

Министерство науки и высшего образования РФ
Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной биологии и биотехнологий
Кафедра водных и наземных экосистем

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой

_____ М.И. Гладышев
подпись инициалы, фамилия
«_____» _____ 2023 г.

БАКЛАВРСКАЯ РАБОТА

06.03.01 Биология

Видовое разнообразие зоопланктона рыбных и безрыбных горных озёр
(на примере озёр хребта Ергаки, Западный Саян)

Руководитель

подпись, дата

в.н.с., д.б.н.

должность, учёная степень

О.П. Дубовская

инициалы, фамилия

Выпускник

подпись, дата

К.В. Хорошко

инициалы, фамилия

Красноярск 2023

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	5
1. Характеристика горных озёр и видовой состав зоопланктона	5
2. Пределы колебаний численности, биомассы и уровень количественного развития зоопланктона горных озёр	22
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	26
1. Характеристика района исследования	26
2. Методы сбора и обработки проб зоопланктона	30
2.1. Орудия для сбора зоопланктона (обзор)	30
2.2. Консервация планктонных проб	32
2.3. Сбор и обработка проб на озёрах Ергак	32
3. Методы анализа материала	33
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ	35
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	43
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	44

ВВЕДЕНИЕ

Неоднородность окружающей среды влияет на расселение и взаимодействие видов и, как следствие, на формирование сообщества. Обычно мы можем обнаружить общие закономерности в рамках изменчивости окружающей среды как зоны [48], поэтому можно ожидать определённые видовые комплексы и организацию экосистемы.

Альпийские озёра представляют собой прекрасные примеры экосистем [33], типичные элементы горных ландшафтов. Среди основных особенностей горных озёр можно назвать небольшой водосбор, низкое содержание биогенных элементов, низкую минерализацию воды и невысокие темпы первичной продукции [15]. Однако, в настоящее время в виду антропогенной нагрузки даже труднодоступные и малоизученные водоёмы могут подвергаться нарушению естественного состояния их среды и биоты. В связи с этим очевидна актуальность исследований лимнических экосистем горных озёр. Экологические особенности горных озёр можно определить путём изучения структуры сообщества зоопланктона и проверки наличия общих закономерностей и отклонений, которые могут быть связаны с особенностями окружающей среды.

Цель выпускной квалификационной работы – проверить гипотезу о большем видовом разнообразии зоопланктона в рыбных озёрах по сравнению с безрыбными на примере горных озёр хребта Ергаки, Западный Саян.

Исходя из цели, сформулированы следующие **задачи**:

- 1) изучить общую характеристику Ойского, Радужного, Карового и Светлого горных озёр хребта Ергаки (Западный Саян) и особенности зоопланктона озёр горного пояса по литературным источникам;
- 2) оценить видовое богатство и разнообразие зоопланктона 4-х озёр хребта Ергаки, из которых Каровое и Светлое безрыбные, а в Ойском и

Радужном обитает рыба, в частности, оценить α -разнообразие с помощью ПО Past 4.03;

3) оценить трофность 4-х озёр хребта Ергаки по биомассе зоопланктона;

4) сравнить рыбные и безрыбные озера по видовому разнообразию и биомассе зоопланктона.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Зоопланктон является важным компонентом пресноводных экосистем, и известно, что их местное разнообразие обусловлено многими факторами [42]. Я проанализировала фаунистическое разнообразие и состав пресноводных горных озёр из 35 материковых и островных регионов: от Аляски до Чукотского полуострова, от Норвегии до Индии, чтобы изучить влияния условий среды на видовой состав и особенности развития зоопланктонных организмов и определить основные закономерности их видового богатства и распределения.

1. Характеристика горных озёр и видовой состав зоопланктона

Географически регионы исследуемых горных озёр охватывают широкий диапазон широт (46-85° с. ш.), представляющих климатические зоны от области высотной поясности до полярных пустынь. В меньшей степени, однако они также охватывают циркумполярные районы в продольном направлении, причем в равной степени представлены как Евразийский, так и Американский континенты [42]. Высоты расположения горных озёр варьируются в больших пределах, от 158,7 м до 3550 м над уровнем моря, площади поверхности водяного зеркала достигают от <1 м² до 873 000 м², максимальные глубины озёр разнятся от 0,6 м до 325 м, и, последнее, средние показатели глубины составляют 4,1-35,4 м [46; 11; 34; 4; 42, 5; 41; 38].

Олиготрофное озеро Атнсьоен (Atnsjøen) расположено на юго-востоке Норвегии, в муниципалитете Стор-Элвдалъв. Озеро расположено на высоте 701 м над уровнем моря и имеет площадь зеркала 4,8 км², максимальная глубина 80 м, средняя глубина 35,4 м и время удержания воды 6 месяцев. Площадь водосбора 457 км², большая часть которого (85%) находится выше линии деревьев (1000 м над уровнем моря). Высокогорная флора состоит из растительности высокогорных и низкогорных тундр, тогда как сосна (*Pinus sylvestris*) и берёза (*Betula pubescens*) преобладают ниже границы деревьев. Водосбор состоит в основном из полевошпатовых кварцитов с местами

крупными месторождениями четвертичных и флювиальных материалов. Район вокруг оз. Атнсьоен (Atnsjøen) имеет континентальный климат со среднегодовой температурой 0,7°C и осадками 555 мм. Ледяной покров на озере держится с конца ноября до конца мая. Водораздел оз. Атнсьоен (Atnsjøen) остается относительно незатронутым деятельностью человека из-за его удалённости и расположения большей части водосбора в национальном парке Рондане. Атнсьоен (Atnsjøen) – рыбное озеро, наиболее распространёнными видами рыб здесь являются арктический голец (*Salvelinus alpinus*) и форель (*Salmo trutta*), которые доминируют в пелагической и литоральной зонах соответственно. В донных отложениях (керне) оз. Атнсьоен (Atnsjøen) было зарегистрировано 23 таксона кладоцер. Наиболее распространёнными были представители рода *Eubosmina*, составляя 71,8-91,3% зоопланктонного сообщества. Видовой состав, главным образом, формируют следующие виды: *Daphnia longispina*, *Acroperus harpae*, *Chydorus sphaericus*, *Alona restangula*, *A. guttata*, *A. affinis*, *A. quadrangularis*, *A. intermedia*, *Alonella nana*, *Rhynchotalona falcata* [38].

Озеро Диктар Эрик (Lake Diktar Erik) небольшое озеро (0,1 км²), расположенное на севере Швеции. В геологии коренных пород региона преобладают гранит и продукты его метаморфизма, а преобладающая растительность водосбора состоит из горных берёзовых лесов (*Betula pubescens* ssp. *tortuosa*). Озеро находится на высоте 375 м над уровнем моря и имеет максимальную глубину 16 м (глубина по Секки – 6 м). Озеро олиготрофное и слабогуминовое, с рН 6,3. Доминирующими видами считаются *Daphnia* ssp. (Cladocera; Crustacea), изотопный состав углерода покоящихся яиц которой в керне представлял исследовательский интерес для [30].

Озеро Зелёное (Green Lake) 4 расположено на высоте 3550 м над уровнем моря в долине Зелёных озёр (GLV), покрытой ледниковыми породами коренных пород в северо-центральной части штата Колорадо, США, которая служит истоком ручья Норт-Боулдер-Крик. Озеро имеет площадь поверхности

5,3 га при средней глубине 4,1 м, максимальной глубине 13,5 м и остаётся незарыбленным и, естественно, без рыбы. В состав доминантного комплекса зоопланктона Зелёного озера входят крупнотелые кладоцеры *Daphnia pulicaria*, *D. melania*, *D. middendorffiana* и каляноидные копеподы *Hesperodiptomus shoshone* [41].

