäki T.J. et al. 2019. Rehabilitation of two northern river lamprey (*Lampetra fluviatilis*) populations impacted by various anthropogenic pressures: lessons learnt in the past three decades // Proceedings of the department of biological and environmental science. University of Jyväskylä. V. 2.
- Beamish F.W.H., Lowartz S. 1996. Larval habitat of American brook lamprey // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 53. P. 693.
<https://doi.org/10.1139/f95-232>
- Corbet P.S. 1964. Temporal patterns of emergence in aquatic insects // The Canadian Entomologist. V. 96. № 1–2. P. 264.

- Dawson H.A., Quintella G.R., Almeida R.R. et al. 2015. The ecology of larval and metamorphosing lampreys // *Lampreys: Biology, conservation, and control*. V. 1. N.Y.: Springer. P. 75.
- Hardisty M.W., Potter I.C. 1971. The behavior, ecology and growth of larval lampreys // *The biology of lampreys*. V. 1. L.: Acad. Press. P. 85.
- Jellyman D.H., Glova G.J. 2002. Habitat use by juvenile lampreys (*Geotria australis*) in a large New Zealand River // *New Zealand J. Mar. Freshwater Res.* 36. P. 503.
- Lee D.S., Weise J.G. 1989. Habitat selection of lentic larval lampreys: Preliminary analysis based on research with a manned submersible // *J. Great. Lakes Res.* V. 15. № 1. P. 156.
[https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(89\)71470-2](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(89)71470-2)
- Methods for the study of marine benthos. 2013. John Wiley & Sons, Ltd.
- Nazarov D.Yu., Kucheryavyy A.A., Pavlov D.S. 2016. Distribution and habitat types of the lamprey larvae in rivers across Eurasia // *Jawless Fishes of the World*. V. 1. Cambridge: Cambridge Scholars Publ. P. 280.
- Orlov A.M., Barkhalov R.M., Rabazanov N.I. et al., 2022. Caspian Lamprey *Caspiomyzon wagneri* (Petromyzontidae): A Review of Historical and Modern Data // *J. Ichthyol.* V. 62. P. 1245.
<https://doi.org/10.1134/S0032945222040166>
- Potter I.C. 1980. Ecology of larval and metamorphosing lampreys // *Can. J. Fish Aquat. Sci.* V. 37. № 11. P. 1641.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1973.tb04562.x>
- Quinn G.P., Keough M.J. 2002. Experimental design and data analysis for biologists // *Ecology and Conservation*. N.Y.: Cambridge Univ. Press
- Shirakawa H., Yanai S., Goto A. 2013. Lamprey larvae as ecosystem engineers: physical and geochemical impact on the streambed by their burrowing behavior // *Hydrobiologia*. V. 701. P. 313.
<https://doi.org/10.1007/s10750-012-1293-8>
- Smith D.M., Welsh S.A., Turk P.J. 2011. Selection and preference of benthic habitat by small and large ammocoetes of the least brook lamprey (*Lampetra aepyptera*) // *Environ. Biol. Fish.* V. 91. P. 421.
<https://doi.org/10.1007/s10641-011-9800-8>
- Smith D.M., Welsh S.A., Turk P.J. 2012. Available benthic habitat type may influence predation risk in larval lampreys // *Ecol. Freshwater Fish.* V. 21. P. 160.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2011.00532.x>
- Sugiyama H., Goto A. 2002. Habitat selection by larvae of a fluvial lamprey, *Lethenteron reissneri*, in a small stream and an experimental aquarium // *Ichthyol. Res.* V. 49. P. 62.
<https://doi.org/10.1007/s102280200006>
- Zvezdin A.O., Kucheryavyy A.V., Pavlov D.S. 2022. The Place and role of downstream migration of ammocoetes in the life cycle of the European river lamprey *Lampetra fluviatilis* (Petromyzontidae) // *J. Ichthyol.* V. 62. № 7. P. 1269.
<https://doi.org/10.1134/s0032945222060352>

Characteristics of Typical Habitats of the River Lamprey *Lampetra fluviatilis* Larvae (Petromyzontidae)

N. V. Polyakova^{1,*}, A. V. Kucheryavyy¹, A. S. Genelt-Yanovskaya²,
M. I. Yurchak³, A. O. Zvezdin¹, D. S. Pavlov¹

¹A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

²Department of Earth and Environmental Sciences, University of Exeter, Penryn Campus, Penryn, Cornwall, TR10 9FE, UK

³Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia

*e-mail: nvpnaty@yandex.ru

The paper describes typical habitats of the European river lamprey (*Lampetra fluviatilis* (L., 1758)) larvae in the rivers of the Leningrad Region. The density of ammocoetes, abiotic components of biotopes, as well as the structure of benthic and planktonic algae communities, zooplankton, and macrozoobenthos were estimated. It has been shown that the preferred soils for larvae are sands <0.25 mm. Oligochaeta and Chironomidae larvae reached high levels of quantitative development together with ammocoetes. Algae and zooplankton communities were not decisive for lamprey larvae and have expressed seasonal patterns with peaks of abundance in the spring. The part of lamprey larvae in the abundance of benthic coenoses can reach significant values — the part in the total biomass of macrozoobenthos was 30–80%.

Keywords: small rivers, biotope structure, communities of aquatic organisms, ammocoetes, zoobenthos, plankton