

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

Институт фундаментальной биологии и биотехнологии

Кафедра водных и наземных экосистем

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

_____М.И. Гладышев

«___»_____2024 г.

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

Вертикальная структура живого и мёртвого зоопланктона в
озёрах Хакасии и желобе Св. Анны (Карское море)

06.04.01 Биология

06.04.01.04 Гидробиология и ихтиология

Выпускник		А. С. Перминова
_____	подпись, дата	_____
		инициалы, фамилия
Рецензент	доцент, канд. биол. наук	А. П. Толмеев
_____	подпись, дата	_____
	должность, ученая степень	инициалы, фамилия
Руководитель	профессор, д-р биол. наук	О. П. Дубовская
_____	подпись, дата	_____
	должность, ученая степень	инициалы, фамилия

Красноярск 2024

СОДЕРЖАНИЕ

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ	4
ВВЕДЕНИЕ	5
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	6
1.1 Озеро Шира: гидрологические особенности и биологическая характеристика	7
1.2 Особенности морских Арктических экосистем и характеристика зоопланктона Карского моря.....	11
1.3 Закономерности вертикального распределения зоопланктона в морях и континентальных водоемах	19
1.4 Методы изучения не связанной с хищниками смертности в пресноводных и морских экосистемах	23
ГЛАВА 2. РАЙОНЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	27
2.1 Исследования в желобе Святой Анны	27
2.1.1 Район исследования.....	27
2.1.2 Отбор проб, измерение физико-химических показателей и последующее витальное окрашивание	28
2.1.3 Обработка проб и подсчет количественных показателей	29
2.2 Исследования озер Хакассии.....	31
2.2.1 Район исследования.....	31
2.2.2 Отбор проб, измерение физико-химических показателей и последующее витальное окрашивание	32
2.2.3 Обработка проб и подсчет количественных показателей	33
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ	Error! Bookmark not defined.
3.1 Исследования зоопланктона желоба Святой Анны	Error! Bookmark not defined.

3.1.1. Вертикальные распределения температуры и солёности в районе желоба Святой Анны	Error! Bookmark not defined.
3.1.2 Таксономический состав зоопланктона и его количественные характеристики.....	Error! Bookmark not defined.
3.1.3 Вертикальная структура живого и мёртвого зоопланктона в районе желоба Святой Анны	Error! Bookmark not defined.
3.2 Исследования зоопланктона озер Хакасии.	Error! Bookmark not defined.
3.2.1 Вертикальные распределения температуры, солёности и кислорода	Error! Bookmark not defined.
3.2.2 Вертикальное распределение живого и мёртвого зоопланктона ..	Error! Bookmark not defined.
3.3 Обсуждение результатов	Error! Bookmark not defined.
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	53
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ	54
ПРИЛОЖЕНИЕ А	Error! Bookmark not defined.
ПРИЛОЖЕНИЕ Б.....	70
ПРИЛОЖЕНИЕ В	71

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

БВМ – баренцевоморская водная масса

ЖСА – желоб Святой Анны

ФВМ – фрамовская водная масса

СВМ – суточные вертикальные миграции

ВВЕДЕНИЕ

О временных и пространственных закономерностях, а также влиянии переменных окружающей среды на несвязанную с хищниками смертность известно достаточно немного, хотя для веслоногих она составляет большую часть смертности (da Silva et al., 2020). Копеподы обеспечивают перенос углерода через классические пищевые цепи, а также могут генерировать растворенные органические вещества для бактериальных сообществ, которые, в свою очередь, служат пищей для других организмов в микробной цепи (Vargas et al., 2007). Кроме того, зоопланктон производит фекальные гранулы и осуществляет суточную вертикальную миграцию, которые способствуют вертикальным потокам органического материала в процессе, называемом «биологическим насосом» (Ducklow et al., 2001). Другая форма участия веслоногих в пищевых цепях происходит через трупы зоопланктона, которые могут быть доступны в окружающей среде в течение нескольких дней в толще воды и могут быть переработаны тремя путями – стать пищей для животных-некрофагов, послужить источником углерода для микробной петли или утонуть и попасть в бентические цепи (Elliott et al., 2010).