Далее рассмотрим характеристику 11 озёр, расположенных в 4 районах (Камчатский полуостров, хребет Ергаки, Большеземельская тундра и Республика Беларусь). Озёра имеют разную площадь поверхности, от 0,1 км² (Каровое озеро) до 77 км² (Курильское озеро) и различные максимальные глубины, от 1,5 м в Километровом озере до 316 м в Курильском озере. Озёра, расположенные на полуострове Камчатка, в горах Ергаки и в Большеземельской тундре олиготрофные, а озёра, расположенные в Республике Беларусь, мезо- и эвтрофные: Лукомльское озеро является водоёмом-охладителем Лукомльской ТЭЦ. Температурная стратификация отсутствовала во всех озёрах в местах отбора проб, кроме одного случая: оз. Курильское в августе. Все озёра имели околонейтральную рН, от 6,8-7,2 у Курильского и до 8,6 у Километрового (Большеземельская тундра). В июне-августе 2008 г. пробы зоопланктона отбирали в оз. Курильское (полуостров Камчатка) и в 2009 г. – во всех остальных озёрах. В июле из трёх озёр Перебродской группы и оз. Лукомльское (Республика Беларусь) было отобрано по две пробы, из литорали и пелагиали (ближе к центру), поскольку известно, что пелагический и литоральный планктонные сообщества существенно различаются, а также может различаться температура воды. В июле по две пробы, в центре и в бухте, также были взяты в одном озере Большеземельской тундры Большой Харбей и в августе-сентябре в одном озере Ергак – Ойском. Из всех остальных озёр, которые были сравнительно небольшими и (или) не имели литорали, покрытой макрофитами, была взята одна проба на центральном участке. Во всех водоёмах зарегистрированы две группы доминирующих организмов зоопланктона: Copepoda – 10 (*Cyclops scutifer*; *C. abyssorum*; *Eucyclops macruioides*; *Acanthocyclops viridis*; *Arctodiptomus* sp.; *Acanthodiptomus denticornis*;

Eudiaptomus gracilis; *E. graciloides*; *Mesocyclops leuckarti*; *Thermocyclops oithonoides*), Cladocera – 8 (*Daphnia longiremis*; *D. longispina*; *D. galeata*; *Bosmina longispina*; *B. crassicornis*; *Diaphanosoma brachyurum*; *Ceriodaphnia pulchella*; *Polyphemus pediculus*). В горном озере хребта Ергаки из копепод преобладал *Arctodiaptomus* sp., а из кладоцер – *D. galeata* [34].

А.А. Новичкова и А.И. Азовский [42] представили обширную базу данных по пресноводным микроракообразным (Cladocera и Copepoda) из различных 27 арктических континентальных и островных регионов, включая некоторые горные озёра. Географически регионы охватывают широкий диапазон широт (46-85° с. ш.), представляющих климатические зоны от бореальных лесов до полярных пустынь. Они также охватывают циркумполярные районы в продольном направлении, причем в равной степени представлены как Евразийский, так и Американский континенты. Общий видовой список включал 380 видов (161 Cladocera и 219 Copepoda). Количество зарегистрированных видов сильно варьировалось в зависимости от региона, причем Земля Франца-Иосифа была самой бедной, а Норвегия – самой богатой (7 и 184 вида соответственно). В целом, общее богатство уменьшалось к северу, следуя общей широтной тенденции.

Согласно вышеупомянутой базе данных авторов, 8 видов Copepoda (*Arctodiaptomus novosibiricus*, *Eurytemora gracilicauda*, *Cyclops canadensis*, *Megacyclops magnus*, *Archisenia sibirica*, *Bryocamptus arcticus*, *B. tikchikensis* и *Moraria arctica*) и 7 Cladocera (*Daphnia umbra*, *Chydorus arcticus*, *Alona fabricii*, *A. werestschagini*, *Rhynchotalona kistarae*, *Latona glacialis* и *Holopedium groenlandicum*) были ограничены в своем распространении арктическими регионами с летними температурами от 0 до -13°C. Что касается этих кладоцер с арктическим распространением, то *D. umbra* относительно широко распространена в холодных районах Голарктики, недавно описанный *A. werestschagini* имеет разобщенный арктико-альпийский ареал и, вероятно, является адаптированным к холоду послеледниковым реликтом, а *Ch. arcticus*

считается таксоном неясного статуса и, вероятно, синонимичен *Ch. sphaericus*. Остальные четыре вида являются эндемиками Гренландии. Однако эти виды были обнаружены исключительно на юго-западном побережье вплоть до 67° с. ш., то есть в самой теплой части острова. Напротив, целых 32 кладоцеры и 26 копепод были ограничены районами с температурой выше 13°C. Среди них было зарегистрировано несколько типично субтропических или даже тропических форм из двух регионов с самым мягким климатом, например, *Ceriodaphnia cornuta*, *Macrothrix spinosa* (Западная Сибирь), *Bunops serricaudata* (Западная Сибирь, Онтарио) или *Dunhevedia crassa*, *Eucyclops prionophorus* и *Homocyclops ater* (Онтарио). Несколько других тепловодных видов продемонстрировали азональный тип речного распространения, проникая далеко на север вдоль речных бассейнов, например, *Bosminopsis deitersi*, который был обнаружен в низовьях Оби и в дельте Лены. В целом, копеподы, по-видимому, более термотолерантны, чем кладоцеры [42].

Гидрографическая сеть Полярного Урала развита достаточно хорошо. В её северной части насчитывается большое количество горно-долинных озёр как тектонического, так и ледникового происхождения. Одним из наиболее крупных водоёмов Полярного Урала является озеро Манясейто, которое состоит из основной большой горной части и вдвое меньшей равнинной. Подножье гор Большой и Малый Манясей возвышают озеро на высоте 158,7 м над уровнем моря, а его котловина вытягивается в западно-восточном направлении. Его горная и равнинная части заметно отличаются друг от друга показателями площади и максимальной глубины, 1,18 км² и 0,46 км², 58 м и 18 м соответственно. В июле 2013 г. поверхностный водный слой на горном участке прогревался до 16,5°C, температура воды у поверхности равнинного составляла 18,5°C, рН соответствовала 5,68 и 5,53. Основные источники питания оз. Манясейто получает от атмосферных осадков – снега, дождевой воды и талых вод ледников. Это горно-долинное озеро расположилось в горной тундре на расстоянии 8 км от магистрального газопровода и грунтовой автомобильной дороги. Помимо гор, его окружают холмы разной высоты, часто

со скалистыми склонами. Горные массивы образуют естественный барьер против антропогенного пылевого загрязнения озера. Озеро богато запасами рыбы, здесь обитают арктический голец (*Salvelinus alpinus*), хариус (род *Thymallus*) и пелядь (*Coregonus peled*). Зоопланктон оз. Манясейто представлен видами, распространенными в северных водах и характеризующимися низкой численностью. Низкое видовое богатство зоопланктона является общей чертой горных озёр, включая водоёмы Полярного Урала. В оз. Манясейто насчитывается 12 таксонов зоопланктона: 4 Copepoda – *Eudiaptomus gracilis*, *Eudiaptomus* sp., *Cyclops scutifer*, *C. strenuous* (s. lat), 4 Cladocera – *Daphnia galeata*, *D. sp. juv.*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina* (E.) cf. *kessleri*, 4 Rotifera – *Synchaeta pectinata*, *Keratella cochlearis*, *Kellicottia longispina*, *Conochilus unicornis*. По 8 видов в горной части и 11 – в равнинной части оз. Манясейто. Уникальная морфология озера и слабое развитие высших водных растений повлияли на развитие в нём эвпланктонных и эврибионтных форм. Состав планктонной фауны на мелководье и глубине сходен. Однако *Chydorus sphaericus* является исключением и встречается только в пелагической зоне [6].

О.С. Бурмистрова и Н.И. Ермолаева [3] опубликовали обобщённые сведения по своим исследованиям и другим литературным источникам о зоопланктоне высокогорных озёр Алтая. В период с 1999 по 2001 г. проводилось изучение планктонной фауны 14 озёр, расположенных в высокогорной местности Алтая. Озеро Джулукуль расположено в глубине древней донной морены в южной части Чулышманского плато. Рыбные ресурсы озера весьма скудны, и доподлинно известно только о двух видах: сибирском хариусе (*Thymallus arcticus*) и османе (*Oreoleuciscus potanini*). Кара-Кудюрская, Сарыачинская и Чибитская речные системы объединяют в себя около 40 озёр на границах рек Кубадру, Кара-Кудюр (левые притоки р. Башкаус) и Чибит (правый приток р. Чуя). Озёра относятся к ледниково-моренному типу и занимают высоты от 1600 до 2000 м над уровнем моря. Они отличаются глубоководностью и низкими температурами воды летом (13-18°C), также являются проточными. В основном местные водоёмы не отличаются

высоким уровнем развития высшей водной растительности, видовое разнообразие малочисленно. В озёрах водится всего 5 видов рыб: сибирский голец (*Nimachilus barbatulus toni*), сибирский подкаменщик (*Cottus sibiricus*), осман (*O. potanini*), пелядь (*Coregonus peled*) и муксун (*Coregonus muksun*). Укок – плоское плато на высоте 2500 м, расположенное в самой южной точке Горного Алтая, без лесов, прорезанное крутыми изгибами реки Ак-Алахи, со множеством озёр и больших скал. Здесь есть оба основных типа озёр: термокарстовые и морено-подпрудные. Репрезентативными видами рыб являются сибирский хариус (*T. arcticus*), осман (*O. potanini*) и голянь (*Phoxinus phoxinus*) [3].

