

УДК 595.182+234.85

МАТЕРИАЛЫ ПО ФАУНЕ И ЭКОЛОГИИ КОЛОВРАТОК УРАЛА. СЕМЕЙСТВО BRACHIONIDAE (ROTIFERA, EUROTATORIA, PLOIMA). РОД *KERATELLA*

© 2019 г. А. Г. Рогозин*

Ильменский государственный заповедник УрО РАН, Челябинская обл.,
Миасс 456317, Россия

*e-mail: rogozin57@gmail.com

Поступила в редакцию 26.09.2018 г.

После доработки 04.11.2018 г.

Принята к публикации 18.12.2018 г.

Обобщен материал по распространению на Урале коловраток рода *Keratella* (Rotifera) из семейства Brachionidae на основе исследований автора и анализа литературных источников. Указаны места находок, приведены данные по морфологии, биологии, количественному развитию и индикаторным свойствам видов в водоемах Урала.

Ключевые слова: Rotifera, Eurotatoria, Ploima, Brachionidae, коловратки, Урал, фауна, распространение, биология видов

DOI: 10.1134/S0044513419070110

Настоящая работа — продолжение обобщения материала по коловраткам семейства Brachionidae на Урале. В предыдущей работе (Рогозин, 2018) были рассмотрены рода *Anuraeopsis*, *Brachionus*, *Notholca* на основе исследований автора и анализа литературных источников. Основные сведения о коловратках содержатся в работах гидробиологов, посвященных рыбохозяйственным проблемам. Сведения по биологии отдельных видов и об их индикаторных свойствах рассеяны в многочисленных, нередко малодоступных публикациях. Мы продолжаем сведение в единое целое накопленных за столетие данных по фауне и экологии коловраток Урала на основе материалов, опубликованных в период с 1910 г. по настоящее время, а также собственных данных автора, полученных на водоемах Южного Урала и Зауралья.

По тем видам, по которым у нас было достаточно данных для расчетов, приведены индивидуальные индикаторные свойства, характеризующие особенности биологии видов по отношению к температуре воды (Рогозин и др., 2015), сапробности и трофическому типу водоема (Рогозин, 2018а). Полученные на местном материале, они наилучшим образом характеризуют биологию видов именно в местных географических условиях. Индивидуальные термо- и трофоиндексы видов, приведенные в вышеуказанных работах автора, указаны в скобках. В случае отсутствия подобных сведений использованы литературные данные,

применимость которых в здешних условиях, конечно, ограничена.

Род *Keratella* Bory de St. Vincent 1822 включает около 60 видов, многие из которых встречаются повсеместно и играют важную роль в планктоне. На Урале обнаружено 10 видов *Keratella*.

Keratella cochlearis (Gosse 1851)

Самый известный и широко распространенный в регионе вид, встречающийся в планктоне практически всех исследованных водоемов (рис. 1). Первое обнаружение — в южноуральском оз. Тургояк (Щелкановцев, 1903). В дальнейшем — многочисленные находки во всех изученных гидробиологами озерах восточных предгорий Южного Урала (Драбкова, Сорокин, 1979; Масленникова, 1941; Подлесный, Троицкая, 1941; Рогозин, 2006, 2009а, б; Фурман, Тиебо, 1910 и др.), в мелких водоемах западных предгорий (Рогозин, 2007), в лесостепных и степных, в том числе солоноватых озерах (Ковалькова и др., 1975; Козлова, 1966; Макарецва, 1978; Подлесный, Троицкая, 1941 и др.), водохранилищах на р. Миасс (Козлова, Шилкова, 1966; Огородникова, 1977 и др.), в р. Урал у Оренбурга (Муравейский, 1923). На Среднем Урале *K. cochlearis* известен из окрестностей Екатеринбурга (Балабанова, 1949), из р. Камы, ее притоков и озер в ее бассейне (Керенцева и др., 1946; Опарина, 1923; Таусон, 1936, 1946, 1947 и др.), на Полярном Урале — в различных водое-

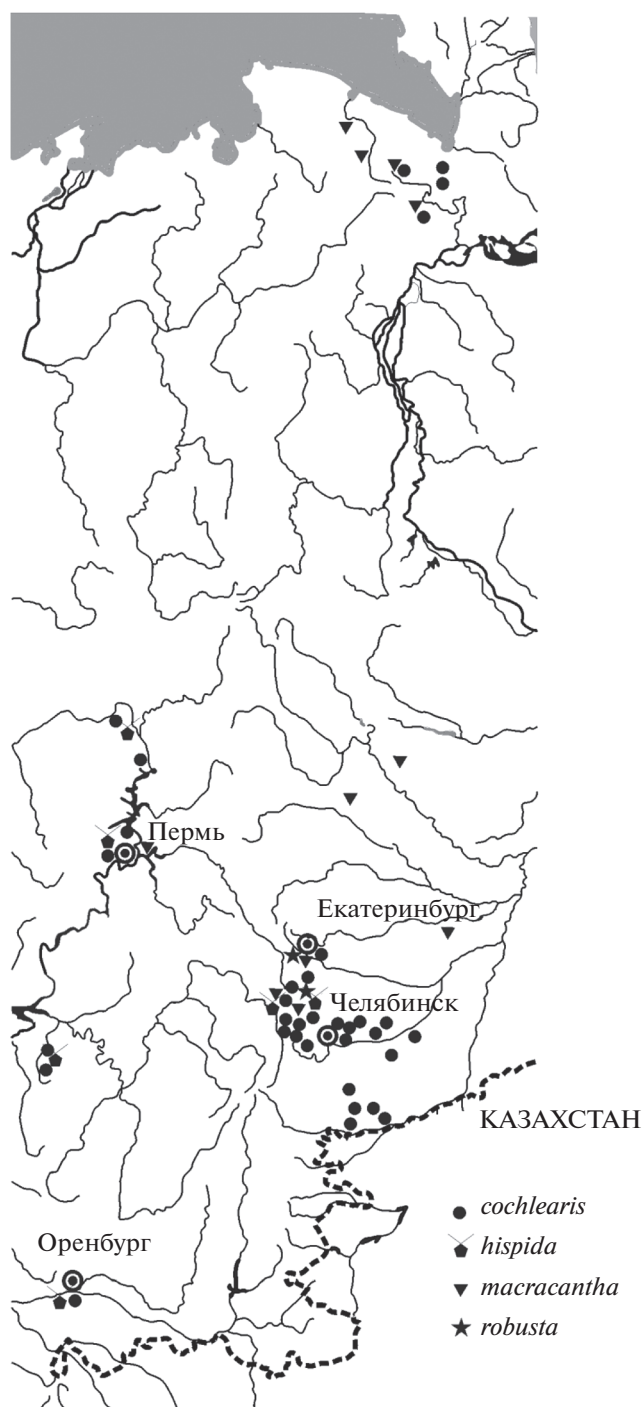


Рис. 1. Карта-схема распространения на Урале форм вида *Keratella cochlearis* (Gosse 1851).

мах восточного макросклона Уральских гор (Богданов и др., 2004).

На Урале обитает несколько форм вида (рис. 2), помимо типичной формы *cochlearis*, это *hispida* (Lauterborn 1898), *macracantha* (Lauterborn 1898) и *robusta* (Lauterborn 1900), а также подвид *K. c. nordica* Kutikova 1978 (некоторые исследователи (No-

grady, 1980) предлагали повысить его статус до вида). Приведенные выше сведения по распространению относятся к типичной форме, остальные формы встречаются реже. Следует учитывать, что многие гидробиологи-практики при массовой обработке проб не различают и ранее не различали формы *K. cochlearis* либо, имея дело с типичной формой, специально это не указывали, тем более что разные формы часто встречаются вместе или сменяют друг друга в годовом цикле. Обобщая данные по более чем 500 пробам зоопланктона, собранным на разнотипных озерах Южного Урала, мы установили соотношение частоты встреч четырех форм *K. cochlearis* в тех случаях, когда они обнаруживались в одном водоеме: *cochlearis* : *hispida* : *macracantha* : *robusta* = 11 : 5 : 4 : 1. Таким образом, как минимум в половине всех находжений *K. cochlearis* исследователь имел дело с типичной формой (рис. 2a). Это позволяет с определенной долей вероятности ориентироваться в тех случаях, когда в публикациях не указывается конкретная форма *K. cochlearis*. Вариативность размеров типичной формы: длина панциря 145–198, ширина 55–89 мкм, длина передних срединных шипов 22–30, промежуточных 8–15, боковых 12–24 мкм, длина заднего шипа 15–59 мкм.

Форма *hispida* (рис. 2b) согласно опубликованным данным отмечена в р. Урал (Муравейский, 1923), предгорных озерах восточного склона Ильменского хребта на Южном Урале Б. Ишкуль, Тургойк, Увильды (Макарцева, 1978; Рогозин, 2009a), в водоемах западного макросклона Южного Урала (Рогозин, 2007), в р. Кама, ее притоках и прибрежных озерах (Керенцева и др., 1946; Красновская, 1949; Таусон, 1934, 1946, 1947). Согласно неопубликованным материалам Таусон, хранящимся в архиве Ильменского государственного заповедника (г. Миасс Челябинской обл.), а также согласно нашим данным, форма *hispida* встречается практически во всех исследованных озерах. Размеры: длина панциря 112–180, ширина 60–72 мкм, длина передних срединных шипов 13–20, промежуточных 8–12, боковых 8–14 мкм, длина заднего шипа 10–20 мкм.

Форма *macracantha* (рис. 2c) на Южном Урале обнаружена в предгорных озерах Ильменского хребта Большое Миассово (Рогозин, 2000), Тургойк (Рогозин, 1995), Увильды (Рогозин, 2009a), а по неопубликованным материалам Таусон, хранящимся в архиве Ильменского гос. заповедника (г. Миасс Челябинской обл.), и в остальных озерах Ильменской группы. На Среднем Урале найдена в озерах Дикое (бассейн р. Тавда — Таусон, 1935), Нижнеосинское, Русское, Синтур, Якутино (бассейн р. Сосьва — Таусон, 1936), Шарташ (окрестности Екатеринбурга — Балабанова, 1949), Источное (окрестности Перми — Опарина, 1923), в р. Кама (Таусон, 1946). Встречена также в различных реках и озерах Полярного Урала (Богда-



Рис. 2. Формы вида *Keratella cochlearis* (Gosse 1851) из водоемов Урала: *a* — *K. cochlearis* f. *cochlearis* (Gosse 1851) из оз. Большое Миассово, *b* — *K. cochlearis* f. *hispida* (Lauterborn 1898) из оз. Большое Ишкуль, *c* — *K. cochlearis* f. *macracantha* (Lauterborn 1898) из оз. Тургояк, *d* — *K. cochlearis* f. *robusta* (Lauterborn 1900) из оз. Большой Кисегач.

нова, 2003; Богданов и др., 2004, 2005). Размеры: длина панциря 218–276, ширина 77–90 мкм, длина передних срединных шипов 33–38, промежуточных 16–19, боковых 22–26 мкм, длина заднего шипа 108–165 мкм.