В последние десятилетия из-за усилившегося освоения человеком северных экосистем, развивающейся хозяйственной деятельности и активных изменений климата пристальное внимание исследователей разных стран приковано к Арктическому региону. Работы посвящены как изучению пространственного распределения различных групп зоопланктона, его биоразнообразию, так и физиологии, особенностям размножения отдельных видов, роли зоопланктонных организмов в трансформации органического вещества.

Целью работы является изучение вертикального распределения живого и мертвого зоопланктона в желобе Святой Анны (Карское море) и хакасских солоноватых озёрах, являющихся уникальными водными объектами, которые во многом аналогичны морским экосистемам и обладают уникальными гидрологическими, гидрохимическими и биологическими особенностями.

Задачи исследования:

1. Апробация метода витального окрашивания нейтральным красным впервые для Карского моря.
2. Выявление закономерностей вертикального распределения живого и мёртвого зоопланктона в желобе Святой Анны.
3. Выявление закономерностей вертикального распределения живого и мёртвого зоопланктона в хакасских озёрах с различной термогалинной структурой.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Озеро Шира: гидрологические особенности и биологическая характеристика

Шира – бессточное солоноватое меромиктическое озеро без островов с одной впадающей в него рекой Сон, влияние которой не распространяется дальше приустьевой зоны. В 1990 г. (Колмаков и др., 1994) зона пониженной солености в месте впадения реки не превышала 30 м, а в месте стока очистных сооружений - около 10 м. В следствие этого, ветровое воздействие – основной внешний фактор, определяющий течение в озере. Водный объект имеет овальную форму, длина – 9,4 км, ширина – 5 км, площадь водного зеркала – 34,7 км², средняя глубина – 11,2 м (Компаниец и др., 2012).

Прибрежная территория озера отличается разнообразием почв, содержащих камень, песок, гравий, глину и ил; сублитораль содержит песок с мелкими камнями и серым илом; а в пелагиали преобладает черный ил (Yemelyanova et al., 2002). Часть донных грунтов озера представлена грязевыми иловыми отложениями, средняя толщина слоя которых 0,85 м, при этом иловые отложения в основном аноксигенные.

В соответствии с общепринятым определением, под меромиктическими водоемами подразумеваются те, в которых слои воды с различным химическим составом не смешиваются в период сезонной циркуляции или смешиваются не полностью. Верхний слой называется миксолимнионом, а нижний, в котором плотность выше и циркуляция отсутствует, – монимолимнионом; эти слои разделены пикноклином - зоной градиента плотности. Во многих водоемах зона, не вовлеченная в циркуляцию, делится на аэробную и анаэробную части, разделенные окислительно-восстановительной зоной или хемоклином. В большинстве случаев хемоклин совпадает с пикноклином, а вертикальная структура водоема упрощается до двух слоев с переходной зоной между ними. Меромиктические водоемы делятся на экзогенные и эндогенные (Walker, Likens, 1975). К первым относятся три типа: (I) водоемы с поверхностным притоком пресной или минерализованной воды, включая континентальный вариант Ia и

прибрежно-морской вариант Ib; (II) водоемы с поверхностным притоком мутной воды; (III) креногенные, т. е. с притоком минерализованных грунтовых вод. Эндогенные водоемы делятся на два типа: (IV) малые, но глубокие водоемы, где перемешивание вод затруднено формой озерной котловины и окружающим рельефом; (V) водоемы с накоплением солей в придонном слое за счет внутренних процессов, в том числе вымерзания при льдообразовании. Российские меромиктические озера представлены всеми типами, кроме II; в большинстве случаев разница плотностей воды обусловлена более чем одним фактором (Krasnova, 2021). Озеро Ши́ра относится к меромиктическим озерам эктогенного происхождения, когда основной причиной современной меромиксии является подъем уровня воды, имевший место в период 1930-40 гг. (Рогозин, 2019).