Общий видовой список озёр Горного Алтая включал 53 вида и формы беспозвоночных. Наибольшим разнообразием отличались Rotifera – 24 вида, Cladocera – 19 видов и Copepoda – 10. Количество зоопланктона демонстрирует большую изменчивость. В оз. Джулукуль обнаружено 14 видов, среди которых доминировали *Polyarthra major* и *Chydorus sphaericus*. Среди 12 найденных видов в оз. Талдуколь представителей Rotifera не обнаружено. Доминировали *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *C. affinis*, *Polyphemus pediculus* и *Megacyclops viridis*. В оз. Чейбоколь зарегистрировано 6 видов, 2 из которых Cladocera и 4 Copepoda. Доминировали *Megacyclops viridis* и *Mesocyclops leuckarti*. В оз. Узунколь обнаружено 16 видов. Доминировали *Ceriodaphnia affinis*, *C. quadrangula* и *Polyphemus pediculus*. В прибрежной части отмечен *Peracantha truncata*, на открытых участках – *Bosmina longirostris*. Зоопланктон озёр Балыктыколь и Красное включал по 18 видов. Основные виды включают: *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia quadrangula* и *Polyphemus pediculus* и *Euchlanis dilatata*, *Brachionus calyciflorus* и *Daphnia pulex* соответственно. В Тархатинском озере присутствует 21 вид, среди которых характерные доминанты *Acanthodiptomus denticornis* и *Daphnia longispina*. В зоопланктоне озера – истока р. Колгута, 7 видов, однако монодоминант – *Kellicottia longispina*. В неглубоком озере с чистой водой, которое является истоком р. Жумала, обнаружено 8 видов. В оз. Укок обнаружено 13 видов, преобладающие

– *Kellicottia longispina* и *Bosmina longispina*. В оз. Гусиное – 9 видов. В заросшей литорали доминировали *Paracyclops fimbriatus*, *Acroperus harpae* и *Alona affinis*, в центре озера – эврибионтные *Mesocyclops leuckarti*, *Bosmina longispina* и *Chydorus sphaericus*. В озере-спутнике оз. Гусиное обнаружено 10 видов. Доминировали *Kellicottia longispina*, *Bosmina longispina* и *Eudiaptomus graciloides*. В бассейне р. Ак-Алаха исследовано 2 озера – Ледниковое и безымянное, расположенное у истоков реки. В оз. Ледниковое обнаружено 14 видов, безымянном – 10. Основу сообщества оз. Ледниковое составляли *Eudiaptomus graciloides*, *Megacyclops gigas*, *Brachionus angularis* и *Daphnia longispina*, безымянного – *Bosmina longispina*, *Mesocyclops leuckarti* и *Kellicottia longispina*. С площадью озёр связаны особенности видового состава зоопланктона: только в водоёмах площадью <1 км² отмечены *Brachionus quadridentatus ancilognatus*, *Lepadella ovalis*, *Polyarthra remata* и *Pleuroxus striatus*, в водоёмах с большей площадью, – *Bipalpus hudsoni*, *Polyarthra major*, *Ceriodaphnia affinis*, *Daphnia cucullata* и *Simocephalus mixtus* [3].

Горное озеро Шебеты расположено на высоте 1567,4 м над уровнем моря в пределах буферной зоны бассейна озера Байкал. Высота отрогов Чиконокского хребта, окружающих водоём, колеблется от 1653,5 м над уровнем моря на севере до 2252,8 м над уровнем моря на юге. Вершины хребтов широкие, закруглённые, склоны крутые. Скалистые россыпи находятся на гребнях хребтов и вдоль склонов. Озеро открытое. В его юго-западной части в озеро впадает ручей Пороховой, а на западе из озера вытекает безымянный ручей. Оз. Шебеты имеет ледниково-подпрудное происхождение. Оно образовалось в результате перекрытия долины прибрежной мореной ледника Сартлан, который стекал по долине ручья Мельничная с северного мегасклона лысой вершины Быстринский Голец. Площадь озера составляет 873000 м², объём – 15,7 км³, площадь водосборного бассейна – 10,5 км². Среди некоторых других характеристик оз. Шебеты в исследуемых зонах отмечена глубина от 3,15 м в прибрежье до 29,2 м в пелагиали, температура воды закономерно снижалась от 18,5°C к 11°C на глубине, рН околонеутральная 7,85-7,45. Озеро

питается за счёт таяния снега и дождевой воды. Зоопланктонное сообщество состоит из 35 видов, из которых Rotifera 9, Cladocera 19 и Copepoda 7. Из 29 видов распределение в литорали следующее: Rotifera 7, Cladocera 16 и Copepoda 6, в пелагиали из 16 видов: Rotifera 7, Cladocera 7 и Copepoda 2. *Collotheca* sp., *Conochilus unicornis*, *Kellicottia longispina*, *Notholca squamula*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Holopedium gibberum*, *Polyphemus pediculus*, *Cyclops abyssorum* являются типичными представителями летнего планктона глубоководных олиготрофных озёр, таких как оз. Шебеты [35].

В 2003 г. Беляевой [28] были обобщены фаунистические данные по Cladocera (Crustacea) Горного Алтая по опубликованным и авторским находкам. Качественные пробы были отобраны в прибрежной зоне 18 олиготрофных озёр Горного Алтая, расположенных на высоте 450-2700 м над уровнем моря. Пробы отбирались на обширной территории Катунского хребта и хребта Корбу, плато Укок и Чулышман. Катунский хребет: Верхний Куйгук – большое подпрудное озеро на границе альпийской и субальпийской зон, соединено ручьём с оз. Нижним Куйгуком; озеро Нижний Куйгук – меньше и мельче предыдущего, исток р. Куйгук; озеро Верхнее Мультиинское имеет сложное происхождение: его южная часть – барьерная, северная – покрыта льдом, расположено на границе альпийской и субальпийской зон; оз. Среднее Мультиинское единственное в Катунском хребте с растительностью в литорали – субальпийское; Нижнее Мультиинское – большое субальпийское озеро с каменистыми берегами, исток р. Мульта; большое двухкилометровое озеро Кучерлинское находится в лесополосе; Святое – небольшое округлое озеро, расположенное прямо под ледником. Вода малопрозрачная из-за высокого содержания ледникового ила. Аккаюкское №4 – небольшое озеро под ледником Аккаюк в безлесном поясе с высоким содержанием ледникового ила. Озеро Аккаюкское № 5 – очень мелкое, в безлесном поясе со значительным притоком и оттоком и сравнительно прозрачной водой. Оз. Уймень – большое субальпийское озеро Сумультиинского хребта, расположенное недалеко от Горно-Алтайска. Озёра плато Укок: Укок и Чембак-Куль – большие озёра в

системе р. Аргут; оз. Длинное (Шалдан-Коль) входит в бассейн реки Чуя. Безымянное озеро в бассейне р. Чулышман единственное выбранное озеро одноимённого плато. Оз. Телецкое – крупный субальпийский и наиболее изученный водоём Горного Алтая [28].

С добавлением данных автора [28] известная фауна клadoцер Горного Алтая насчитывает 37 видов. Она не имеет эндемичных таксонов и сходна с фаунами других горных водоёмов умеренных широт. Из 22 обнаруженных видов ветвистоусых 19 являются эвритопными и широко распространены по всей Палеарктике или Голарктике. Пять видов: *Alona guttata*, *Alonella nana*, *Ceriodaphnia pulchella*, *C. rotunda*, *Macrothrix groenlandica*, были отмечены для этого региона впервые. С другой стороны, 15 видов, отмеченных предыдущими исследователями, также из пелагической зоны, в данной коллекции отсутствовали. Два вида, *Chydorus* cf. *sphaericus* и *Alona werestschagini*, встретились более чем в половине исследуемых участках. Пять видов: *Ceriodaphnia ouadrangula*, *C. reticulata*, *C. rotunda*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Graptoleberis testudinaria*, каждый из них встречался только в одном месте сбора. Представители сем. Chydoridae преобладали как качественно, так и количественно. Водоёмы (Верхний и Нижний Куйгук, Кучерлинское, Святое, Аккаюкское №4 и №5) с наиболее бедным составом в 0-3 видов расположены на больших высотах (1770-2500 м над уровнем моря) в Катунском хребте. Здесь встречаются следующие виды: *Chydorus* cf. *sphaericus*, *Alona werestschagini* и *Macrothrix groenlandica*. Высокогорные барьерные озёра (Верхнее, Среднее и Нижнее Мультинское, Уймень, пруд у оз. Укок, озеро, впадающее в оз. Чейбек-Кель) расположены на 1600-2700 м над уровнем моря в разных диапазонах. В каждом озере обитало по 3-6 видов; а всего здесь встречалось 10 общих: *Chydorus* cf. *sphaericus*, *Alona werestschagini*, *Acroperus harpae*, *Alona affinis*, *Eurycercus lamellatus*, *Daphnia longispina*, *Alona guttata*, *Alonella nana*, *Bosmina longirostris* и *Scapholeberis mucronata*. Озёра третьей группы располагались в широком диапазоне высот (450-2650 м) от альпийского до субальпийского поясов (Укок, Чейбек-Кель, озеро в долине Кыпчил, Длинное, озеро в бассейне

р. Чулышман, Телецкое). Они характеризовались высоким видовым богатством: 6-12 видов в каждом озере и 22 вида в сумме, в том числе встречающиеся в озёрах двух предыдущих групп. Виды, найденные только в озёрах третьей группы, следующие: *Alonella excisa*, *Bosmina longispina*, *Pleuroxus truncatus*, *Polyphemus pediculus*, *Simocephalus vetulus*, *Ceriodaphnia pulchella*, *C. quadrangula*, *C. reticulata*, *C. rotunda*, *Graptoleberis testudinaria*, *Diaphanosoma brachyurum* [28].