Форма *robusta* (рис. 2*d*) встречается редко, обнаружена в нескольких озерах восточных предгорий Южного Урала (Рогозин, 2004, 2009), а также в оз. Шарташ в Екатеринбурге (Балабанова, 1949). Размеры: длина панциря 182–188, ширина 62–77 мкм, длина передних срединных шипов 30–35, промежуточных 12–22, боковых 14–20 мкм, длина заднего шипа 60–73 мкм.

Вопрос о морфологической изменчивости *K. cochlearis* дискутируется давно (обзор см. Кутикова, 1970). Большинство современных исследо-

ваний показывает, что формы *K. cochlearis* генетически не детерминированы (по крайней мере, выявленные генетические различия мало соответствуют морфологическим — Cieplinski et al., 2017). Они представляют собой морфы — популяционные приспособления к пространственно-временным неоднородностям трофических и термических условий водной среды (Galkovskaja, Mitjanina, 1989; Hillbricht-Ilkowska, 1983 и др.). Кроме того, и размеры панциря у *K. cochlearis* определяются условиями среды обитания, отрицательно коррелируя с концентрацией пищи и температурой воды (Diéguez et al., 1998). Действительно, согласно нашим данным, форма *cochlearis* приурочена преимущественно к теплым эвтрофным водам, *hispida* к еще более теплым, но менее

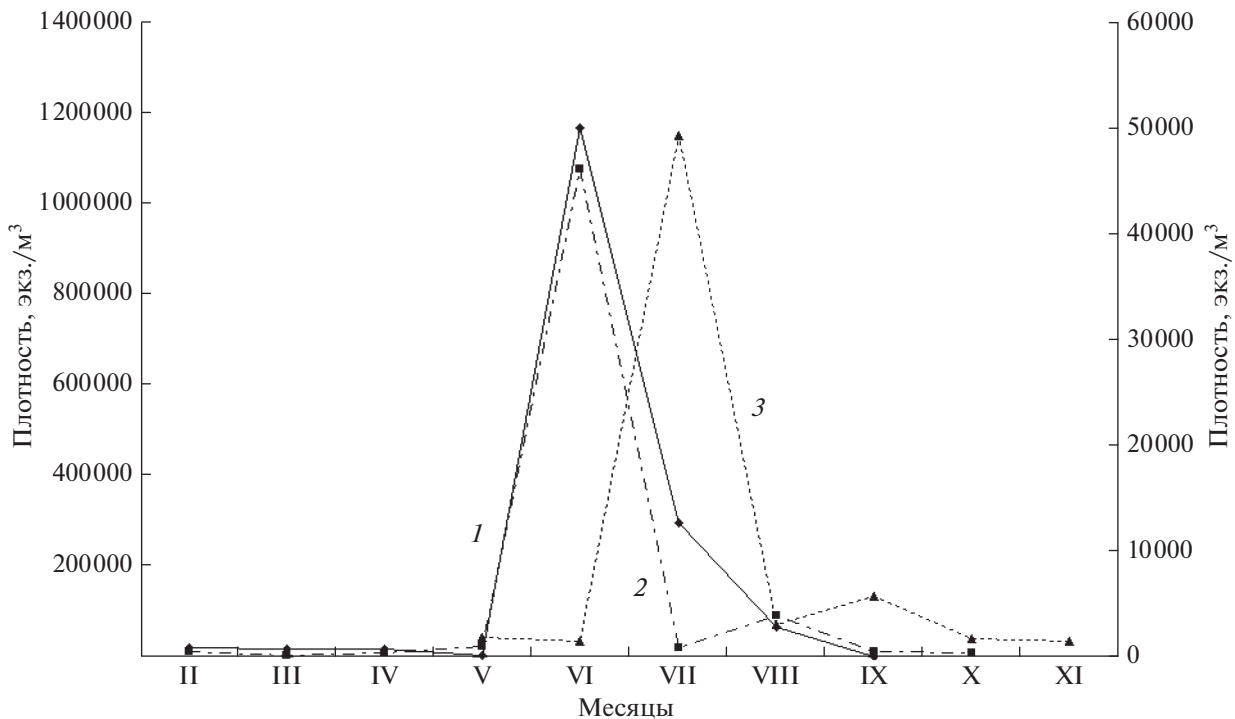


Рис. 3. Сезонная динамика численности *Keratella cochlearis* в озерах Южного Урала Табанкуль (1), Большой Кисегач (2), Тургой (3). Левая ось — плотность в оз. Табанкуль, правая ось — плотность в озерах Большой Кисегач и Тургой.

эвтрофированным, *macracantha* к холодным олиготрофным, *robusta* к наиболее холодным, но умеренно эвтрофированным.

Keratella cochlearis nordica известна только на Полярном Урале в мелких водоемах восточного макросклона, в бассейне Нижней Оби в озерах Ингилор, Большое и Малое Щучье (Богданов и др., 2004, 2005).

Keratella cochlearis — самый распространенный и многочисленный вид коловраток в планктоне уральских водоемов. Встречаемость вида по всему массиву наших данных достигает 70%, средняя плотность популяции 80,8 тыс. экз./м³. Наибольшая отмеченная нами численность — свыше 1,1 млн экз./м³ (в июне 2006 г. в политрофном оз. Табанкуль в окрестностях г. Чебаркуль на Южном Урале). В большинстве гидробиологических работ, выполненных на Урале и упоминающих *K. cochlearis*, этот вид указывается как руководящий в зоопланктоне, составляющий основу численности коловраток и нередко имеющий 100% встречаемость (Грезе, Карпова, 1941; Любимова, 1981; Ковалькова и др., 1975; Макарецца, 1978 и др.).

Сезонная динамика керателлы в изученных водоемах характеризуется, как правило, единственным, ярко выраженным пиком численности, приходящимся на весну, начало или середину лета (июнь—июль) в водоемах разного типа и

трофического статуса (рис. 3). В ряде случаев наблюдается зимне-ранневесенний пик, еще подолдом (февраль—март). Так, в оз. Кундравинском (южноуральская лесостепь) в конце зимы *K. cochlearis* достигала максимума численности 55,2 тыс. экз./м³, в то время как летом и осенью — менее 1 тыс. экз./м³ (Козлова, 1966). Мы наблюдали пик численности керателлы в марте 2015 г. (133 тыс. экз./м³ в оз. Большое Миассово, восточные предгорья Ильменского хребта).

Согласно другим исследованиям для *K. cochlearis* могут быть характерны два пика численности — большой весенний и летне-осенний, вдвое меньше весеннего, а также несколько мелких пиков (Devetter, 1998). Как было упомянуто выше, *K. cochlearis* — потребитель бактериопланктона, нанофлагеллят, детрита и более сильный конкурент за эти ресурсы, чем другие коловратки (Kirk, 2002). Ясно, что весной вспышка численности керателлы определяется обилием пищи: в этот период воды обогащены органическим веществом и наблюдается массовое развитие и последующее отмирание планктонных водорослей. Дальнейший спад объясняется действием ряда причин. В некоторых озерах керателла активно потребляется хищными коловратками из рода *Asplanchna* (Hofmann, 1983), как, например, мы наблюдали в озере Большой Ишкуль (рис. 4), причем репродуктивные самки потребляются избирательно (Conde-Porkuna, Declerck, 1998). Отметим, что



Рис. 4. *Keratella cochlearis* в желудке *Asplanchna priodonta*. Оз. Большой Ишкуль, Южный Урал.

копеподы и молодь рыб на численность *K. cochlearis* влияния не оказывают (Hewitt, George, 1987; Williamson, 1986). Однако влиянием аспланхны, конечно, нельзя целиком объяснить последующий спад численности коловраток. Главную роль играет конкуренция с развивающимися к середи-

не лета ветвистоусыми ракообразными, неоднократно было показано, что, например, дафнии конкурентно исключают *K. cochlearis* при питании нанофлагеллятами (Gilbert, 1985; Arvola, Salonen, 2001).

Такие особенности взаимоотношения керателлы и кладоцер иллюстрирует рис. 5. После схода льда в мае 1996 г. в южноуральском оз. Большое Миассово в июне наблюдался типичный раннелетний пик численности *K. cochlearis*, в этот период массовое развитие ракообразных еще только начиналось. В июле кладоцеры достигли наибольшего обилия, при этом численность керателлы стала резко снижаться. С августа при охлаждении воды началась нарастающая депрессия ветвистоусых ракообразных, что привело к появлению осеннего, менее выраженного, чем весенний, пика численности коловратки.

Вертикальное распределение *K. cochlearis* в водной толще было изучено нами в оз. Большое Миассово (максимальная глубина 21 м). Оно однотипно в течение периода открытой воды — несмотря на встречаемость по всей водной колонке, коловратки избегают гипolimниона, концентрируясь преимущественно в эпилимнионе, обычно вблизи границы термоклина или несколько выше. Наиболее населенный *K. cochlearis* горизонт водной толщи — 5–7 м от поверхности. Приуроченность этой коловратки преимущественно к верхним слоям воды отмечена неоднократно и

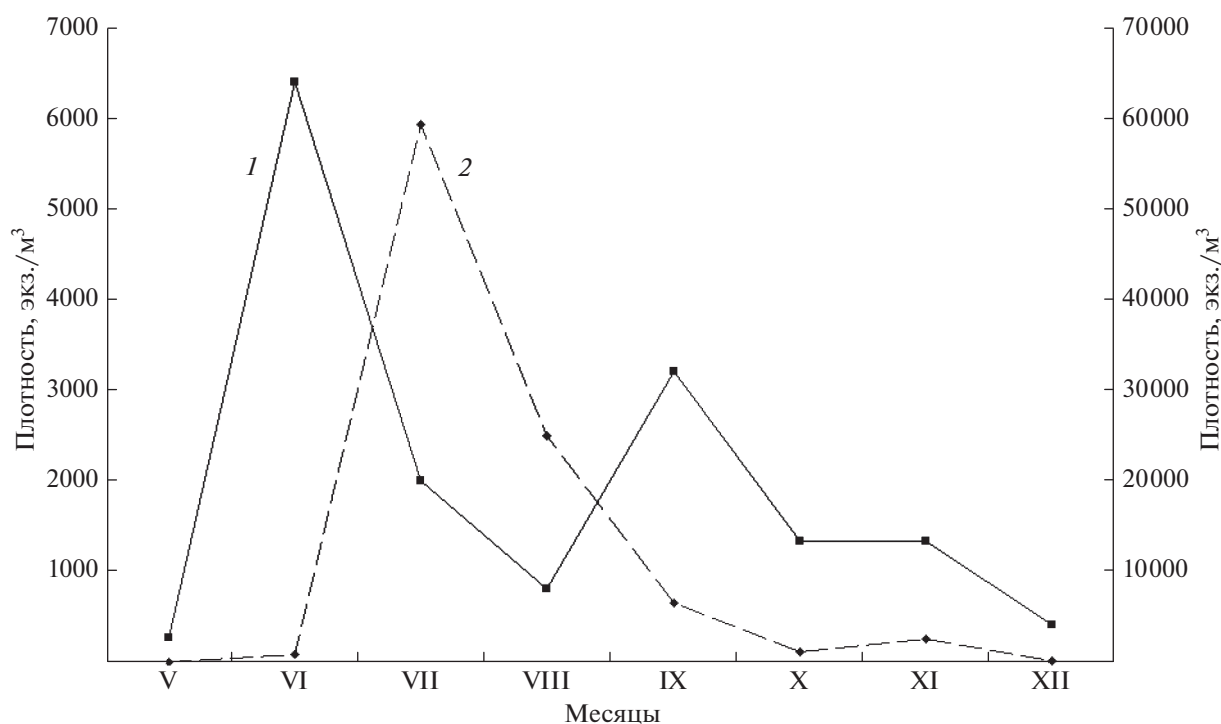


Рис. 5. Сезонная динамика численности *Keratella cochlearis* (1) и *Cladocera* (2) в оз. Большое Миассово (Южный Урал). Левая ось — плотность *Cladocera*, правая ось — плотность *K. cochlearis*.