По вертикали Ши́ра разделено на два слоя, которые отличаются соленостью, ионным и газовым составом, температурным режимом и турбулентностью. Верхний слой, глубиной около 15 м, перемешивается в периоды сезонной циркуляции, подвержен температурной стратификации и сезонным изменениям солености. Слой воды ниже 15 м не перемешивается, его соленость составляет около 20 г/л, его температура 2-5 градусов и средний pH 9,2. На глубине около 12 м обнаружен сероводород (H_2S), его концентрация увеличивается с увеличением глубины (Zotina et al., 1999). Минерализация колеблется в пределах 14-18 г/л, состав воды сульфатно-хлоридно-натриево-магниевый (Degermendzhy et al., 2010). В 2015 и 2016 гг. была обнаружена смена режима стратификации озера Ши́ра с меромиктического на голомиктический. Наиболее вероятно, главным фактором этой смены явилось сильное ветровое воздействие благодаря раннему сходу льда весной 2014 г. В 2017 г. озеро вернулось в меромиктический режим (Рогозин, 2019).

В работе по изучению скорости оксигенного и аноксигенного фотосинтеза, хемоавтотрофной и гетеротрофной бактериальной продукции выяснено, что в середине лета общая суточная первичная продукция составляла около 1,3 г С/м², из которых 72% производилось фитопланктоном, 24% хемоавтотрофными

бактериями и только 4% фототрофными серобактериями. Таким образом, аноксигенный фотосинтез является незначительным источником органического вещества в озере. Углеродный цикл в озере зависит от поступления аллохтонного органического вещества. Как правило, максимальные скорости первичной продукции и гетеротрофной бактериальной продукции были обнаружены в хемоклине или на верхней границе хемоклина. Гетеротрофные жгутиконосцы доминировали среди популяций простейших и были основными потребителями продукции бактериопланктона в озере (Korylov et al., 2002).

Пелагиаль озера характеризуется небольшим видовым богатством, по большей части в связи с солёностью воды. В фитопланктоне озера доминируют преимущественно *Cyanobacteria* и *Chlorophyta*. С конца июня по сентябрь фитопланктон в озере Ши́ра был стратифицирован с максимумом в нижней части термоклина, на глубине 8–12 м, с концентрацией хлорофилла до 23 мкг и биомассой до 5 мг/л. Максимумы хлорофилла и биомассы цианобактерий и зеленых водорослей находились в разных слоях. С июня по сентябрь большая часть хлорофилла а находилась в зеленых водорослях, а подо льдом – в цианобактериях. Основными представителями зоопланктона являются рачки *Arctodiaptomus salinus* (Daday), коловратки *Brachionus plicatilis* (Müller) и *Hexarthra oxyuris* (Zernov) (Zotina et al., 1999; Zadereev, Tolomeev, 2007). Пики размножения последних двух видов происходят в разное время, что дает возможное сосуществование в водоеме, без явной конкуренции. Пик размножения *A. salinus* пришелся на начало лета, когда *A. salinus* составляет до 99% общей биомассы зоопланктона. Развитие коловраток было обнаружено после пика размножения *A. salinus*. Коловратки достигают до 50% от общей биомассы зоопланктона (Zadereev, Tolomeev, 2007). На большей части акватории оз. Ши́ра ихтиофауна отсутствует, за исключением юго-восточной части, где близ устья пресной реки Сон отмечено эпизодическое присутствие серебряного карася *Carassius auratus gibelio* (Bloch) (Rogozin et al., 2011).