Оз. Телецкое – глубоководный олиготрофный водоём, расположенный в северо-восточной части Горного Алтая на высоте 436 м над уровнем моря, котловина тектонического происхождения. Максимальная глубина озера 325 м, средняя – 174 м. По строению дна и распределению глубин в озере выделяют два плеса: основной (с глубинами 100-325 м) и северо-западный мелководный (10-40 м). Литоральная и сублиторальная зоны основного плеса по площади незначительны. Самые большие заливы – Камга и Кыга. Оз. Телецкое относится к озерам умеренного типа. В период летнего нагревания устанавливается прямая температурная стратификация, ярко выраженный эпилимнион (<20 м) образуется со 2 декады августа. Среднегодовое содержание O₂ в центральной части озера 87% насыщения воды. Максимальная прозрачность воды 13,6 м, средняя – 5,8 м. Список видов зоопланктона озера включает 117 таксонов (под)видового рангов, из них клadoцер 49 таксонов, коловраток – 44, копепод – 24. В 1989-2005 гг. были выявлены коловратки *Brachionus nilsoni*, *Filinia longiseta*, *F. terminalis*, *Lecane luna*, *Euchlanis* sp., *E. lyra*, *Brachionus* sp., *Keratella irregularis*, *Notholca labis*, *N. foliacea*, *Trichotria tetractis*, *T. truncata*, *Lepadella* sp., *Trichocerca longiseta*, *T. (s. str.) elongata*, *Synchaeta pectinata*, *Synchaeta cecilia*. В сентябре 2001 г. в составе зоопланктона зарегистрированы новые для озера виды (*Holopedium gibberum* и *Neutrodiaptomus incongruens*). В 2004 г. впервые определены представители отряда Harpacticoida: *Canthocamptus* sp., *Moraenobiotus insignipes* и *M. sp.* Доминирующий комплекс зоопланктона озера включает 10 видов (*Conochilus unicornis*, *Asplanchna priodonta*, *Kellicottia longispina*, *Polyarthra luminosa*,

Collotheca sp., *Synchaeta* sp., *Ascomorpha ecaudis*, *Bosmina longispina*, *Arctodiaptomus bacillifer*, *Cyclops abyssorum*), большинство из которых достигают максимальной численности летом в период максимального прогрева воды [11].

В августе 2003 г. вода, донные отложения и зоопланктон были собраны на отдаленном безрыбном высокогорном озере Пипит (Pipit; 2217 м над уровнем моря), расположенном в восточной части Канадских Скалистых гор в национальном парке Банф, провинция Альберта. Местный зоопланктон состоял из кладоцер *Daphnia middendorffiana* и веслоногих *Hesperodiaptomus arcticus*, *Acanthocyclops vernalis*. Пробы из пяти низкогорных озёр на высоте <1600 м над уровнем моря (Виста (Vista), пруд Зимородок (Kingfisher Pond), Коппер (Copper), Герберта (Herbert) и Сиббальд (Sibbald)), расположенных в долине Боу в национальном парке Банф, были использованы для создания единой репрезентативной смеси низкогорного зоопланктона. Его таксономический состав: *Daphnia rosea*, *D. pulex*, *Diaptomus sicilis*, *Bosmina longirostris*, *Diacyclops bicuspidatus thomasi*, *Chydorus sphaericus*, *Alona rectangularata*, *Macrocyclus albidus*. Эксперименты по проверке интерактивного воздействия потепления и инвазии на общую численность и таксономический состав местного и импортированного зоопланктона в условиях высокогорных озёр со смесями высоко- и низкогорных видов подтвердили гипотезу о том, что взаимодействие региональных (климат, расселение) и местных (конкуренция, хищничество) факторов влияет на инвазию в альпийские сообщества. Положительное влияние потепления на завезенные мелкие виды, вероятно, было связано с уменьшением размеров тела, от чего сокращается время эмбрионального развития. Следовательно, потепление может стимулировать более мелкие импортированные патогенные виды в большей степени, чем более крупных местных партеногенетических дафний и обоеполых копепоид. Повышение температуры вызывает большой тепловой стресс у крупного зоопланктона, потому что он испытывает непропорциональное увеличение затрат на развитие и дыхание по сравнению с более мелкими таксонами. Таким

образом, было показано, что глобальное потепление может способствовать замещению высокогорных крупных растительных видов низкогорными, более мелкими [39].

В течение октября 2004 г. было обследовано пять высокогорных озёр региона Кхумбу-Гимал (национальный парк Сагарматха, Восточный Непал), который состоит из водоразделов рек Имджа Кхола и Нгозумпа. По долине ледника Чангри Шар на высоте 5400 м над уровнем моря тянется безымянное озеро №5 ледникового питания. Долина ледника Кхумбу охватывает озёра Верхняя Пирамида (Piramide Superiore; 5213 м над уровнем моря) и Нижняя Пирамида (Piramide Inferiore; 5067 м над уровнем моря). Безымянное озеро №14 расположено в долине Лобуче Кхола, высота 4890 м над уровнем моря. Это небольшой (5100 м²) и мелкий (максимальная глубина 0,6 м) водоём с прозрачной водой. В долине Тола – оз. Хидден (Hidden; 5160 м над уровнем моря). Последние две долины принадлежат к самой южной части широкого водораздела р. Дудх-Коси, который впадает в р. Ганг на равнине близ ущелья Чатра (Tartari et al., 1998). Для пяти озёр были отмечены каляниды *Sopropoda*, *Arctodiaptomus jurisowitchi*, кладоцеры, *Daphnia himalaya*, арктическая *D. middendorffiana* и *D. longispina*, и циклопоидные веслоногие, *Cyclops abyssorum* и *C. abyssorum tatricus* [45].

Кольсайские озёра расположены в горах Кунгей Алатау (Юго-Восточный Казахстан) на территории Государственного национального природного парка. В силу труднодоступности озёра плохо изучены. В 1965 г. в озёра была вселена радужная форель (*Oncorhynchus mykiss*), которая успешно прижилась в Нижнем и Среднем Кольсае. Озёра Верхний Кольсай и Сары-Булак безрыбные. Исследования озёр Нижний, Средний, Верхний Кольсай и Сары-Булак проводили в августе 2002, 2006 и 2015 гг. Холодноводные озёра Нижний, Средний и Верхний Кольсай расположены в еловом поясе. Через все озёра протекает одноименная река, берущая начало на северных склонах Кунгей Алатау. В Средний Кольсай впадают ещё две безымянные речки. Озеро Сары-

Булак находится в альпийском поясе. Его питание осуществляется за счёт подземных вод и атмосферных осадков. Температура воды в нём выше, чем в двух других ниже расположенных озёрах. Высотное расположение озёр составляет: Нижний – 1829 м, Средний – 2242 м, и Верхний Кольсай – 2642 м над уровнем моря, а выше всех на высоте 3170 м находится Сары-Булак. Все озёра малые, их площади составляют 0,02 км² (Сары-Булак) и 0,07 км², 0,67 км², 0,58 км² (Верхний, Средний и Нижний Кольсай соответственно). Величина максимальной глубины озёр Кольсай большая – Верхний 25 м, Средний 54 м, Нижний 36,6 м, оз. Сары-Булак, напротив, мелкое – всего 2,5 м. Согласно замерам температуры воды, в августе 2015 г. Кольсайские озёра не прогревались выше 10,1-13,7°C. Вода во всех озёрах щелочная. В различные периоды исследований в составе зоопланктона Кольсайских озёр было обнаружено от 9 до 25 видов. Основной вклад в сходство планктонных фаун озёр вносили коловратки *Asplanchna priodonta*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, ветвистоусые *Chydorus sphaericus*, *Daphnia (Daphnia) galeata* и циклоп *Cyclops vicinus*. Уникальность фауны оз. Сары-Булак связана с присутствием коловратки *Hexarthra bulgarica*, кладоцер *Biapertura verrucosa*, *B. affinis*, циклопа *Megacyclops viridis*, диаптомуса *Eudiaptomus graciloides*. Диаптомус *Acantodiaptomus denticornis* встречался только в 2-х нижних озёрах. В Верхнем Кольсае каланоиды представлены *Arctodiaptomus bacillifer*. Постоянный компонент зоопланктона этого озера – ветвистоусый рачок *Daphnia (Daphnia) pulex*, отсутствующий в др. озерах [16].