другими исследователями (Galkovskaja, Mitjanina, 1989; Primicerio, 2000).

По отношению к предпочитаемой температуре воды *K. cochlearis* смело может быть отнесен к эвритермным видам. Однако разные формы вида существенно различаются в этом отношении. *Cochlearis* и *hispida* — термофильные эврибионтные (индекс стено/эврибионтности SEI = 1.7, см. Рогозин, 2018а), причем *hispida* немного более теплолюбивая (индивидуальные термоиндексы 1.7 и 1.9 соответственно); *macracantha* и *robusta* — криофильные (1.0 и 1.4), причем последняя — стено-термная.

По отношению к трофическому статусу водоема разные формы *K. cochlearis* по нашим данным существенно различаются. Типичная форма *cochlearis* приурочена преимущественно к эвтрофным условиям (может встречаться и в политрофных водах), *hispida* и *macracantha* — к мезотрофным, *robusta* — к олиготрофным. При этом из всех четырех форм только *robusta* выражено стенобионтная (SEI = 3.9), остальные имеют довольно широкий диапазон встречаемости. Возвращаясь к вопросу о морфологической изменчивости *K. cochlearis*, следует отметить явную “специализацию” форм применительно к термическим и трофическим условиям водоема, а их наличие можно рассматривать как приспособительный механизм популяции при существовании в широком диапазоне условий среды обитания.

Следует отметить также высокую устойчивость керателлы к низкой концентрации растворенного кислорода — даже при 0–2 мг О₂/дм³ ее популяция может достигать высокой плотности (Herzig, 1987).

Индивидуальные сапробные индексы форм *K. cochlearis*, полученные на материале уральских водоемов, существенно отличаются от тех, что были определены в центральной Европе (Sladec̆ek, 1983). Типичная форма из европейского олигобетамезасапроба превращается в альфамезасапроба (сапробный индекс 2.6 вместо 1.7), *hispida* из олиго- в альфамезасапроба (2.5 вместо 1.1) и лишь *robusta* сохраняет свойства олигосапроба (1.1 в Европе, 0.9 на Урале). Данных по форме *macracantha* Сладек̆ек не приводит, по нашим данным это олигосапроб (0.9). Индикаторные веса колеблются от 2.1 до 3.2, т.е. диапазон толерантности к органическому загрязнению вод умеренно широкий.

На Урале *K. cochlearis* показывает себя как эвригалинный вид, достигающей высокой численности как в ультрапресных, так и соленых озерах (до 3.5‰).

Вид имеет всесветное распространение, в России известен повсеместно. Одна из наиболее обычных и многочисленных коловраток в водоемах всех типов во всех географических зонах.

Keratella hiemalis Carlin 1943

Впервые этот вид был обнаружен только в начале 2000-х гг. на Полярном Урале (Богданова, 2003; Богданов и др., 2004, 2005). В 2007 и 2015 гг. найден нами на Южном Урале в предгорном оз. Большое Миассово (рис. 6). Это, по-видимому, подтверждает мнение Кутиковой (1970) о том, что вид довольно широко распространен в северных и умеренных широтах, а редкость его находок объясняется смешиванием с *Keratella quadrata*, от которого *K. hiemalis* внешне отличается незначительными деталями строения. По нашим данным длина панциря 190–230, ширина 85–90 мкм, длина передних спинных шипов 30–40, задних 48–63 мкм. Богданов с соавторами (2004, 2005) не указывает численность *K. hiemalis*. Согласно нашим данным, она не превышает 500 экз./м³. Вид встречался изредка только в начале весны, подолдом и сразу после схода льда в нижних слоях воды (15–20 м глубины). Приуроченность популяции вида к гипolimниону в начале весны отмечена и другими исследователями (Hofmann, 1987). По типу питания *K. hiemalis* — типичный планктонный альгодетритофаг, потребляющий мелко-клеточные хлорококковые, вольвоксовые, эвгленовые, диатомовые водоросли размером клеток менее 10 мкм (Zimmermann, 1974). Как и для многих других коловраток с подобным типом питания, максимум развития отмечается весной (Herzig, 1987).

По отношению к температурному фактору *K. hiemalis*, видимо, следует считать криофильным видом, но с высокой температурной пластичностью. С одной стороны, он известен главным образом из холодноводных озер Европы, на Урале отмечен преимущественно в полярных широтах, а наши находки на Южном Урале сделаны ранней весной в придонных, наиболее холодных слоях воды. К холодноводным стено-термным видам его относят и Пейлер (Pejler, 1980), и другие исследователи (Lehtovaara et al., 2014). С другой стороны, известно, что *K. hiemalis* устойчив к высокой температуре воды и сохраняется в планктоне даже при 29°C (Galkovskaja, 1987). Он также выносит низкую концентрацию кислорода и успешно размножается при 0–2 мг О₂/дм³ (Herzig, 1987). Деветтер (Devetter, 1998) отмечал, что численность *K. hiemalis* отрицательно коррелирует с температурой воды и первичной продукцией десмидиевых и сине-зеленых водорослей. В общем и целом особенности биологии вида успешно объясняют его приуроченность к весеннему сезону.

Собственных данных по предпочтению *K. hiemalis* вод определенного трофического статуса у нас недостаточно. Озеро Большое Миассово, в котором мы обнаружили этот вид, относится к мезотрофному типу с признаками олиготрофии.

В основном он известен из ультраолиготрофных и олиготрофных озер Европы, хотя встречался также и в эвтрофных водах (Jersabek, Bolortsetseg, 2010). Неудивительно, что вид относится к олигосапробам (Sladeček, 1983).

Распространен в Голарктической области.

***Keratella irregularis* (Lauterborn 1898)**
(рис. 6; 7a, 7b)

Редкий вид для фауны региона, до настоящего времени описано всего несколько находок от Южного до Полярного Урала. В России известно 3 формы вида, помимо типичной *irregularis*, это *angulifera* (Lauterborn 1900) и *wartmanni* (Asper et Neuscher 1889). В ряде публикаций форма вида не была указана. Первая находка — в р. Каме (форма *irregularis*) и оз. Диком (форма *wartmanni*) в районе Перми (Опарина, 1923). В прибрежных озерах Камы был встречен также Таусон (1934). Впоследствии обнаружен в озерах восточных предгорий на Южном Урале: Большое Миассово (формы *irregularis* и *angulifera*), Тургояк (форма *irregularis*, Рогозин, 1995) и Увильды (форма *angulifera* Рогозин, 2009a). На Полярном Урале встречен в предгорных озерах бассейна р. Байдаратаыха (Богданов и др., 2004).

Наши исследования показывают, что *K. irregularis* распространен гораздо шире, чем можно судить по опубликованным материалам. Вероятно имело место смешение *K. irregularis* с *K. cochlearis*, особенно при разборе массового гидробиологического материала. Мы находили *K. irregularis* в предгорных южноуральских озерах Аракуль (типичная форма и *wartmanni*), Аргаяш (то же), Большой Еланчик (*wartmanni*), Большой Ишкуль (типичная форма и *wartmanni*), Большой Кисегач (типичная форма и *angulifera*), Еловое (то же), Иткуль (типичная форма), Кысыкуль (*wartmanni*), Малый Теренкуль и Савелькуль (типичная форма), а также в лесостепных солоноватых озерах Смолино (типичная форма и *angulifera*) и Сугояк (*wartmanni*).

Размеры исследованных нами особей: длина панциря без заднего шипа 105–115, ширина 60–73 мкм, длина заднего шипа 35–41, передних 19–22, боковых шипов 20–21 мкм.

Численность *K. irregularis* в уральских водоемах по опубликованным данным сравнительно невысока — в оз. Тургояк в среднем 340 экз./м³, в оз. Большое Миассово — обычно в пределах 17–18 тыс. экз./м³, максимальная — 22,8 тыс. экз./м³ (Рогозин, 1995). Согласно нашим материалам, средняя численность *K. irregularis* по всем находкам составила 2,75 тыс. экз./м³, при этом максимум достигал 154 тыс. экз./м³ (оз. Большой Кисегач, июнь 2007 г.). Большинство находок вида относятся к летним месяцам, наиболее много-

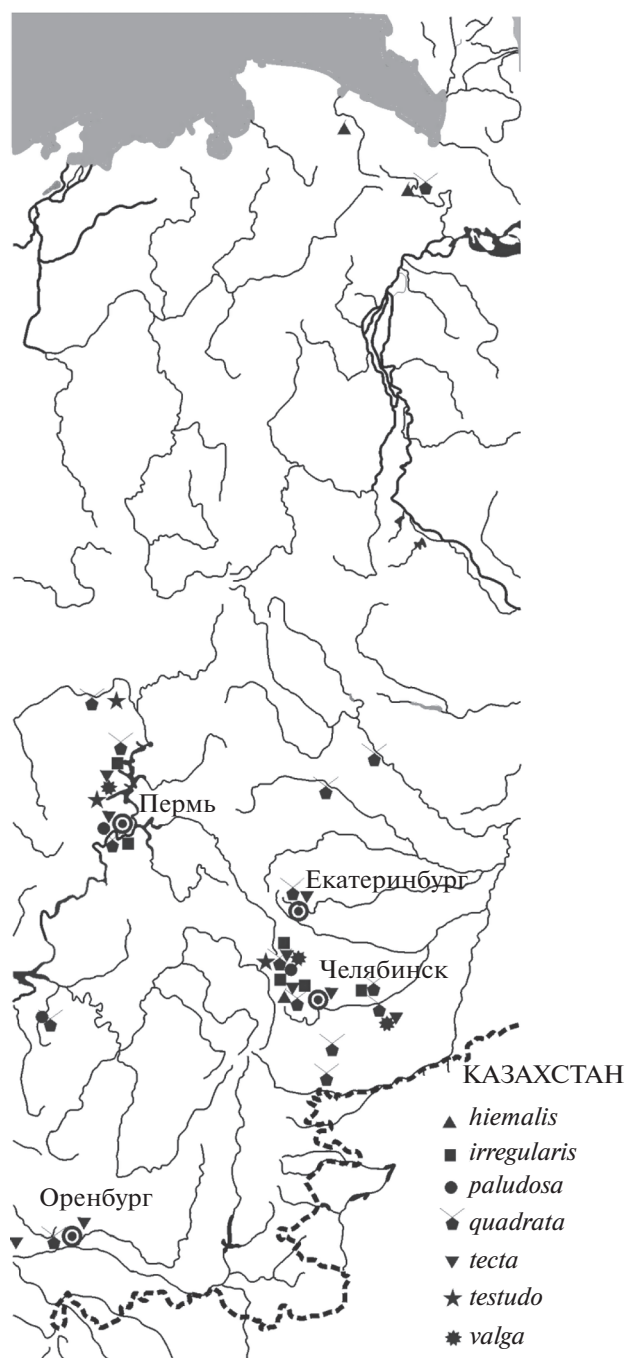


Рис. 6. Карта-схема распространения на Урале видов рода *Keratella*.