В составе зообентоса оз. Ши́ра обнаружено 15 таксонов, среди которых доминировали личинки хирономид *Glyptotendipes salinus*, *Chironomus nigrifrons*

и *Chironomus halophilus*, а также нектобентосные амфиподы *Gammarus lacustris*. Средние за исследованный период (54 суток) величины биомассы сем. Chironomidae и Gammaridae были 6.8 ± 3.11 и 4.4 ± 1.01 г/кв.м. Выявлены значительные различия в видовом составе, биомассе и продукции хирономид, населяющих литоральную и профундальную части озера. В целом, относительно малое число видов бентоса оз. Шира соответствует современным представлениям о малом видовом разнообразии бентоса при солёности внутренних вод свыше 15 ‰ (Tolomeev et al., 2018).

Важнейшим компонентом экосистемы озера является *Gammarus lacustris*, пиковая плотность этих животных в металимнионе достигала 50 экз/м³. Как литораль, так и пелагиаль могут быть одинаково важными местообитаниями амфипод в меромиктических озерах. Отсутствие рыбы в пелагической зоне, высокая концентрация кислорода, низкая температура воды, повышенная концентрация сестона, повышенная плотность воды в металимнионе и аноксичный гипolimнион могут быть наиболее вероятной комбинацией факторов, которые ответственны за пик гаммаруса в металимнионе озера Шира (Zadereev et al., 2010). Являясь верхним звеном трофической цепи озера Шира, гаммарус активно потребляет зоопланктон, в частности, копеподитов и половозрелых арктодиаптомусов, тем самым оказывает существенное влияние на пространственное распределение этих организмов (Dubovskaya et al., 2018). В экспериментах по исследованию химических коммуникаций между гаммарусами и копеподными рачками озера было выяснено, что в числе факторов, определяющих вертикальное распределение *Arctodiaptomus salinus*, несомненно, являются химические коммуникационные агенты (вещества), продуцируемые *G. lacustris* и *A. salinus*. Как следствие этого, можно утверждать наличие химических взаимодействий у зоопланктона озера Шира (Губанов, 2005).

1.2 Особенности морских Арктических экосистем и характеристика зоопланктона Карского моря

Структура вод арктических морей формируется в результате взаимодействия вод Центрального полярного бассейна, атлантических вод, приносимых теплым течением Гольфстрим, тихоокеанских вод, поступающих через Берингов пролив, и вод материкового стока (Букатов, Павленко, 2023). По вертикальному распределению температуры и солёности в Арктическом бассейне выделяют 3 основных водных массы: слой Арктических поверхностных вод, Атлантический слой и Глубинные (донные) арктические воды (Coachman, Aagard, 1974). Слой Арктических поверхностных вод простирается от поверхности до глубины 200-250 м, характеризуется относительно низкой солёностью и отрицательной температурой, близкой к точке замерзания: -1.8°C . Этот слой подразделяется на поверхностный перемешанный слой (0-25-50 м), непосредственно взаимодействующий с атмосферой и льдом, и подстилающий его слой промежуточных арктических вод – галоклин (25-50 – 150-200 м), в пределах которого наблюдается резкое увеличение солёности и плотности с глубиной. Резко выраженная стратификация в галоклине препятствует вертикальному перемешиванию и изолирует поверхностные Арктические воды от залегающего под ними теплого Атлантического слоя.

Верхнюю и нижнюю границу Атлантических вод обычно определяют по положению изотермы 0°C . Как правило, это глубины от 200-300 до 900-1000 м. Атлантический слой имеет слабо положительную температуру $+1-3^{\circ}\text{C}$ и более высокую солёность, чем Арктические воды.

Глубинные (донные) арктические воды занимают большую часть объема Арктического бассейна и имеют отрицательную температуру, которая в приатлантической части бассейна достигает до -0.8°C , а в тихоокеанской – до -0.4°C (Кособокова, 2012).