Группа из четырех карстовых озёр расположена в горной местности у подножия Эльбруса: Башкаринские озёра – Верхнее и Нижнее (максимальная ширина 840 м и 675 м, максимальные глубины 25 м и 22 м, площадь водяного зеркала 108000 м² и 86000 м²), оз. Шадхурей и оз. Малый Шадхурей (максимальная ширина 150 м и 120 м, максимальные глубины 200 м и 180 м, площадь поверхности 15600 м² и 12100 м²). Морфометрически Башкаринские озёра определяются как мезотрофные и проточные, озёра Шадхурей и Малый Шадхурей – олиготрофные, вода в них чистая, стоячая, неровный рельеф дна со

сдвинутыми в одну сторону глубинами. Зоопланктон представлен широко распространёнными в холодноводных озёрах формами. Всего 57 видов: Rotatoria – 29, Cladocera – 19, Copepoda – 9 видов. 3 вида коловраток – *Kellicottia longispina*, *Conochilus unicornis* и *Polyarthra minor* – массовые формы во всех обследованных озёрах. Во всех озёрах также отмечены не везде многочисленные коловратки: *Polyarthra vulgaris*, *Asplanchna pridonta*, *Keratella cochlearis*, *Bipalpus hudsoni* и кладоцеры: *Holopedium gibberum* и *Bosmina obtusirostris*. Из индикаторов эвтрофности отмечены только коловратки *Trichocerca cylindrica* и *Filinia longiseta*. Олиготрофность озёр доказывает присутствие следующих форм: *H. gibberum*, *B. hudsoni*, *D. cristata*. Первый и вторые виды представлены единичными экземплярами в пробах из мелководного озера Нижнее, последняя не найдена только в верхнем Башкаринском озере. Некоторые виды одного рода замещают друг друга в разных водоёмах, например, эвритермный *Heterocope appendiculata* – обитатель Башкаринских озёр с незначительной глубиной, и холодолюбивый стенотермный *H. borealis* в глубоких и плохо прогреваемых озёрах Шадхурей и Малый Шадхурей; *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides* – аналогично [23].

34 озера расположены в национальных горных парках Канады, включая Банф (22) и Джаспер (6) в провинции Альберта, Йохо (3) и Кутеней (3) в провинции Британская Колумбия. Все естественно безрыбные озёра, заселённые спортивной рыбой, кроме 6, охватывают высотный градиент около 1250 м. Изучаемые озёра находились на высоте от 1120 до 2392 м над уровнем моря (в среднем 1870 м), площадь поверхности от 0,002 до 0,299 км² (в среднем 0,114 км²), температура воды, измеряемая в самой глубокой части озера, от 4,2 до 20,3°C (средняя 11,0°C), максимальная глубина от 2,5 до 43,9 м (средняя 13,3 м). Список пелагических беспозвоночных, собранных в безлёдный сезон середины лета 2010 и 2011 гг., включил 33 таксона (Cladocera – 19, Calanoidea – 6, Cyclopoida – 8). Чаще всего в пелагиали горных озёр был встречен *Gammarus lacustris*. *Daphnia middendorffiana* (оз. Голден (Golden) – 1485 м над уровнем

моря, температура воды 14,3°C, максимальная глубина 10,3 м) и *Hesperodiaptomus arcticus* (оз. Лост (Lost) – 1722 м над уровнем моря, температура воды 18,1°C, максимальная глубина 5,5 м) были единственными видами, многочисленными в абиотически экстремальных высокогорных озёрах, таких как Кавелл (Cavell; 1660 м над уровнем моря, температура воды 7°C, максимальная глубина 6,2 м) и Девон (Middle, Upper Devon Lakes; 2316 и 2331 м над уровнем моря, температура воды 4,5 и 5°C, максимальная глубина 24,1 и 24 м). Напротив, большинство других дафний и веслоногих были обнаружены только в горных озёрах с более умеренным климатом, таких как Айлэнд (Island; 1570 м над уровнем моря, температура воды 18,2°C, максимальная глубина 6,4 м) и Лост. *Daphnia rosea* (оз. Айлэнд (Island)), *Diaptomus tyrelli* (оз. Мерлин (Merlin)), *Orthocyclops modestus* (оз. Снежинка (Snowflake)) были наиболее многочисленны в озёрах с разведённой рыбой: Аппер Консолейшн (Upper Consolation), Джонсон (Johnson), Литтл Герберт (Little Herbert) и Уорден (Warden) [40].

В западных Гималаях (штаты Химачал-Прадеш и Джамму и Кашмир, Индия) расположена зона пересечения фаун, относящихся к Палеарктической и Ориентальной биогеографическим областям. Сборы проб производили в весенние и летние месяцы из 9 водоёмов с разными характеристиками – 4 высокогорных водоёма (1506-3665 м над уровнем моря) и 5, расположенных на равнине (13-788 м над уровнем моря, в том числе два водоёма, Кхичан и Мурга, в пустыне Тар). В штате Химачал-Прадеш были изучены оз. Нако (Nako) и мелководный водоём у пос. Нако. В штатах Джамму и Кашмир – оз. Вулар (Wular) в Кашмирской долине и мелководный водоём у пос. Басго в Ладаке; в штате Раджастан – озеро у пос. Джаствангхар (Jaswantgihar), озеро рядом с трассой между городами Джайпур и Аджмер (Jaipur-Ajmer), мелководный водоём у водохранилища Шивика (Shivika) и у пос. Кхичан (Kheechan). В штате Гуджарат был исследован зоопланктон из озера у пос. Мурга. Все эти озёра различались по размерам – от мелких временных водоёмов до больших по площади, но все они были неглубокими (максимальная глубина 5,8 м).

Солёность воды в водоёмах была невысокой (0,07-0,42%), за исключением одного небольшого водоёма Кхичан (2,34%), расположенного в пустыне. Все озёра характеризовались щелочной реакцией среды (pH 7,5-9,8). В составе зоопланктона были встречены 46 видов организмов, среди которых 18 видов коловраток, 20 видов ветвистоусых и 8 видов веслоногих ракообразных, а также 1 вид Anostraca. Среди веслоногих ракообразных 6 видов представляли Cyclopoida, 2 вида – Calanoida. Впервые для северо-западной Индии зарегистрированы 8 (под)видов коловраток: *Ascomorpha ovalis*, *Asplanchna sieboldi*, *Conochillus unicornis*, *Euchlanis dilatata unisetata*, *Hexarthra fennica*, *Keratella quadrata reticulata*, *Polyarthra remata*, *Trichotria pocillum pocillum*, 5 видов ветвистоусых ракообразных: *Alona quadrangularis*, *Daphnia curvirostris*, *Moina micrura*, *Ovalona cambouei*, *Picripleuroxus denticulatus*, *Pleuroxus adunctus*, 2 вида веслоногих ракообразных *Thermocyclops dybowskii* и *Phyllodiatomus blanci*. Голарктические виды *Acroperus harpae*, *Alona quadrangularis*, *Alonella nana*, *Picripleuroxus denticulatus* и *Polyphemus pediculus* были обнаружены только в горных водоёмах. Среди Cyclopoida 5 космополитических видов (*Macrocyclops albidus*, *Megacyclops viridis*, *Mesocyclops leuckarti*, *Microcyclops varicans* и *Thermocyclops dybowskii*) были встречены и в горных, и в равнинных водоёмах [17].

Анализ данных по литературе исследованных ранее горных водоёмов показывает, что, за исключением эндемичных и встреченных впервые или единично видов, списки наиболее распространённых обитателей планктофауны озёр имеют сходный костяк. Основу видового состава зоопланктона многих высокогорных озёр составляют ветвистоусые и веслоногие рачки и коловратки. Среди Cladocera по встречаемости доминировали *Polyphemus pediculus*, *Daphnia longispina*, *D. middendorffiana*, *Chydorus sphaericus*, *Acroperus harpae*, *Alonella nana*, *A. affinis*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Holopedium gibberum* *Bosmina longispina*. Сообщество Copepoda состоит из таких доминантов, как *Eudiaptomus graciloides*, *E. gracilis*, *Acanthodiatomus denticornis*, *Mesocyclops leuckarti*, *Cyclops abyssorum*, *Megacyclops viridis*. Видов коловраток встречалось

меньше всего, однако в горном поясе преобладали *Kellicottia longispina*, *Conochilus unicornis*, *Keratella cochlearis*. Большинство видов вместе составляло доминирующие комплексы зоопланктона озёра, например, *Conochilus unicornis*, *Kellicottia longispina*, *Bosmina longispina* и *Cyclops abyssorum* – оз. Телецкое [11]; в оз. Гусиное – в заросшей литорали доминировали *Acroperus harpae* и *Alona affinis*, в центральной части озера – эврибионтные *Mesocyclops leuckarti*, *Bosmina longispina* и *Chydorus sphaericus* [3] и др.