числен он был в июне и июле, в осенние месяцы практически не встречался. Это согласуется с данными Вирро по Чудскому озеру (Virro, 2001), где пики численности *K. irregularis* приходились на июнь или август. Могут отмечаться и два пика — летом и осенью (Telesh, 1993). В целом сезонная динамика *K. irregularis* похожа на таковую *K. cochlearis* и во многом определяется конкуренцией за пищевые ресурсы с клadoцерами (Telesh, 1993).

Среди разных форм вида существует выраженная дифференциация по отношению к термическому фактору: типичная форма и *wartmanni* — stenotherмные термобионты (индивидуальные термоиндексы 2.7 и 2.6 соответственно), *angulifera* — криофильная форма (1.3); соответственно в сезонном цикле *angulifera* обычно появляется в мае, а летом ее сменяют другие формы вида. На приуроченность *K. irregularis* к теплоте времени года и теплым водам указывают многие авторы (Elo-ranta, 1982; Jersabek, Bolortsetseg, 2010).

Формы *K. irregularis* различаются также по отношению к трофности водоемов: *angulifera* и *irregularis* (типичная) — олиготрофы (индивидуальные индексы 0.3 и 0.8 соответственно), *wartmanni* — эвтроф (1.7), причем все они и вид в целом стенотрофные, хорошие индикаторы трофических условий в водоеме (Рогозин, 2018а). По мнению ряда авторов *K. irregularis* предпочитает эвтрофные воды (Jersabek, Bolortsetseg, 2010). В целом следует считать этот вид весьма экологически пластичным, различные его формы имеют, вероятно, приспособительное значение. Так, *angulifera* приурочена к холодным, а *irregularis* — к теплым олиготрофным водам, *wartmanni* — к теплым эвтрофным. Это же относится и к органическому загрязнению воды (сапробности): формы *angulifera* и *irregularis* — типичные олигосапробы с индивидуальными сапробными индексами 1.0 и 1.2 соответственно, тогда как *wartmanni* — бетамезосапроб (1.8), все формы имеют высокий индикаторный вес. Сладечком (Sladeček, 1983) вид отнесен к олигосапробам (1.1) с низким индикаторным весом. Последнее становится понятным, если не различать отдельные формы вида и определять сапробность по всему их комплексу в целом. Как видим, это может быть не вполне корректно.

K. irregularis довольно широко известен в северных и умеренных широтах России (Кутикова, 1970), распространен в Голарктической области.

***Keratella paludosa* (Lucks 1912)**
(рис. 6; 7b)

Всего три находки типичной формы этого вида известны на Урале — в болоте на берегу р. Камы (Опарина, 1923), в заболоченном озерном деривате вблизи оз. Большое Миассово в восточных предгорьях Южного Урала (Рогозин, 1995) и в Миньярском пруду на р. Сим (приток р. Белой, западный макросклон Южного Урала) (Рогозин, 2007). Размеры особей из Миньярского пруда: общая длина тела 148–154 мкм, ширина 55 мкм, длина спинных шипов 25–29 мкм, боковых шипов 15–19 мкм, брюшных шипов 14–16 мкм, заднего шипа 15–18 мкм.

Численность коловратки в пруду в июле достигала 4.2 тыс. экз./м³. Это единственные количественные данные о *K. paludosa* на Урале. Ввиду редкости находок экологические свойства вида нам определить не удалось. Согласно литературным данным вид стенобионтный, приурочен к растительному субстрату в мелких пресных, преимущественно заболоченных водоемах и болотах, где встречается среди сфагновых мхов (Кутикова, 1970; Pejler, Bērziņš, 1989), что частично согласуется с условиями наших находок. Пейлер и Берзинь отмечают его нахождение в шведских водоемах среди носиковой осоки (*Carex rostrata*), сфагнома обманчивого (*Sphagnum apiculatum* = *S. fallax*), пузырчатки (*Utricularia*). Вид считается ацидофильным (обитает в водах с pH около 6 — Jersabek, Bolortsetseg, 2010), в доказательство чему приводится и сильно утолщенный панцирь с выраженной скульптурой (Pejler, Bērziņš, 1989). Авторы объясняют это тем, что в кислых водах роль хищников вместо рыб берут на себя беспозвоночные, питающиеся более мелкими животными, в том числе коловратками, у которых поэтому развивается более крепкий панцирь. Однако находка *K. paludosa* в Миньярском пруду при относительно высокой численности противоречит оценкам его ацидофильности, т.к. вода в пруду высокощелочная (pH до 9). Видимо, ацидофильность *K. paludosa* преувеличена и вопрос пока нельзя считать окончательно решенным. Сладечек (Sladeček, 1983) относит *K. paludosa* к олигосапробам с высоким индикаторным весом.

Вид известен на всей территории России из немногочисленных находок, имеет голарктическое распространение.

***Keratella quadrata* (Müller 1786)**
(рис. 6; 7d)

Один из наиболее широко распространенных видов планктонных коловраток, на Урале встречается повсеместно в разнотипных водоемах. Первые находки сделаны в начале прошлого века в многочисленных озерах восточных предгорий Южного Урала — Акакуль, Алабуга, Иртяш, Кажаккуль, Увильды и др. (Фурман, Тиебо, 1910). В других озерах этого обширного лимнологического района *K. quadrata* впоследствии находили многократно на протяжении всего 20 века (Масленникова, 1941; Уломский, 1964; Драбкова, Сорокин, 1979; Козлова, 1979 и др.). На Южном Урале этот вид обнаружен и в водоемах западных предгорий (Рогозин, 2007) и в Предуралье (Боев, 1981). Южнее вид часто встречался в лесостепных и степных районах Зауралья как в пресных, так и солоноватых озерах, а также водохранилищах и прудах (Зиновьев, 1931, 1934; Подлесный, Троицкая, 1941; Козлова, 1966; Любимова, 1971; Огородникова, 1977; Маканцева, 1978 и др.) вплоть до

р. Урал в районе Оренбурга (Муравейский, 1923). На Среднем Урале *K. quadrata* находили в р. Каме, ее притоках и озерах бассейна, а также в озерах и реках бассейнов Оби и Тобола (Опарина, 1923; Таусон, 1934, 1936, 1946; Балабанова, 1949; Богданов и др., 2007 и др.). Неоднократно встречен и на Полярном Урале (Богданов и др., 2004, 2005).

Наиболее широко распространена типичная форма *K. quadrata*, встречающаяся повсеместно. Более редки формы *dispersa* Carlin 1943, *frenzeli* (Eckstein 1895) и *reticulata* Carlin 1943. Первая известна только на Южном Урале из предгорных озер Большой Ишкуль, Большой Кисегач и Табанкуль (Рогозин, 2006), лесостепных оз. Мисяш (неопубликованные данные Таусон), Смолино (данные автора) и степного солоноватого оз. Южиган; в этом же озере сделана находка формы *reticulata* (данные автора), которая также обнаружена и в предгорном пресном оз. Малый Теренкуль (Рогозин, 2009б). Форма *frenzeli* известна только на Полярном Урале из озер бассейнов рек Малой Оби (Богданов и др., 2004) и Кары (Богданова, 2003). Поскольку названные формы *K. quadrata* достаточно легко различимы по внешнему виду, у нас нет оснований предполагать смешение их с типичной формой даже при массовом разборе гидробиологического материала (как, вероятно, имело место в отношении упомянутой выше *K. irregularis*), поэтому все ссылки на *K. quadrata* в литературе мы относим к типичной форме. Согласно нашим данным ее размеры: длина панциря 154–298, ширина 90–102 мкм, длина передних срединных шипов 32–48, промежуточных 15–25, боковых 15–26 мкм, длина задних шипов 135–178 мкм. Размеры формы *reticulata*: длина панциря 198–206, ширина 88–89 мкм, длина передних срединных шипов 35–39, промежуточных и боковых 30–34, задних 55–59 мкм.

Как и у других видов рода, формы *K. quadrata* отличаются по экологическим свойствам и, вероятно, имеют приспособительное значение для популяций вида. Типичная, наиболее распространенная форма — криофильная (1.0), но с высоким уровнем эврибионтности, довольно часто встречающаяся во всех температурных зонах. Форма *reticulata* — стенотермный криобионт (0.4), а *dispersa* — термофильная и также стенотермная. Подобные различия для группы форм *quadrata* и *dispersa* подтверждают и другие исследования (Roche, 1993), где показано, что типичная форма предпочитает более холодные, а *dispersa* — более прогретые воды. Фактор трофности водоема очевидно не играет столь существенной роли, как термический, поскольку все три формы относятся к мезоэвтрофам с довольно широкой амплитудой приспособляемости. Они также толерантны к органическому загрязнению и относятся к альфа-мезосапробам с индивидуальными сапробными индексами на уровне 2.5–2.8, что кардинально

отличается от их свойств в водоемах Центральной Европы, где по данным Сладечека (1983) *K. quadrata* — олигобетамезосапробный вид (1.5).

Поскольку *K. quadrata* была многочисленна как в ультрапресных, так и в соленых озерах, можно сделать вывод о ее эвригалинности, что совпадает с опубликованными данными (Jersabek, Bolortsetseg, 2010).

K. quadrata — второй после *K. cochlearis* вид по распространенности и обилию в водоемах Урала, по массиву наших данных встречаемость превышает 52%, средняя численность по всем пробам (529) — 20.3 тыс. экз./м³. Максимальная плотность популяции — более 857 тыс. экз./м³ — зарегистрирована в мае в эвтрофном оз. Малый Теренкуль (восточные предгорья Ильменского хребта на Южном Урале в районе г. Чебаркуль Челябинской области).

Гидробиологи, работавшие на водоемах Южного Урала в прошлом веке, неоднократно отмечали, что *K. quadrata* один из наиболее распространенных видов, однако приводимая ими численность как правило невелика, редко превышает 1–2 тыс. экз./м³. В настоящее время вид стал гораздо более обильным, что можно связать с общим ростом трофического статуса водоемов в результате потепления климата (Рогозин, 2013).