Последствия глобального потепления наиболее выражены в Северном Ледовитом океане и еще больше усугубляются усилением притока относительно теплых атлантических вод через пролив Фрама, называемого атлантификацией (Manko et al., 2020). Сокращение площади арктического морского льда является главным индикатором изменения климата, и в значительной степени может быть объяснено атмосферным воздействием. Недавнее сокращение ледового покрова, ослабление галоклина и утончение слоя атлантических вод средней глубины в восточной части Евразийского бассейна увеличили зимнюю вентиляцию во внутренней части океана, что делает этот регион структурно похожим на регион западной части Евразийского бассейна. Связанное с этим усиленное выделение океанического тепла привело к сокращению образования морского льда в зимнее время со скоростью, которая сравнима с потерями от атмосферных термодинамических воздействий. Эта наступающая «атлантификация» Евразийского бассейна представляет собой важный шаг на пути к новому арктическому климатическому состоянию, в котором роль атлантических притоков будет существенно возрастать (Polyakov et al., 2017). Это также повлияет на курс сезонных изменений в морских экосистемах, поскольку часть года, когда океан покрыт льдом, сокращается, и связанные с этим процессы (например, ветровое перемешивание, газообмен атмосфера-гидросфера) становятся ключевой особенностью Северного Ледовитого океана (Nor et al., 2019). Потепление и увеличение объема воды, переносимой течениями на север, влияет на фенологию и темпы развития планктона (Søreide et al., 2010). Температура воды сильно влияет на географическое, вертикальное и сезонное распределение планктона и может быть особенно важна для видов, находящихся на границе температурного оптимума (Green et al., 2003). Атлантическое пограничное течение за счет поставок питательных веществ и дрейфующих организмов влияет не только на термические условия в Северном Ледовитом океане и площадь его ледового покрова, но также и на структуру и численность сообществ морских обитателей от первичных продуцентов до консументов высших трофических уровней (Kosobocova, Hirche, 2009).

Вследствие этого явления субарктическая и бореальная фауна Северной Атлантики переносится через Норвежское и Гренландское моря в сторону глубоководного пролива Фрама и на континентальный шельф северной части Баренцева моря, а затем в Северный Ледовитый океан (Kosobocova, Hirche, 2009). Аналогичные процессы протекают и в Чукотском море и прилегающих районах, получающих большой сезонный приток видов тихоокеанского зоопланктона через мелководный Берингов пролив (Hopcroft et al., 2010), которые, вероятно, не могут создать самоподдерживающиеся популяции в Северном Ледовитом океане (т.е. виды-экспатрианты). Однако степень проникновения этих видов и количественные показатели расселения все еще являются предметом некоторых споров и, несомненно, варьируются в сезонном, межгодовом и десятилетнем масштабах (Kosobokova et al., 2011). Известно, что аллохтонные популяции, вносимые атлантическими водами, беднеют вследствие гибели бореальных видов и невозможности размножаться в непривычных условиях Арктики, например, численность наиболее массовой атлантической копеподы *Calanus finmarchius* снижается на пути от Баренцева до моря Лаптевых в 25-30 раз (Кособокова, 2003). К сожалению, подобных данных о судьбе других вносимых атлантических видах или группах организмов весьма немного.

Поскольку подобные пелагические системы подвержены существенной адвекции, их можно рассматривать как переходные экосистемы для большинства видов. Переходный паттерн в основном обусловлен адвекцией бореальных видов, которые сезонно распространяются в обе стороны весной и летом. Баланс между бореальным и арктическим зоопланктоном, пелагическими рыбами зависит от адвекции атлантических и арктических водных масс, в которых они обитают. Эти процессы оказывают влияние даже на численность морских млекопитающих и птиц, увеличивающуюся в арктической массе в весенне-летний сезон из-за размножения и развития богатых липидами морских источников пищи (Hop et al., 2006).