2. Пределы колебаний численности, биомассы и уровень количественного развития зоопланктона горных озёр

Ниже мы рассмотрим пределы колебаний численности, биомассы и уровень количественного развития зоопланктона некоторых ранее упомянутых горных озёр. В оз. Манясейто по численности доминировали коловратки *Conochilus unicornis* (56% от всего зоопланктона), *Kellicottia longispina* и ветвистоусый рачок *Daphnia galeata* (по 7%). Наряду с этим 99% биомассы формировали низшие раки в целом благодаря *D. galeata* (72% биомассы всего зоопланктона) и *Eudiaptomus gracilis* (15%). В пелагиали оз. Манясейто преобладали веслоногие раки и коловратки. Массового развития достигали *Cyclops scutifer* (в среднем 22% обилия и 53% биомассы зоопланктона, а также коловратки *Conochilus unicornis* (23-77% численности) и *Kellicottia longispina* (10-16%). Как и в литорали, биомассу здесь образовывали ракообразные, составляя в среднем 98%, в том числе *Daphnia galeata* (8%) и *Eudiaptomus gracilis* (5%). На всей акватории озера были многочисленны науплии и копеподиты Calanoida и Cyclopoidea. Их доля в численности зоопланктона от 7 до 40%, в биомассе – от 7 до 39%. Численность планктонных животных в период исследований составляла в среднем 65,8 тыс. экз./м³, биомасса – 0,78 г/м³ [6].

В высокогорных озёрах Алтая повышение температуры воды способствует увеличению количества коловраток и ветвистоусых рачков, но приводит к уменьшению доли веслоногих и их видовой разнообразия. Общая

численность и биомасса зоопланктона в среднем были невысоки, значения индекса сапробности указывают на олигосапробные условия, за исключением оз. Укок – β -мезосапробное (1,92). В литорали и пелагиали оз. Джулукуль количественно доминировали *Copepoda*, по биомассе – *Cladocera*. У берега численность и биомасса зоопланктона были в $\sim 1,5$ раза выше, чем в центральной части, но без существенных изменений видового состава. У берега и в центре оз. Талдуколь количественные показатели были одинаковые (численность: 1975 г. – 58,5; 2000 г. – $47,5 \pm 6,8$ тыс. экз./м³; биомасса: 1975 г. – 0,3; 2000 г. – $1,7 \pm 0,4$ г/м³), по численности и биомассе преобладали *Cladocera*. В оз. Чейбоколь по численности и биомассе на всей акватории превалировал копеподитно-науплиальный зоопланктон. В литорали показатели численности и биомассы в $\sim 1,5$ раза выше, чем в центре. Численность зоопланктона озёр Чибитской системы 12,0 на 1975 г. и $12,5 \pm 1,6$ тыс. экз./м³ на 2000 г., а биомасса: 1975 г. – 0,5; 2000 г. – $1,1 \pm 0,3$ г/м³. В литоральной части оз. Узунколь по численности и биомассе доминировали *Cladocera*, в центральной – при численном преобладании *Cladocera* их биомасса была близка биомассе *Copepoda*. Численность зоопланктона в пелагиали на $\sim 30\%$ выше, чем в литорали, а биомасса, наоборот, в $3 >$ раз выше. В прибрежье и центре оз. Балыктыколь численность и биомасса фактически не различались, в обеих зонах преобладали *Cladocera*. В оз. Красное по численности на всей акватории доминировали *Copepoda*, по биомассе – *Cladocera*. Численность зоопланктона озера в литорали в 2 раза выше, чем в пелагиали, биомасса в пелагиали – в ~ 5 раз выше, чем в литорали. В прибрежье оз. Тархатинское по численности и биомассе преобладали *Cladocera*, в толще – *Copepoda*. В литорали показатели численности в 3 раза, а биомассы – в 5 раз превышали показатели в пелагиали озера. В озере-истоке р. Колгута по численности у берега и в центре преобладали *Rotifera*, по биомассе – *Copepoda*. Количественные показатели зоопланктона побережья в 1,5 раза выше центра при сохранении соотношения таксономических групп. Для озера-истока р. Жумала были рассчитаны наименьшие количественные показатели (численность 0,4 тыс. экз./м³,

биомасса 0,04 г/м³). Здесь по численности на всей акватории преобладали Rotifera, по биомассе – Cladocera. В оз. Укок по численности и видовому богатству в литорали и пелагиали преобладали Rotifera, по биомассе – Cladocera. Численность и биомасса литорали в ~20 раз выше пелагиали. В оз. Гусиное при доминировании веслоногих количественные показатели литорали были в ~1,5 раза выше, чем в центре озера. В озере-спутнике оз. Гусино отмечены максимальные для водоёмов плоскогорья Укок показатели численности (471 тыс. экз./м³) и биомассы (9,02 г/м³) зоопланктона, которые при соотношении групп были сходными в литорали и пелагиали. По численности на всей акватории преобладали Rotifera, по биомассе – Cladocera. В оз. Ледниковое на всей акватории доминировали Copepoda. В безымянном озере по численности у берега и центра доминировали Copepoda, по биомассе – Cladocera. Соотношение таксономических групп в двух зонах озера достоверно не различалось [3; 4].

Разнообразие, структура и плотность гидробионтов варьировались в различных зонах оз. Шебеты. В прибрежной зоне средняя численность зоопланктона составили $66,20 \pm 20,64 \times 10^3$ экз. \times м⁻³, средняя биомасса была $379,29 \pm 160,17$ мг \times м⁻³. В пелагиали значения были следующими: $28,43 \pm 5,69 \times 10^3$ экз. \times м⁻³ и $274,95 \pm 44,35$ мг \times м⁻³. В литорали преобладали коловратки *Conochilus unicornis* (20-85% от общей численности) и *Kellicottia longispina* (26-31%). Калянид в прибрежных водах не наблюдалось. В пелагиали доминирующими видами по численности были веслоногие рачки *Arctodiaptomus neithammeri* (34-40% общей численности) и *Cyclops abyssorum* (10-20%) [35].

Численность коловраток Телецкого озера в 1989-1991 гг. оставалась практически неизменной (8,65-10,76 тыс. экз./м³). В 1992 г. зафиксировано резкое повышение плотности популяции до 42,62 тыс. экз/м³ за счёт массового развития *Conochilus unicornis*. В 1990 и 1994 гг. в пелагиали озера преобладала *Asplanchna priodonta*, в 1991 г. – *Kellicottia longispina*, в 1995 и 2001 гг. –

Polyarthra luminosa и в 2002 г. – *Synchaeta* sp. Изменение плотности веслоногих в летний период 1989-1991 гг. незначительно (от 6,26 до 7,36 тыс. экз./м³). В 1992 г. увеличение численности до 13,24 тыс. экз./м³. Средневегетационные значения численности и биомассы ветвистоусых выше в тёплые года, 1989 и 1990 (2,31 и 1,87 тыс. экз./м³ соответственно). В 1991 г. их плотность резко снизилась до 0,09 тыс. экз./м³, а в 1992 г. повысилась почти в 8 раз – до 0,77 тыс. экз./м³, что отразилось на относительные доли этой группы в сообществе зоопланктона. Основу численности и биомассы веслоногих в озере составляли *Arctodiaptomus bacillifer* и *Cyclops abyssorum*. Соотношение их численности в разные годы менялось с заметным преобладанием второго вида [11].

Согласно вышеупомянутым авторам, биомасса зоопланктона в литорали горных озёр значительно превышает биомассу зоопланктона в пелагиали. Самая низкая биомасса высокогорной озёрной микрофауны отмечена в пелагиали оз. Шебеты, равная 0,27 г/м³, максимальная биомасса составила 9,02 г/м³ у озера-спутника оз. Гусино. В озере-спутнике оз. Гусино отмечены максимальные показатели численности – 471 тыс. экз./м³, минимальные – 0,4 тыс. экз./м³ – озеро-исток р. Жумала. Большинство горных озёр определяется как олиготрофные по С.П. Китаеву [14].

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

1. Характеристика района исследования

У верховья р. Большая Оя, берущей начало из Ойского озера, сближается разветвлённая сеть хребтов Кулумыс, Ойский и Араданские, тянущиеся на восток горным массивом под именем Ергаки [7]. Продолжительность горного комплекса Ергаки в западно-восточном направлении достигает 80 км, ширина приблизительно 60 км [Анищенко и др., 2015]. До настоящего момента горные породы сохранили следы изрезанности древним ледником, множество крутых скальных стен, бездонных речных долин и озёр. Территория горно-таёжного типа пояности с густой гидрографической сетью. Рельеф среднегорный, где наибольшее распространение имеют высоты 1300-2100 м [27]. Можно выделить четыре высотных зоны растительности: горно-черневая (кедровники, пихтарники, до 900 м н.у.м.), высокогорная тайга (ельники, пихтарники, до 1100-1500 м н.у.м.), субальпийская (кедрово-пихтовые редколесья и луга) и альпийская (луга и тундра) [5].

Резко континентальный климат характеризуется долгой и суровой зимой (в январе до -41°C) и непродолжительным жарким летом (в июле достигает 32°C). Среднесуточная температура в летний период составляет $9,2-12,3^{\circ}\text{C}$. Среднегодовое количество осадков составляет 1000-1500 мм, снег окончательно ложится с начала октября и полностью сходит до конца мая [5].