По нашим данным для *K. quadrata*, как и для *K. cochlearis*, характерен один большой главный пик численности в течение года и один-два малых. Основной пик приходится обычно на начало-середину лета в зависимости от глубины, размеров и скорости прогревания водоема, остальные — на начало весны (еще подо льдом) и позднюю осень при остывании воды. Основной пик может наблюдаться и ранней весной, и поздней осенью, а второстепенные — в остальные упомянутые периоды (рис. 8). Сезонная динамика *K. quadrata* зависит от трех основных факторов — обеспеченности пищевой, пресса хищников (коловратки рода *Asplanchna*, хищные циклопы), конкуренции за пищевые ресурсы с другими коловратками и кладоцерами. Керателла известна как полифаг, питающийся частицами размером до 10 мкм — различными зелеными, золотистыми, эвгленовыми водорослями, центрическими диатомеями, детритом (Walz, 1997). Однако предпочитает она гетеротрофных жгутиконосцев (Holst et al., 1998), а водоросли при этом являются менее эффективным кормом для *K. quadrata*, чем простейшие (Voëchat, Adrian, 2006). Изобилие пищи в весенний период после схода льда при отсутствии еще не развившихся кладоцер приводит к основному, наиболее типичному весенне-летнему пику численности коловратки. Осенний пик также может быть связан с массовым развитием простейших, водорослей и высоким содержанием детрита при поступлении в воду органических

веществ при интенсивных осадках, а кроме того, и с развитием фитопланктона после летней депрессии, как показано в экспериментальных условиях Хофманном и Хёфле (Hoffmann, Höfle, 1993).

Как неоднократно отмечалось, динамика *K. quadrata* регулируется не только обилием пищевых ресурсов весной и в начале лета, но и хищничеством со стороны коловраток рода *Asplanchna* и циклопов, причем длина задних шипов коррелирует с прессом хищников (Conde-Porcúña, Declerck, 1998; Herzig, 1987). Однако наши неопубликованные данные по разнотипным водоемам Южного Урала показывают отсутствие влияния аспланхны на динамику плотности коловраток, скорее численность хищника следует за пиками развития *K. quadrata*. Что касается циклопов, то они слишком малочисленны, чтобы влиять на популяцию коловраток. Конкурентное влияние кладоцер на *K. quadrata* приводит к тому, что фазы массового роста популяции коловратки обычно приходятся на периоды до или после летнего пика численности ракообразных (Eckert, Walz, 1998). Наши данные в основном этому соответствуют, хотя иногда главный пик численности *K. quadrata* может совпадать с массовым развитием ракообразных.

Вид имеет всесветное распространение, в России известен повсеместно. Одна из наиболее обычных и многочисленных коловраток в водоемах всех типов во всех географических зонах страны.

Keratella serrulata (Ehrenberg 1838)

Единственная находка на Урале — в озерах бассейна рек Лонготьеган и оз. Возейты (бассейн р. Харбей) на Полярном Урале, в бассейне Оби (Богданов и др., 2004, 2005). Встречена форма *curvicornis* Rylov 1926 без задних шипов. Количественные данные авторы не приводят.

Рядом авторов *K. serrulata* считается холодно-водным видом (Sharma, Sharma, 2014). Кутиковой (1970) отмечен как типичный обитатель дистрофных болотистых водоемов. В связи с этим характерен для планктона пресных вод с повышенной кислотностью (до 6 pH) и относится к ацидофилам (Freedman, 1995; Jersabek, Bolortsetseg, 2010). Принадлежит группе видов — индикаторов олигомезотрофных условий в водоемах (Mäemets, 1983). Сладечеком (Sladěček, 1983) отнесен к олигосапробам с высоким индикаторным весом.

Широко распространен в северных и умеренных широтах России, а также во всех зоогеографических областях мира кроме Антарктики и Океании. Редкость находок *K. serrulata* на Урале, несмотря на обилие подходящих местообитаний,

может быть связана с недостаточной изученностью водоемов болотного типа.

Keratella tecta (Gosse 1851)

(рис. 6; 9a)

Первое обнаружение на Урале — в его самых южных районах в р. Урал (Муравейский, 1923), впоследствии там же встречен Акатовой (1954). Большинство находок на Южном Урале сделано в озерах восточных предгорий Ильменского хребта: Аргаяш, Большой Ишкуль (Макарцева, 1978), Малое Миассово (Драбкова, Сорокин, 1979), Большое Миассово (Рогозин, 2000), Табанкуль (Рогозин, 2006), Кармаккуль, Сириккуль и другие озера Ильменской группы (неопубликованные материалы Таусон и данные автора). Обнаружен также в южноуральских лесостепных озерах Кундравинское (Макарцева, 1978), Чебаркуль (неопубликованные материалы Таусон) и Шершневском водохранилище на р. Миасс (данные автора). Последняя по времени находка сделана нами в степном солоноватом озере Южиган. На Среднем Урале *K. tecta* встречалась в р. Каме и озерах ее бассейна (Опарина, 1923, Таусон, 1946 и др.), оз. Шарташ (Балабанова, 1949). Находок в более северных широтах Урала не зарегистрировано. По нашим материалам длина панциря 85–105, ширина 51–58 мкм, длина срединных шипов 17–19, промежуточных 9–10, боковых 9–14 мкм.

Данные по обилию вида в опубликованных материалах отсутствуют. По нашим данным встречается с мая по сентябрь, максимальная плотность свыше 380 тыс. экз./м³ зарегистрирована в июне 2015 г. в гипертрофном оз. Табанкуль. Как правило, численность колеблется в пределах 0.5–1.5 тыс. экз./м³, наибольшие значения приходятся обычно на максимальный прогрев воды в середине–конце лета. Кутикова (1970) отмечает приуроченность вида к тепловодным водоемам. Согласно нашим данным, *K. tecta* термобионт (2.4) со средними значениями индекса стено/эврибионтности (SEI = 2.59). Любопытно, что даже в значительно более теплом климате Индии *K. tecta* достигает максимума плотности в летнее время, зимой она гораздо малочисленнее (Gadhikar, Savale, 2016). Тем не менее, существует мнение об эвритермности вида (Jersabek, Bolortsetseg, 2010), с которым трудно согласиться.

Keratella tecta относится к видам эвтрофных водоемов (стенобионтный эвтроф — 1.9). Соответственно, вид устойчив к органическому загрязнению вод (Pedrozo, Rocha, 2005) и по нашим данным является альфамезосапробом (2.7) с высоким индикаторным весом. Подчеркнем, что в крупнейшей работе по сапробности Сладечека (1983) данных по *K. tecta* нет. Приуроченность *K. tecta* к теплым эвтрофным водам отмечена дру-

гими исследователями неоднократно, рост эвтрофирования приводит к увеличению плотности вида (De Manuel, Armengol, 1993; Haberman, 2000). В последней работе, например, показано, что эвтрофирование Чудского озера начиная с 1960-х гг. привело к значительному росту плотности популяции *K. tecta* в наиболее эвтрофированных южных частях озера (с единичных экземпляров до 34 тыс. экз./м³). Рост обилия *K. tecta* в планктонных сообществах многими исследователями интерпретируется как хороший показатель эвтрофирования (Demetraki, Paleolog, 2013; May et al., 2014 и др.). Вид признан индикатором эвтрофии (Haberman, Halnda, 2014). Как индикатор трофического статуса озер также рассматривается доля *K. tecta* относительно *K. cochlearis* (Ejsmont-Karabin, 2012). Для эстуария Невы предложен *Keratella*-индекс (KIN), учитывающий соотношение обилия *K. cochlearis* и *K. tecta* как показатель эвтрофирования (Горко, Telesh, 2013). Численность *K. tecta* положительно коррелирует с содержанием в воде хлорофилла *a*, растворенного фосфора и азота (Celewicz-Gołdyn, Kuczyńska-Kirpen, 2017). В теплых эвтрофных водах *K. tecta* тем не менее не достигает очень высокой численности. Такие же условия обитания предпочитают многие мелкие кладоцеры, которым коловратка проигрывает в пищевой конкуренции (Hugh, Gilbert, 1991), а крупные кладоцеры повреждают коловраток (Burns, Gilbert, 1986).

Поскольку *K. tecta* довольно часто встречается в солоноватых водах эстуариев рек и морских побережий, вид можно в определенной степени считать эвригалинным (Jersabek, Bolortsetseg, 2010).

Сравнительная редкость находок на Урале *K. tecta* может объясняться относительно суровыми климатическими условиями, недостаточным прогреванием многих водоемов. В России вид распространен повсеместно. Космополит.

Keratella testudo (Ehrenberg 1832)

Редкий на Урале вид (рис. 6), возможно из-за смешения с *Keratella quadrata*. Впервые отмечен на Среднем Урале (Предуралье) в р. Каме (Керенцева и др., 1946; Таусон, 1947). После этого единственная находка на Южном Урале сделана нами в восточных предгорьях Ильменского хребта в искусственном заболоченном водоеме Няшевский Прудок (в настоящее время не существует) в бассейне оз. Большое Миассово (Рогозин, 2004). Встречена типичная форма, панцирь имеет следующие размеры: длина 140–150, ширина 95–102 мкм, длина передних спинных шипов 30–32, промежуточных 15–18, боковых 20–21 мкм, длина задних шипов 15–18 мкм. Вид был обнаружен только в августе, численность составляла 5.6 тыс. экз./м³. Ввиду единичности находки

экологические свойства вида на Урале не определены. В упомянутых выше работах по р. Каме количественных характеристик уровня его развития нет.

Кутикова (1970) характеризует вид как обитателя небольших водоемов и болот. Согласно литературным данным он эвритермный и встречается в течение всего сезона открытой воды с весны до осени как в слабокислых, так и слабощелочных водах (Jersabek, Bolortsetseg, 2010). Олигобетамезосапроб (Sladeček, 1983). Полиморфизм, выражающийся в наличии (типичная форма) или отсутствии задних шипов (форма *gossei* Ahlstrom 1943) определяется наличием пищевых конкурентов и беспозвоночных хищников. Как и другие керателлы, потребитель нано- и микрофлагеллят. Типичная форма более устойчива к хищничеству со стороны *Asplanchna* и случайному травмированию в фильтрационных камерах *Daphnia pulex* (Stemberger, Gilbert, 1987). Кроме того, среди хищников, потребляющих *K. testudo* — хищные циклопы и личинки хаборусов (Jonsson et al., 2005).

Вид по мнению Кутиковой (1970) широко распространен на территории России, редкость находок связана со смешением с *K. quadrata*. Известен в Голарктической и Афротропической областях.

Keratella ticinensis (Callerio 1920)

До настоящего времени известно всего две находки этого вида на Урале, обе сделаны в Предуралье в р. Каме (Опарина, 1923; Керенцева и др., 1946). Количественные данные по развитию *K. ticinensis* авторы находок не приводят. Вид по одним данным эвритермный (Devetter, 1998), по другим — криофильный стенотермный (Lehtovaara et al., 2014). Согласно литературным данным может предпочитать дистрофные водоемы, однако встречается и в гипертрофных озерах. Разные авторы считали его индикатором как дистрофных (Radwan, 1976), так и эвтрофных условий (Hakkari, 1978). Олигобетамезосапробный вид (Sladeček, 1983). В России известен из немногих местообитаний, но, по-видимому, широко распространен, т.к. обнаружен в северо-западной России, на Урале, в Западной Сибири и т.д. Имеет голарктическое распространение.