В исследовании северной части Баренцева моря исследователи выделили три отдельных биогеографических региона с различным разнообразием

зоопланктона и сезонной динамикой: (i) к югу от Полярного фронта, (ii) северный шельф Баренцева моря и (iii) склон шельфа и Северный Ледовитый океан. Летом высокая численность атлантического/бореального и космополитного зоопланктона, в основном *Calanus finmarchicus*, *Metridia longa*, *Oithona similis* и *Microsetella norvegica*, была обнаружена к югу от Полярного фронта в центральной части Баренцева моря. На шельфе арктические виды, такие как *Calanus glacialis*, *Pseudocalanus* spp. и *Limacina helicina*, доминировали круглый год с относительно высокой и стабильной биомассой. На самых северных станциях пики *C. finmarchicus* и Oncaeidae (*Triconia borealis* и *Oncea* spp.) наблюдались зимой в сочетании с батипелагическими видами, такими как *Paraeuchaeta* spp., *Scaphocalanus brevicornis*, *Spinocalanus* spp., *Gaetanus brevispinus* и *Heterorhabdus norvegicus* (Wold et al., 2023).

В исследовании вертикального и пространственного распределения желетелого зоопланктона (ЖЗ) исследователи показывают, что наибольшую роль в формировании разнообразия ЖЗ в целом играли географические факторы: регион и глубина отбора проб, а также распределение водных масс. При рассмотрении сообщества ЖЗ отдельно для каждой обнаруженной водной массы в арктической (самой глубокой) оказалось наиболее разнообразное сообщество, что связано с поимкой типично мезопелагических видов, отсутствующих в слоях с меньшей глубиной. Станции, оставшиеся под влиянием атлантических вод, характеризовались наименьшим разнообразием сообщества и наибольшим вкладом *Aglantha digitale* в численность ЖЗ (до 66%). Такое моновидовое сообщество может быть индикатором потенциала вспышки развития этого вида (см., например, Перцова и др., 2006), поэтому усиление притока атлантических вод в Арктику потенциально может сделать эту медузу одним из важнейших для полярных пелагических экосистем (Manko et al., 2020).

Интересно, что подобные процессы происходят и в Чукотском море, куда активно попадают тихоокеанские виды-экспатрианты. В 2012 году воды тихоокеанского происхождения преобладали в исследуемой области, перенося океанические виды-экспатрианты (например, *Neocalanus* spp., *Eucalanus bungii*)

с внешнего шельфа Берингова моря на северо-восточный шельф Чукотского моря. Напротив, в 2013 году зоопланктон тихоокеанского происхождения был в основном распространен на южном шельфе Чукотского моря, что предполагает изменение путей адвекции в Арктику. Эти изменения также проявились в появлении большого количества богатого липидами арктического зоопланктона (например, *Calanus hyperboreus*) на северо-восточном шельфе Чукотского моря в 2013 году.

Переход от арктических к атлантическим условиям в высокоарктических фьордах повлияет на целые экосистемы, включая их абиотические компоненты, такие как погодные условия, наличие морского льда, температура воды, поток осадочных пород и видовой состав, от зоопланктона до высших хищников. Изменение климата может значительно повлиять на сдвиг времени «цветения» арктического зоопланктона, к которому в большой степени приурочен цикл развития многих зоопланктёров Арктики. В исследовании двух контрастных по условиям фьордов выяснилось, что свойства водных масс, особенно температура, а также наличие морского льда и потока осадков, оказали наибольшее влияние на изменения потока поверхностного зоопланктона во фьордах Шпицбергена. Во фьорде с типично арктическим климатом и присутствием морского льда произошла задержка цветения пелагических водорослей до июля, что вызвало 2–3-месячный сдвиг в развитии сообщества зоопланктона по сравнению с Конгсфьордом, находящимся под влиянием Атлантики.

В будущем ожидается более сильная адвекция и более интенсивная экспансия на север видов атлантического зоопланктона, что может повлиять на разнообразие более эндемичных и более энергетически богатых сообществ арктического зоопланктона. Дальнейшее потепление может способствовать выживанию высоко продуктивных атлантических сообществ, которые в конечном итоге могут заменить арктическую фауну, которая характеризуется низкой биомассой и низкой продукцией (Hirche, Mumm, 1992; Kosobokova,

Hirche, 2000). Дальнейшая колонизация будет зависеть от создания зимующих популяций и изменений в региональной экосистеме.