Несмотря на то, что в Западном Саяне нет больших озёр, в истоках более половины рек альпийского типа рельефа и в границах горной тайги встречаются озёра главным образом ледникового происхождения: каровые, моренно-подпрудные или образованные горными обвалами. Одно из самых крупных – Ойское, из которого берёт начало р. Оя. На территории природного парка «Ергаки» существует большое количество озёр горного типа, некоторые потенциально могут быть полезны для рыбного промысла [19].

Чтобы получить представление о видовом разнообразии зоопланктона рыбных и безрыбных горных озёр хребта Ергаки, с июня по сентябрь 2008-2013 гг. были исследованы четыре озера: Ойское, Малое Буйбинское (Радужное), Нижнее Буйбинское (туристическое название Каровое) и оз. Большое (Светлое). На южных склонах хребта Кулумыс располагается оз. Ойское. Ойское озеро расположено на южных склонах хребта Курмис. Оно имеет форму закрытой чаши с двумя ручьями, стекающими со склонов Кулумыса с северной стороны. Площадь водной поверхности озера составляет 0,52 км², длина берега – 3370 м, максимальная глубина – 21 м, средняя глубина – 8,3 м. Северная часть озера покрыта макрофитами, а его минимальная глубина составляет 1,5-2,0 м. Дно озера Ойское относительно ровное, крутые впадины отсутствуют. В южной и центральной частях озера дно состоит из крупных валунов, покрытых илом, который по мере приближения к берегу постепенно переходит в более мелкую гальку и камешки. В мелководной северной части дно покрыто толстым слоем ила. Береговая зона занимает 72% площади водной поверхности и имеет прозрачность около 4 м. Озеро расположено недалеко от трассы М-54, в экономической зоне природного парка «Ергаки», на берегу озера находится база ДРСУ «Танзыбейское», а на ручье, впадающем в озеро, – база отдыха «Ергаки» (рис. 1) [19].

Два других озера, Каровое и Радужное, расположены в зоне отдыха и туризма парка и являются притоками массива Спящий Саян в горах Ергаки, которые являются истоками рек Нижняя Буйба и Малая Буйба, соответственно, которые объединяются в реку Нижняя Буйба, приток реки Ус (Енисей). Эти озера небольшие и мелководные. Площадь Радужного составляет 0,03 км², Карового – 0,09 км², а максимальная глубина – 4 м и 7 м. Прибрежная зона занимает всю площадь водного зеркала, а по доске Секки прозрачность – до самого дна. Центральная и южная части оз. Радужное, в отличие от оз. Карового, не имеют высокой водной растительности на берегу и поэтому покрыты макрофитами. Дно озера относительно ровное, крутых понижений нет. Почвы также представлены скальными и иловыми отложениями [19].

Самое высокое из четырех озёр (1631 м, рис. 1) – безрыбное оз. Каровое, расположенное на границе леса и высокогорной тундры. Ещё ниже, на высоте 178 м в редколесье (кедр, пихта), находится оз. Радужное, населенное хариусом. Самым низкорасположенным (1416 м) исследованным озером служит Ойское, также заселенное рыбой, окруженное лесом, редколесьем, лугами, болотами [5].

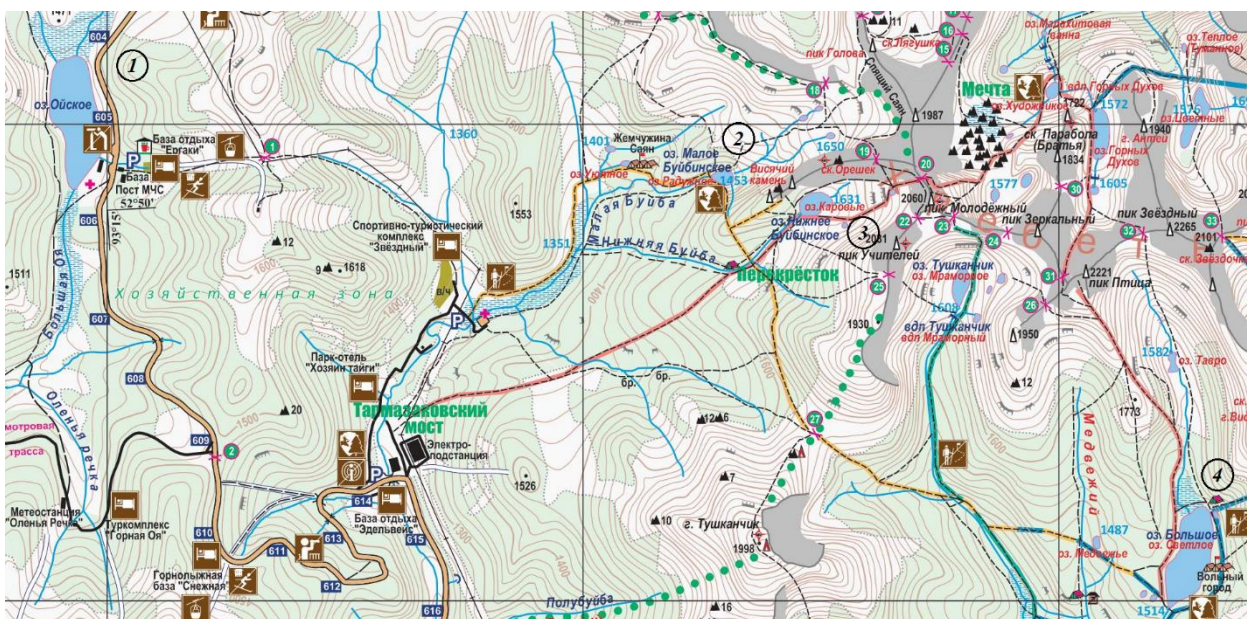


Рисунок 1 – Карта-схема участка хребта Ергаки [8]: 1 – оз. Ойское, 2 – оз. Малое Буйбинское (Радужное), 3 – оз. Нижнее Буйбинское (Каровое), 4 – оз. Большое (Светлое)

Озеро Светлое расположено на южных склонах хребта Ергаки, который также является рекреационно-туристической зоной природного парка. Озеро имеет форму замкнутой чаши, с южной стороны в него впадает река Тушканчик (приток третьего порядка реки Енисей). Площадь озера составляет около 0,48 км², длина береговой линии – 3055 м, максимальная глубина – 24 м. Минимальная глубина была зафиксирована в южной части озера, где также произрастают макрофиты. Дно озера покрыто крупными валунами и крупнозернистым гранитным песком, в северной и центральной частях – илистыми отложениями. Озеро довольно прозрачное, средняя прозрачность составляет 8,1 м. Трофическая зона (2,5S) охватывает слой глубиной до 20 м, а прибрежная зона занимает около 90% площади водной поверхности. Озеро

является одним из самых популярных туристических мест, а на берегу озера круглый год разбиты палаточные лагеря [19].

Исследуемые озёра имеют нейтральную и слабощелочную воду и насыщены кислородом. Самые низкие концентрации, наблюдаемые в глубоких водах у дна озера Ойское, довольно высоки [19].

На территории природного парка «Ергаки» расположены горные породы, состоящие в основном из гранитов. Кварц, плагиоклаз и полевой шпат присутствуют в равных количествах и составляют до 90% по объёму. Более тёмные минералы представлены биотитом и горнблендом. Помимо гранита, в районе присутствуют разнообразные метаморфические сланцы. Минералы, входящие в состав гранита, включают оксид кремния, алюмосиликаты натрия, кальция и калия [9]. Отложения на дне водоёмов природного парка «Ергаки» характеризуются более высоким содержанием железа по сравнению с другими элементами, такими как калий, натрий и кальций. Основными элементами в отложениях являются, в порядке убывания, железо, магний, кальций, калий и марганец. Биотит и горнбленд также содержат магний и железо, а также такие элементы, как марганец [20].

Для каждого из озер (Ойское, Каровое и Радужное) были выбраны несколько точек сбора образцов: в пелагиали и литорали двух первых озер, а также в береговой зоне литорали Радужного озера. Глубина первых двух озер измерялась с помощью эхолота, используя однолучевой датчик, а прозрачность воды (S) – с помощью белого диска Секки. Точные координаты определялись с помощью навигатора. Температура, уровень растворенного кислорода и показатель pH были измерены при помощи pH-кислородометра. Также была измерена температура воды при помощи водного термометра в оправе.

2. Методы сбора и обработки проб зоопланктона

2.1. Орудия для сбора зоопланктона (обзор)

Методологии долгосрочных и краткосрочных исследований, способы обобщения и оценки данных могут значительно различаться. Однако существуют строгие принципы сбора, обработки и анализа данных, которые обеспечивают достоверность и необходимы для любого исследования любой продолжительности [18].