Keratella valga (Ehrenberg 1834) (рис. 6; 9b)

Впервые обнаружен в р. Каме (Таусон, 1947). Долгое время это была единственная находка на Урале. В июне 2015 г. форма *K. valga monospina* (Klausener 1908) найдена нами в пресном эвтрофном озере Малый Теренкуль (восточные предгорья Ильменского хребта на Южном Урале), в сентябре 2017 г. типичная форма — в солоноватом

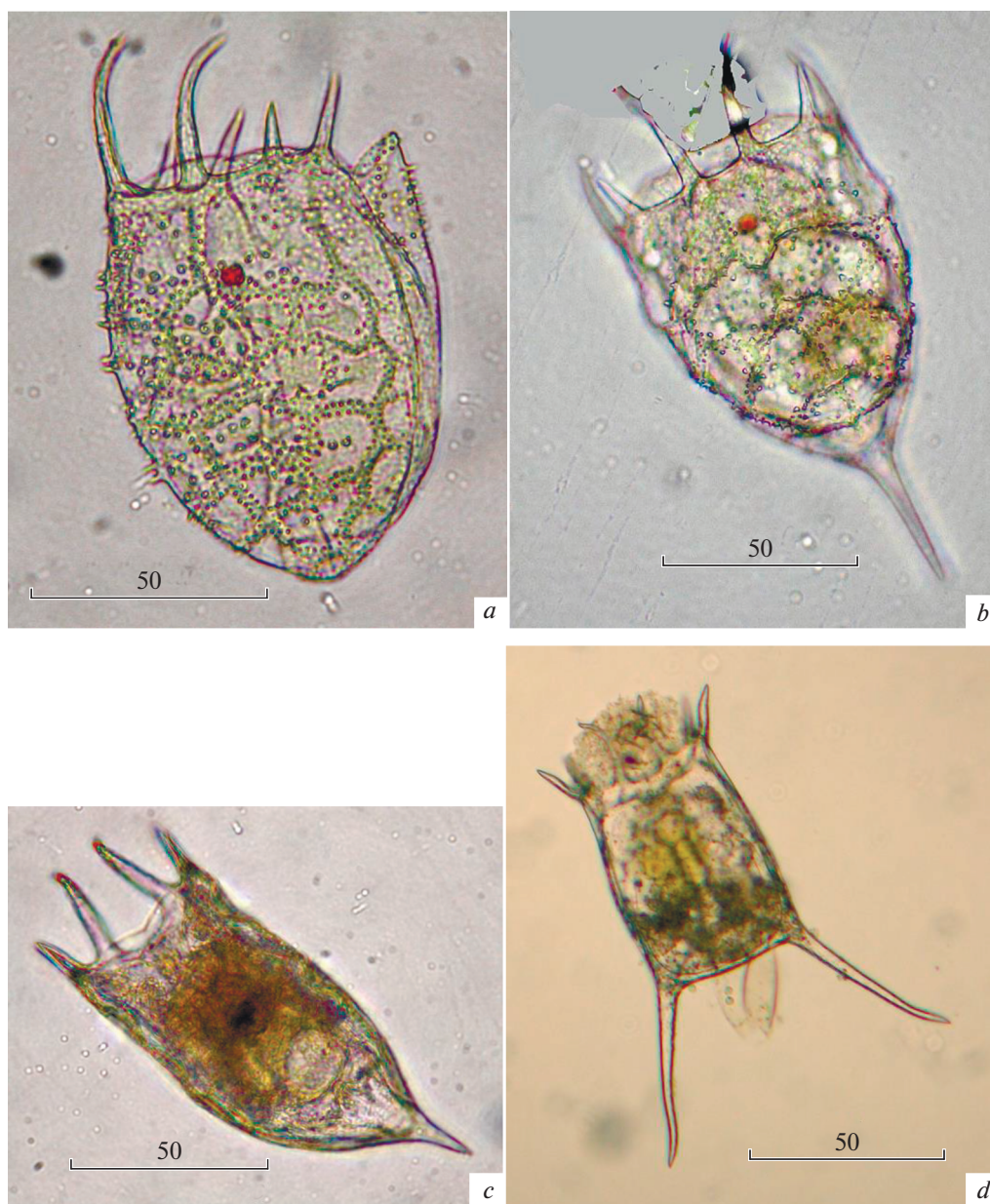


Рис. 7. Виды рода *Keratella* из водоемов Урала: *a* — *K. irregularis* f. *wartmanni* (Asper et Heuscher 1889) из оз. Аракуль, *b* — *K. irregularis* f. *angulifera* Lauterborn 1900 из оз. Тургояк, *c* — *Kerarella paludosa* (Lucks 1912) из Миньярского пруда, *d* — *K. quadrata* f. *dispersa* Carlin 1943 из оз. Табанкуль.

эвтрофном оз. Большуха (предлесостепное Зауралье). Размеры составили: длина панциря 170–180, ширина 72–85 мкм, длина передних срединных шипов 45–55, промежуточных 25–31, боковых 26–30 мкм, длина заднего шипа 30–32 мкм. В обоих случаях численность не превышала 2–3 тыс. экз./м³. Ввиду единичности находок экологические свойства вида на Урале определить не удалось. Обычно встречается летом в небольших водоемах (Кутикова, 1970). По литературным данным *K. valga* эвритермный вид (Jersabek, Volortsetseg, 2010). Как показали бельгийские иссле-

дователи (Azémar et al., 2010), *K. valga* вообще демонстрирует черты эврибионта по отношению ко многим факторам внешней среды (содержание биогенных веществ, кислорода, хлорофилла *a*, БПК₅, pH, численность копепод и кладоцер и др.). Согласно другому исследованию, на обилие *K. valga* положительно влияет температура воды и содержание нитрат-ионов, а прозрачность, содержание хлорофилла *a* и концентрация нитритов — отрицательно (Medeiros et al., 2010). Олигобетамезасапроб (Sladeček, 1983). В России известен на всей территории. Космополитический вид.

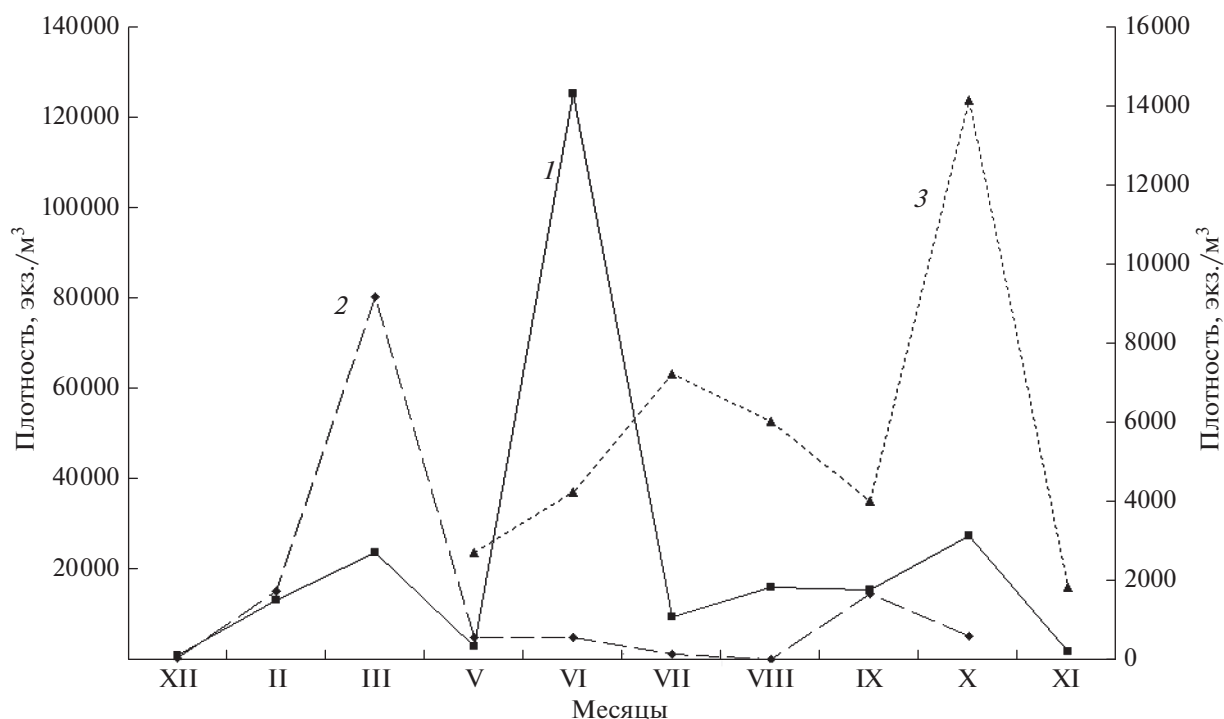


Рис. 8. Сезонная динамика *Keratella quadrata* в озерах Южного Урала: Табанкуль (1), Большое Миассово (2), Смолино (3). Левая ось — плотность в оз. Табанкуль, правая ось — плотность в озерах Большое Миассово и Смолино.

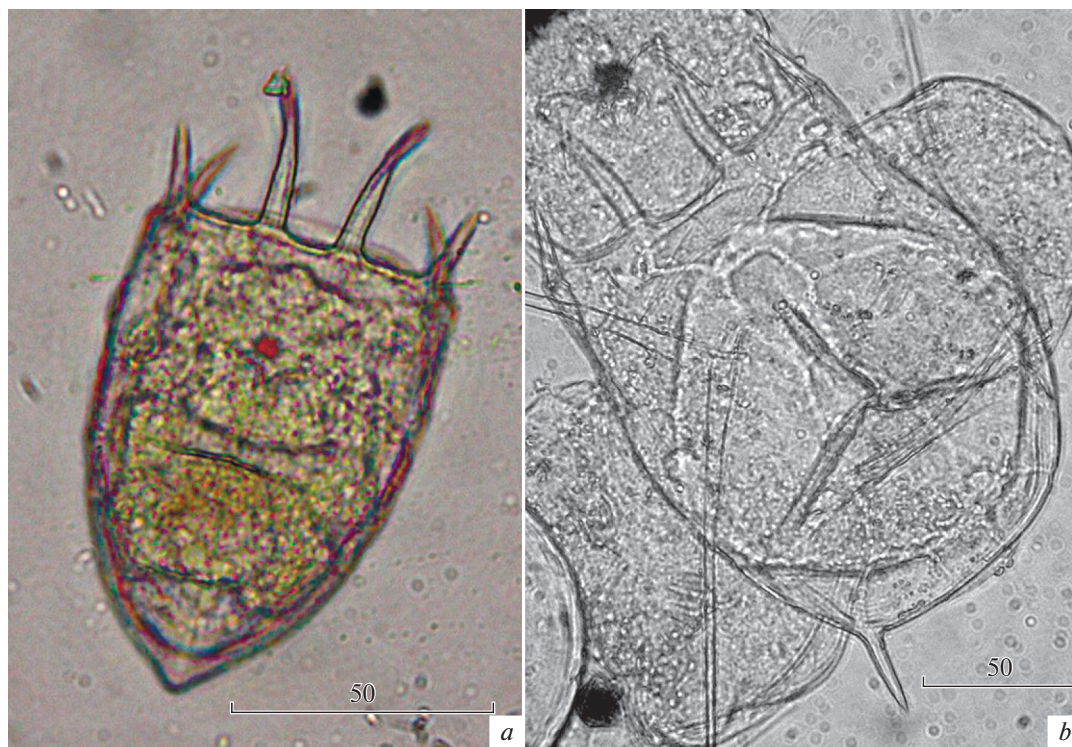


Рис. 9. Виды рода *Keratella* из водоемов Урала: *a* — *K. tecta* (Gosse 1851) из Шершневого водохранилища на р. Миасс, *b* — *K. valga* (Ehrenberg 1834) из оз. Малый Теренкуль.