Поэтому только интеграция нескольких фрагментов информации может дать ключевое понимание взаимосвязей между атлантификацией, потоком осадочных пород и составом зоопланктона, тем самым помогая предсказать функционирование высокоарктических фьордовых экосистем в условиях изменения климата (Weydmann-Zwolicka et al., 2021).

Еще одна особенность Арктических морских экосистем – покрытие больших площадей Северного ледовитого океана и окраинных арктических морей льдом, а в последние десятилетия и их более активное таяние. Карское море обычно покрыто льдом около 9 месяцев в году (Blanchet, 1995). Ледообразование начинается в конце сентября или начале октября; вскрытие начинается в начале или конце июня (Mironov et al., 1994). Отступление ледников является заметным следствием усугубляющегося изменения климата. На архипелаге Шпицберген большинство ледников сбрасывают пресные и мутные воды прямо в море, что существенно влияет на прибрежные арктические морские экосистемы.

В более ранних исследованиях повышенная смертность зоопланктона вблизи потоков талых ледниковых вод объяснялось осмотическим шоком. Так в статье (Zajaczkowski, Legezynska, 2001) приводятся данные о гибели 15% от постоянно обитающей во фьорде популяции зоопланктона из-за поступления талых вод ледника Конгсфьёрд. Однако недавнее исследование показало, что наличие трупов может объясняться количеством взвешенных неорганических частиц в толще воды, чем соленостью (Giesecke et al., 2019). Взаимодействие между зоопланктоном и частицами, вероятно, является взаимным, поскольку частицы могут напрямую влиять на условия жизни зоопланктона и/или условия его питания (Arendt et al., 2011), зоопланктон, в свою очередь, также может производить (в форме фекальных гранул) и изменять (питаясь) морские агрегаты (Kjørboe, 2001; Taucher et al., 2018).

Для пелагической экосистемы Карского моря характерны высокие уровни пространственной и временной изменчивости. Межгодовые и региональные различия в биомассе зоопланктона могут достигать порядка величин (Лисицын и др., 1994), что определяет соответствующие различия в продуктивности и потоках вещества на базовых трофических уровнях экосистемы. Изменения биологических процессов в Карском море резко выражены как во всяком высокоширотном бассейне. Как было отмечено выше, огромное значение для биологических процессов этих экосистем имеет весеннее цветение фитопланктона в конце мая–июне, продолжительность которого не превышает двух недель. В этот момент достигаются максимальные значения первичной продукции на большей части акватории бассейна. Растительный зоопланктон частично утилизирует эту весеннюю вспышку. В течение же большей части лета и осени его развитие определяется существенно более низкими величинами первичной продукции и биомассы фитопланктона, характерными для второй половины вегетационного сезона (Арашкевич и др., 2010).

В Карское море поступает $\sim 1/3$ общего сброса пресной воды в Северный Ледовитый океан, главным образом из крупных рек Обь и Енисей. Обь-Енисейский плюм охватывает обширную территорию в центральной части Карского моря в безледный период (июнь–октябрь) и аккумулирует ~ 1000 км³ объёма пресной воды (Osadchiev et al., 2023). Сток пресной воды Оби и Енисея образует градиент солёности, который распространяется на север от эстуариев до центральной части Карского моря. Вместе с пресной водой большие объёмы растворённого и взвешенного материала переносятся в сторону центральной части Карского моря. Поступления пресной воды и органического вещества весной и летом контролируют распределение фауны и флоры в Карском море, а также их продуктивность и потребление. Такой процесс не может не повлиять на горизонтальное и вертикальное распределение зоопланктонных организмов. Так, при исследовании питания зоопланктона в области опресненной «линзы» Карского моря выяснилось, что наиболее интенсивные биологические

взаимодействия наблюдаются у её границы. Это явление может быть сравнено с воздействием некоторых гидрофизических фронтов (Пастернак и др., 2015). При исследовании зоопланктона и его питания на участке от дельты реки Оби до более глубоких областей Карского моря минимальная общая численность организмов была отмечена на речных станциях, а по направлению на север увеличивалась, достигая максимальных величин в желобе Святой Анны (Арашкевич и др., 2010).