Всё разнообразие методов сбора зоопланктона сводится к двум вариантам:

1) методы, представляющие собой комбинацию водозачерпывания и одновременного отделения планктона от воды в самой воде, что осуществляется с помощью планктонных сетей, планктоночерпателей;

2) методы, представляющие собой комбинацию отдельного водозачерпывания и последующего отделения планктона от воды, что осуществляется или с помощью фильтрации доставленной на поверхность воды через сетку, или посредством отстаивания [24].

Метод отбора проб зависит от типа водоёма, его глубины, размеров и от задач исследований. В крупных и средних водоёмах с замедленным водообменом (озёрах, водохранилищах) пробы могут отбираться тотально – в мелководных водоемах сетью Джеди фильтруется вся толща воды от дна до поверхности, или могут быть интегральными – по очереди на каждом метре водной толщи батометром проводится отбор объёмов воды, и они в том же порядке пропускаются через качественную сеть (например, Апштейна). Пробы могут быть фракционными – последовательно облавливаются замыкающей сетью или батометром слои эпи-, мета- и гипо-, или слои, выделенные по измеренной диском Секки прозрачности в трофослое или фотическом слое (например, поверхность, прозрачность), и в афотическом слое (например, придонный, середина этого слоя), или по предлагаемым [24] стандартным (для

сетного лова) горизонтам: поверхность – 0.5 м, поверхность – 2 м, 2-5, 5-10, 10-25, 25-50, 50-100 м глубины.

Исследование распределения бионтов в водоёме, их численность и биомассы производятся по пробам, взятым количественными орудиями лова, а видового состава – по дополнительным пробам качественными орудиями лова.

Сетяные пробы дают количественную характеристику макропланктона и мезопланктона, а отстойные (осадочные) – микропланктона. Конкретный размерный – и отчасти таксономический – состав зоопланктона определяется размером ячеек мельничного капронового сита, используемого для пошива планктонной сети.

Сети из мельничного капронового, или полиамидного, газа с размером ячеек 50-100 мкм применяют для количественного лова коловраток [21]. В разы точнее оценка количества мелких коловраток получается с использованием отстойного (осадочного) метода, или метода седиментации [26; 10; 25].

Для лова ракообразных используется ячейка более 100 мкм, например, 138-180 мкм [26], 150-200 мкм [25]. Для лова большей части зоопланктона, состоящего из ракообразных и коловраток, часто используют сети из газа с ячейкой 70-100 мкм.

Немаловажно помнить, что фильтрация воды через сеть занижает численность зоопланктона. Известно [10], что потери зоопланктона при фильтрации воды через сеть происходят за счет:

- 1) прохождения мелких форм через ячейки сита, разрушения их,
- 2) прилипания организмов к стенкам сети, застревания их в швах, складках (особенно коловраток с шипами).

Засорение сети уменьшает её фильтрационную способность вследствие усиления турбулентного движения воды перед входным отверстием и увеличения вероятности выталкивания мелких и мягкотелых организмов [13; 10; 26].

Многочисленными сравнительными ловами было показано, что «сетяной коэффициент» пересчёта численности за счёт потерь при фильтрации очень сильно изменяется даже в одном водоёме, в разных его точках, – в зависимости от состава и концентрации планктона и наличия взвешенных веществ. Это обуславливает нецелесообразность введения постоянных стандартных поправочных коэффициентов [10; 25].

Н.И. Силина [1987] убедительно показывает, что отстойные пробы гарантируют получение достоверных результатов при исследовании мелких коловраток размером до 200 мкм, особенно при исследовании функциональной роли коловраток в экосистеме (например, роли в деструкции органического вещества, оцениваемой по расчёту их трат на обмен, сильно зависящих от индивидуальной массы, т.е. от размеров).

2.2. Консервация планктонных проб

Основной фиксатор – формалин, окончательная концентрация в пробе – 3-6% (для получения 4% раствора формалина в пробе к 100 мл водной пробы следует добавить 10 мл 40%-го раствора формалина). Для предотвращения деформации покровов кладоцер и выпадения яиц из выводковых камер следует добавлять в пробу перед её фиксацией формалином небольшое количество сахарозы из расчёта 30-40 г/л. Можно использовать формалин с сахарозой.

Собранный материал может фиксироваться и в 70% спирте. Для генетических исследований организмы фиксируются в очищенном 96% спирте, соотношение объёма спирта и ткани в объёме должно быть не меньше, чем 1:10 [20].

2.3. Сбор и обработка проб на озёрах Ергак

Работы на озёрах Ергак после 2008 г. [5] продолжались в 2009-2014 гг. Пробы отбирали один раз за вегетационный сезон. А в 2011-2012 гг. – дважды за сезон, в июне и августе. Пробы зоопланктона в пелагиали (на 1-2-х станциях на каждом озере) отбирали сетью Джели с диаметром входного отверстия 25

см, размером ячеей капронового сита около 80 мкм. На озёрах Ойское, Светлое и Каровое сеть протягивали вертикально от дна до поверхности, на мелководном Радужном – и вертикально, и горизонтально, отмечая пройденное расстояние. Суммарный объём профильтрованной воды составлял 59-735 л. В литорали (на 2-3-х станциях) пробы отбирали ведром, процеживая 50-100 л воды через сеть Апштейна с ячейей около 80 мкм (82 мкм). Пробы зоопланктона фиксировали 4%-м формалином. Камеральную обработку проб проводили стандартным счётным методом в камере Богорова, особей каждого вида просчитывали во всей пробе или в объёме квоты, взятой штемпель-пипеткой [18]. До 30 экз. каждого вида или более крупной учитываемой систематической группы измеряли с помощью окулярной линейки для получения средних размеров, необходимых для расчёта биомассы по стандартным уравнениям связи длины и массы тела [12; 2]. Определение видов проводили под световым и флуоресцентным микроскопом с принятой во внимание современной систематикой [5; 22; Дубовская О.П., устное сообщение].

Качественная обработка проб заключалась в просмотре под биноклем в камере Богорова порционно всей пробы и определении каждого вида, встретившегося в пробе. Таким образом, был получен список видов для каждой просмотренной пробы.

3. Методы анализа материала

В анализе использованы результаты ранее обработанных проб, предоставленные в объёме 81 пробы О.П. Дубовской, частично опубликованные [5; 22; 19, 34] и собственной качественной (10 проб) и количественной (7 проб) обработки. Для анализа таксономического разнообразия в масштабе озера мы использовали данные о присутствии-отсутствии по озерам с учетом временных и пространственных вариаций данных. Для анализа видового богатства и разнообразия использовались таблицы присутствия (1)/отсутствия (0) видов и групп (науплии, копеподиты

Сорепода и др.). Данные по суммарной биомассе зоопланктона на каждой станции также предоставлены О.П. Дубовской.

В качестве показателя видового богатства мы использовали количество видов, присутствующих в каждом из четырёх проанализированных озёр в исследуемый период 2009-2013 гг. Для оценки потенциального числа видов (общее количество, участок и сезон) были использованы непараметрические оценки Chao 1 и Jackknife 1. Эти оценки были выбраны потому, что: 1) кривые разрежения не достигли ожидаемого плато насыщения видов, 2) они надежны при расчете минимальной оценки видового богатства, 3) их рекомендуется использовать в качестве повторяющейся меры при анализе биоразнообразия, 4) Chao 1 основан на данных о числе видов, а Jackknife 1 (частота встречаемости) основан на единицах, или видах, обнаруженных только в одном образце, и 5) Индексы Jackknife, как правило, являются консервативными оценками, поэтому использование как Chao 1, так и Jackknife 1 может дать приблизительный диапазон видового богатства [44].

Мы сравнили стандартизированную меру альфа-разнообразия (как богатство разреженных таксонов) среди озёр. Чтобы учесть различия между озерами, мы использовали кривые разрежения для оценки среднего количества таксонов, обнаруженных в выбранном количестве проб в каждом озере, аналогично [36].

Статистический анализ заключался в расчете средних по каждому озеру биомасс и их стандартных ошибок, дисперсионном анализе биомасс по озерам, расчете достоверности различий между рыбными и безрыбными озерами непараметрическим критерием с предварительной проверкой нормальности распределения данных по биомассе зоопланктона.

Министерство науки и высшего образования РФ
Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной биологии и биотехнологий
Кафедра водных и наземных экосистем

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой

_____ М.И. Гладышев
подпись инициалы, фамилия

« ____ » _____ 2023 г.

БАКЛАВРСКАЯ РАБОТА

06.03.01 Биология

Видовое разнообразие зоопланктона рыбных и безрыбных горных озёр
(на примере озер хребта Ергаки, Западный Саян)

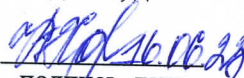
Руководитель


подпись, дата

В.Н.С., Д.Б.Н.
должность, учёная степень

О.П. Дубовская
инициалы, фамилия

Выпускник


подпись, дата

К.В. Хорошко
инициалы, фамилия

Красноярск 2023