Род *Keratella* включает как наиболее широко распространенных и многочисленных в водоемах Урала коловраток, так и редкие виды, представленные единичными находками. *Keratella cochlearis* и *K. quadrata* в большинстве исследованных водоемов встречаются круглогодично и составляют основу зоопланктона по численности особей. Характерной для них является широкая амплитуда приспособляемости, выражающаяся, в частности, в наличии морф, приуроченных к определенным условиям среды обитания. Среди последних важнейшее значение имеет термический фактор. Значительную роль в планктонных сообществах играют также *K. irregularis* и *K. tecta*. Остальные 6 видов рода представлены немногочисленными или единичными находками.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акатова Н.А., 1954. Исследование зоопланктона р. Урала и некоторых водоемов поймы в районе дер. Январцево Западно-Казахстанской области // Труды Зоологического ин-та АН СССР. Т. 16. С. 517–531.
- Балабанова З.М., 1949. Материалы к озеру Большой Шарташ // Труды Уральского отделения ВНИИОРХ. Т. 4. С. 75–128.
- Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Госькова О.А., Мельниченко И.П., Степанов Л.Н., Ярушина М.И., 2004. Биоресурсы водных экосистем Полярного Урала. Екатеринбург: УрО РАН. 168 с.
- Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Гаврилов А.Л., Мельниченко И.П., Степанов Л.Н., Ярушина М.И., 2005. Экологическое состояние притоков Нижней Оби (реки Харбей, Лонготъеган, Щучья). Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та. 236 с.
- Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Госькова О.А., Морозова Л.М., Некрасова Л.С. и др., 2007. Оценка экологического состояния и рекреационной емкости экосистемы озера Песчаное. Екатеринбург: УрО РАН. 143 с.
- Богданова Е.Н., 2003. К изучению зоопланктона Полярного Урала (зоопланктон бассейна р. Кара) // Биологические ресурсы Полярного Урала. Вып. 3. Ч. 2. С. 23–29.
- Боев В.Г., 1981. Зоопланктон некоторых водоемов Башкирского заповедника // Вопросы экологии животных Южного Урала. Вып. 1. С. 62–74.
- Грезе Б.С., Карпова К.И., 1941. О планктоне озера Тургояк // Труды Уральского отделения ВНИИОРХ. Т. 3. С. 175–205.
- Драбкова В.Г., Сорокин И.Н., 1979. Озеро и его водосбор — единая природная система. Л.: Наука. 196 с.
- Зиновьев А.П., 1931. Водоемы Троицкого лесостепного заповедника и их фауна (Copepoda и Phyllozoa) // Труды Биологического научно-исследовательского ин-та при Пермском гос. ун-те. Т. 3. Вып. 4. С. 281–367.
- Зиновьев А.П., 1934. Водоемы Троицкого лесостепного заповедника и его окрестностей // Труды Пермского биологического НИИ. Т. 6. Вып. 3–4. С. 1–118.
- Керенцева Н.П., Набоких Л.Н., Егосин В.В., 1946. Гидробиология р. Камы на участке Оханск — Галево // Ученые записки Молотовского гос. ун-та. Т. 4. Вып. 2. С. 17–26.
- Ковалькова М.П., Козлова И.В., Шилкова Е.В., 1975. Кормовая база озера Сугояк и использование ее рыбами // Труды Уральского отделения СибНИИРХ. Т. 9. Вып. 2. С. 3–9.
- Козлова И.В., 1966. Планктон озера Кундровинского // Труды Уральского отделения СибНИИРХ. Т. 7. С. 77–83.
- Козлова И.В., 1979. Зоопланктон Каслинской группы озер и его продукция // Сб. науч. трудов НИИ озерного и речного рыбного х-ва. № 10. С. 118–124.
- Козлова И.В., Шилкова Е.В., 1966. Планктон Аргазинского водохранилища // Труды Уральского отделения СибНИИРХ. Т. 7. С. 17–24.
- Красновская М.П., 1949. Карась озера Янычково и его значение как основного объекта хозяйства Верхне-Тавдинских озер, Свердловской области // Труды Уральского отделения ВНИИОРХ. Т. 4. С. 213–273.
- Кутикова Л.А., 1970. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука. 744 с.
- Любимова Т.С., 1971. Зоопланктон выростных прудов Чесменского рыбхоза Челябинской области // Труды Уральского отделения СибНИИРХ. Т. 8. С. 253–258.
- Любимова Т.С., 1981. Зоопланктон горного озера Аракуль (Южный Урал) и его продукция // Гидробиологическая характеристика различных рыбохозяйственных водоемов Европейской части РСФСР. Сб. науч. трудов НИИ озерного и речного рыбного х-ва. № 162. С. 56–68.
- Масленникова Л., 1941. Материалы по гидробиологии Уфалейских озер // Труды Уральского отделения ВНИИОРХ. Т. 3. С. 24–36.
- Макареца Е.С., 1978. Видовой состав и продуктивность зоопланктона // Эколого-продукционные особенности озер различных ландшафтов Южного Урала. Л.: Наука. С. 150–188.
- Муравейский С.Д., 1923. Наблюдения над весенним планктоном реки Урала и его стариц // Русский гидробиологический журнал. Т. 2. С. 14–23.
- Огородникова Е.М., 1977. Зоопланктон Шершневского водохранилища и его роль в оценке качества воды // Вопросы биогенного загрязнения и регулирования качества вод Урала. Красноярск: Изд-во СибНИИ гидротехники и мелиорации. С. 27–39.
- Опарина Н.Я., 1923. К фауне коловраток окрестностей г. Перми // Труды Биологического научно-исследовательского ин-та при Пермском государственном ун-те. Т. 1. Вып. 9–10. С. 165–175.
- Подлесный А.В., Троицкая В.И., 1941. Ильменские озера и их рыбохозяйственная оценка // Труды Уральского отделения ВНИИОРХ. Т. 3. С. 121–174.
- Рогозин А.Г., 1995. Коловратки Челябинской области. Миасс: ИГЗ УрО РАН. 128 с.
- Рогозин А.Г., 2000. Зоопланктон // Экология озера Большое Миассово. Миасс: ИГЗ УрО РАН. С. 128–165.

- Рогозин А.Г., 2004. Новые виды коловраток (Rotifera) в фауне водоемов восточной части Южного Урала и Южного Зауралья // Известия Челябинского научного центра. Вып. 3. С. 132–135.
- Рогозин А.Г., 2006. Зоопланктон гипертрофного водоема на примере озера Табанкуль (Южный Урал): биологическое разнообразие и биология некоторых видов коловраток // Известия Челябинского научного центра. Вып. 3. С. 78–82.
- Рогозин А.Г., 2007. О зоопланктоне водоемов западных предгорий Южного Урала (Миньярский пруд на реке Сим) // Известия Челябинского научного центра. Вып. 3. С. 75–79.
- Рогозин А.Г., 2009а. Зоопланктон озера Увильды // Известия Челябинского научного центра. Вып. 1. С. 62–67.
- Рогозин А.Г., 2009б. Зоопланктон озера Малый Теренкуль // Известия Челябинского научного центра. Вып. 3. С. 28–33.
- Рогозин А.Г., 2013. Зоопланктон Аргазинского водохранилища (Южный Урал) и его многолетние изменения // Биология внутренних вод. № 2. С. 25–33.
- Рогозин А.Г., 2018. Материалы по фауне и экологии коловраток Урала. Семейство Brachionidae. Рода *Anuraeopsis*, *Brachionus*, *Notholca* // Зоологический журнал. Т. 97. № 7. С. 273–283.
- Рогозин А.Г., 2018а. О системе биоиндикации трофических условий в водоемах // Химия, физика, биология, математика: теоретические и прикладные исследования: Сборник статей по материалам XI–XII Международной научно-практической конференции “Химия, физика, биология, математика: теоретические и прикладные исследования”. № 5–6(6). М.: Интернаука. С. 10–15.
- Рогозин А.Г., Снитыко Л.В., Тимошкин О.А., 2015. Термоиндикаторные свойства видов зоопланктона и их измерение // Водные ресурсы. Т. 42. № 1. С. 85–91.
- Таусон А.О., 1934. Гидробиологический очерк озер верхней Камы // Труды Пермского биологического ин-та. Т. 6. Вып. 1–2. С. 103–118.
- Таусон А.О., 1935. Дикое озеро и его биология // Ученые записки Пермского гос. ун-та. Т. 1. Вып. 2–3. С. 3–55.
- Таусон А.О., 1936. Гидробиологический очерк озер и рек Гаринского района Свердловской области и их рыбохозяйственная оценка // Ученые записки Пермского гос. ун-та. Т. 2. Вып. 1. С. 85–165.
- Таусон А.О., 1946. Зоопланктон р. Камы на участке с. Галево – р. Белая // Известия Естественно-научного ин-та при Молотовском гос. ун-те. Т. 12. Вып. 5. С. 155–167.
- Таусон А.О., 1947. Планктон верхней Камы // Ученые записки Молотовского гос. ун-та. Т. 4. Вып. 2. С. 3–16.
- Уломский С.Н., 1964. Планктон озера Тургояк // Труды Уральского отделения ГосНИОРХ. Т. 6. С. 83–90.
- Фурман О., Тиебо М., 1910. Фауна некоторых озер Урала: Предварительная заметка // Труды Уральского общества любителей естествознания. Т. 30. С. 69–82.
- Шелкановцев П.Я., 1903. О некоторых озерах в бассейне р. Миасса (Южного Урала) // Землеведение. Т. 2–3. С. 48–73.
- Arvola L., Salonen K., 2001. Plankton community of a polyhumic lake with and without *Daphnia longispina* (Cladocera) // Hydrobiologia. V. 445. Issue 1–3. P. 141–150.
- Azémar F., Moris T., Mialet B., Segers H., Van Damme S. et al., 2010. Rotifers in the Schelde estuary (Belgium): a test of taxonomic relevance // Journal of Plankton Research. V. 32. № 7. P. 981–997.
- Boëchat I.G., Adrian R., 2006. Evidence for biochemical limitation of population growth and reproduction of the rotifer *Keratella quadrata* fed with freshwater protists // Journal of Plankton Research. V. 28. Issue 11. P. 1027–1038.
- Burns C.W., Gilbert J.J., 1986. Direct observations of the mechanisms of interference between *Daphnia* and *Keratella cochlearis* // Limnology and Oceanography. V. 31. P. 859–866.
- Celewicz-Gołdyn S., Kuczyńska-Kippen N., 2017. Ecological value of macrophyte cover in creating habitat for microalgae (diatoms) and zooplankton (rotifers and crustaceans) in small field and forest water bodies // PLoS One. V. 12. № 5. e0177317 (online)
- Cieplinski A., Weisse T., Obertegger U., 2017. High diversity in *Keratella cochlearis* (Rotifera, Monogononta): Morphological and genetic evidence // Hydrobiologia. V. 796. Issue 1. P. 145–159.
- Conde-Porcuña J.M., Declerck S., 1998. Regulation of rotifer species by invertebrate predators in a hypertrophic lake: selective predation on egg-bearing females and induction of morphological defences // Journal of Plankton Research. V. 20. № 4. P. 605–618.
- De Manuel J., Armengol J., 1993. Rotifer assemblages: a contribution to the typology of Spanish reservoirs // Hydrobiologia. V. 255/256. P. 421–428.
- Demetraki A., Paleolog J.S., 2013. Planktonic rotifers of three lakes of Łęczyńsko-Włodawskie lakeland (Eastern Poland) // OL PAN. V. 10. P. 62–69.
- Devetter M., 1998. Influence of environmental factors on the rotifer assemblage in an artificial lake // Hydrobiologia. V. 387. P. 171–178.
- Diéguez M., Modenutti B., Queimaliños C., 1998. Influence of abiotic and biotic factors on morphological variation of *Keratella cochlearis* (Gosse) in a small Andean lake // Hydrobiologia. V. 387/388. P. 289–294.
- Eckert B., Walz N., 1998. Zooplankton succession and thermal stratification in the polymictic shallow Müggelsee (Berlin, Germany): a case for the intermediate disturbance hypothesis? // Hydrobiologia. V. 387. Issue 0. P. 199–206.
- Ejsmont-Karabin J., 2012. The usefulness of zooplankton as lake ecosystem indicators: Rotifer Trophic State Index // Polish Journal of Ecology. V. 60. № 2. P. 339–350.
- Eloranta P., 1982. Notes on the morphological variation of the rotifer species *Keratella cochlearis* (Gosse) s.l. in one eutrophic pond // Journal of Plankton Research. V. 4. Issue 2. P. 299–312.
- Freedman B. 1995. Environmental ecology: The ecological effects of pollution, disturbance, and other stresses. London: Academic Press Ltd. 606 p.
- Gadhikar Y.A., Savale S.P., 2016. Seasonal abundance and diversity of rotifers of Shahanoor dam, Amravati District, India // Universal journal of environmental research and technology. V. 6. Issue 2. P. 82–90.

- Gilbert J.J., 1985. Competition between rotifers and *Daphnia* // Ecology. V. 66. Issue 6. P. 1943–1950.
- Galkovskaja G.A., 1987. Planktonic rotifers and temperature // Hydrobiologia. V. 147. P. 307–317.
- Galkovskaja G.A., Mitjanina I.F., 1989. Morphological structure and functional patterns of *Keratella cochlearis* (Gosse) populations in stratified lakes // Hydrobiologia. V. 186/187. P. 119–128.
- Gopko M.V., Telesh I.V., 2013. Estuarine trophic state assessment: New plankton index based on morphology of *Keratella* rotifers // Estuarine Coastal and Shelf Science. V. 130. P. 222–230.
- Haberman J., 2000. Dominant zooplankton species in Lake Peipsi // Proceedings of Estonian Academy of Sciences. Biology and Ecology. V. 49. № 1. P. 34–51.
- Haberman J., Halnda M., 2014. Indices of zooplankton community as valuable tools in assessing the trophic state and water quality of eutrophic lakes: Long term study of Lake Võrtsjärv // Journal of Limnology. V. 73. № 2. P. 263–273.
- Hakkari L., 1978. On the productivity and ecology of zooplankton and its role as food for fish in some lakes in central Finland // Biological Research Reports. University Jyväskylä. V. 4. P. 1–87.
- Herzig A., 1987. The analysis of planktonic rotifer populations: A plea for long-term investigations // Hydrobiologia. V. 147. P. 163–180.
- Hewitt D.P., George D.G., 1987. The population dynamics of *Keratella cochlearis* in a hypereutrophic tarn and the possible impact of predation by young roach // Hydrobiologia. V. 147. P. 221–227.
- Hillbricht-Ilkowska A., 1983. Morphological variation of *Keratella cochlearis* (Gosse) in Lake Biwa, Japan / Biology of Rotifers. Developments in Hydrobiology. V. 14. Dordrecht: Springer. P. 297–395.
- Hofmann W., 1983. Interactions between *Asplanchna* and *Keratella cochlearis* in the Plußsee (north Germany) // Hydrobiologia. V. 104. P. 363–365.
- Hofmann W., 1987. Population dynamics of hypolimnetic rotifers in the Plußsee (north Germany) // Hydrobiologia. V. 147. P. 197–201.
- Hofmann W., Höfle M.G., 1993. Rotifer population dynamics in response to increased bacterial biomass and nutrients: a mesocosm experiment // Hydrobiologia. V. 255/256. P. 171–176.
- Holst H., Zimmermann H., Kausch H., Koste W., 1998. Temporal and spatial dynamics of planktonic rotifers in the Elbe estuary during spring // Estuarine, Coastal and Shelf Science. V. 47. P. 261–273.
- Hugh J.M., Gilbert J.J., 1991. Competition between *Keratella cochlearis* and *Daphnia ambigua*: Effects of temporal patterns of food supply // Freshwater Biology. V. 25. Issue 2. P. 189–198.
- Jersabek C.D., Bolortsetseg E., 2010. Mongolian rotifers (Rotifera, Monogononta) – a checklist with annotations on global distribution and autecology // Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. V. 159. P. 119–168.
- Jonsson T., Cohen J.E., Carpenter S.R., 2005. Food webs, body size, and species abundance in ecological community description // Advances in ecological research. V. 36. P. 1–78.
- Kirk K.L., 2002. Competition in variable environments: experiments with planktonic rotifers // Freshwater Biology. V. 47. P. 1089–1096.
- Lehtovaara A., Arvola L., Keskitalo J., Olin M., Rask M. et al., 2014. Responses of zooplankton to long-term environmental changes in a small boreal lake // Boreal Environment Research. V. 19 (suppl. A). P. 97–111.
- Mäemets A., 1983. Rotifers as indicators of lake types in Estonia // Hydrobiologia. V. 104. Issue 1. P. 357–361.
- May L., Spears B.M., Dudley B.J., Gunn I.D.M., 2014. The response of the rotifer community in Loch Leven, UK, to changes associated with a 60% reduction in phosphorus inputs from the catchment // Hydrobiologia. V. 99. № 1–2. P. 65–71.
- Medeiros A.M.A., Barbosa J.E.L., Medeiros P.R., Rocha R.M., Silva L.F., 2010. Salinity and freshwater discharge determine rotifer distribution at the Mossoró River estuary (semiarid region of Brazil) // Brazilian Journal of Biology. V. 70. № 3. 551–557.
- Nogrady T., 1980. Canadian Rotifers II. Parc Mont Tremblant, Quebec // Hydrobiologia. V. 71. Issue 1. P. 35–46.
- Pedrozo C. Da S., Rocha O., 2005. Zooplankton and water quality of lakes of the northern coast of Rio Grande do Sul State, Brazil // Acta Limnologica Brasiliensia. V. 17. № 4. P. 445–464.
- Pejler B., 1980. Variation in the genus *Keratella* // Hydrobiologia. V. 73. P. 207–213.
- Pejler B., Bērziņš B., 1989. On choice of substrate and habitat in brachionid rotifers // Hydrobiologia. V. 186. P. 137–144.
- Primicerio R., 2000. Seasonal changes in vertical distribution of zooplankton in an oligotrophic, subarctic lake (Lake Takvatn, Norway) // Limnologica. V. 30. P. 301–310.
- Radwan S., 1976. Planktonic rotifers as indicators of lake trophy // Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska Lublin. V. 31. P. 227–235.
- Roche K.F., 1993. Temporal variation in the morphology of the rotifer *Keratella quadrata* (Müller, 1786) // Annales de Limnologie. V. 29. № 2. P. 119–127.
- Sharma B.K., Sharma S., 2014. The diversity of Indian Brachionidae (Rotifera: Eurotatoria: Monogononta) and their distribution // Opuscula Zoologica Budapest. V. 45. № 2. P. 165–180.
- Sladeček V., 1983. Rotifers as indicators of water quality // Hydrobiologia. V. 100. P. 169–201.
- Stemberger R.S., Gilbert J.J., 1987. Multiple-species induction of morphological defenses in the rotifer *Keratella testudo* // Ecology. V. 68. P. 370–378.
- Telesh I.V., 1993. The effect of fish on planktonic rotifers // Hydrobiologia. V. 255/256. P. 289–296.
- Virro T., 2001. Life cycle patterns of rotifers in Lake Peipsi // Hydrobiologia. V. 446/447. Issue 1. P. 85–93.
- Walz N., 1997. Rotifer life history strategies and evolution in freshwater plankton communities // Evolutionary Ecology of Freshwater Animals: Concepts and Case Studies. Basel, Boston, Berlin: Birkhäuser. P. 119–150.
- Williamson C.E., 1986. The swimming and feeding behavior of *Mesocyclops* // Hydrobiologia. V. 134. P. 11–19.
- Zimmermann C., 1974. Die pelagischen Rotatorien des Sempachersees, mit spezieller Berücksichtigung der Brachioniden und der Ernährungsfrage // Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie. Bd. 36. P. 205–300.

**MATERIALS TO THE FAUNA AND ECOLOGY OF ROTIFERS IN THE URALS.
FAMILY BRACHIONIDAE (ROTIFERA, EUROTATORIA, PLOIMA).
GENUS *KERATELLA***

A. G. Rogozin*

Ilmen State Nature Reserve, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Miass 456317, Russia

**e-mail: rogozin57@gmail.com*

Information on the distribution in the Urals of the rotifer genus *Keratella*, family Brachionidae, is summarized based on the author's research and an analysis of literature sources. Data on their localities, biology and quantitative development in the Urals' waters are presented. *Keratella cochlearis* and *K. quadrata* are the most common and abundant. *Keratella irregularis* and *K. tecta* also play important roles in zooplankton communities. The other 6 species of the genus are rare in the Urals.

Keywords: Rotifera, Eurotatoria, Ploima, Brachionidae, rotifers, Urals, fauna, distribution, species biology