Как уже было отмечено выше одной из особенностей Карского моря является неоднородность условий в широтном градиенте, соответственно, сообщества зоопланктона разных районов этого моря имеют различный состав и структуру.

В южной части Карского моря влияние вытекающих пресных вод особенно велико, в этой области выше пикноклина обитает специфическое солоноватоводное сообщество, в котором доминируют два арктических эндемика *Drepanopus bungi* и *Pseudocalanus major*, а также иногда встречаются *Limnocalanus macrurus* (встречающийся также в пресных глубоких северных озёрах), *Acartia longiremis* и *Jashnovia* sp., *Senecella sibirica*, толерантные к существенным колебаниям солёности (Fetzer, 2003; Hirche et al., 2006).

Юго-западная часть Карского моря подвержена влиянию водных масс Печорского моря, попадающих через Карские ворота. Биомасса зоопланктона в этом регионе невелика, зимой представлена, в основном, мелкими копеподами, наряду с ними в состав сообщества входят виды-космополиты (*Oithona similis*, *Microcalanus pigmeus*, *Micosetella norvegica*), типичные арктические обитатели (*Calanus glacialis*, *Pseudocalanus minutus*, щетинкочелюстные *Eukronia hamata*, крылоногие моллюски *Limacina helicina* и *Clione limacine*, аппендикулярия *Oikopleura* spp.), а также атлантические виды-идентификаторы (*Calanus finmarchius*, *Acartia longiremis*, кладоцера *Evadne nordmanni*) (Hirche et al., 2006; Vinogradov et al., 1995b).

Центральная часть Карского моря, в свою очередь, подвержена влиянию водных масс из Баренцева моря, затекающих севернее Новой земли и

арктических водных масс из глубоководной части Северного ледовитого океана, соответственно, и зоопланктонное сообщество этого района формируется из видов, характерных для этих вод: *Calanus glacialis* дает более 50% вклада в общую биомассу, также обильно развиваются *Metridia longa*, *Microcalanus pigmeus*, *Oithona similis*, ниже 100 м развиваются истинно холодноводные океанические виды: *Calanus hyperboreus*, *Paraeuchaeta glacialis*, *Themisto libellula* (Hirche et al., 2006).

Район северных желобов и склонов Карского моря подвергается сильному влиянию промежуточных атлантических и истинно арктических водных масс, поступающих из глубоководных районов океана. Три вида *Calanus* вносят более 60% в общую биомассу, наряду с этими калянидами также обильна *Metridia longa*. Присутствуют и атлантические виды *Chiridius obtusifrons*, *Heterorhabdus norvegicus*, *Paraeuchaeta norvegica* и другие. Солоноватоводные виды, характерные для южной части Карского моря, в этом районе почти или полностью отсутствуют, подчеркивая огромную разницу между южными и северными сообществами зоопланктона Карского моря (Hirche et al., 2006).

1.3 Закономерности вертикального распределения зоопланктона в морях и континентальных водоемах

Закономерности распределения зоопланктона в обширных морских экосистемах – одни из наиболее значимых для понимания биологии и экологии вопросы, требующие серьезных и объемных полевых исследований. Горизонтальные миграции наблюдаются в широком диапазоне масштабов от сантиметров до сотен километров во многих водных экосистемах. Множество различных биологических, химических и физических условий могут различаться в разных слоях водной толщи и влиять на распределение зоопланктона, включая пищу (Caffrey et al., 1994), температуру, которая влияет на метаболические потребности, турбулентность, которая влияет на питание (Saiz et al., 1992), химические загрязнители, хищников и конкурентов (Orsi and Mecum, 1986).

В этом разделе подробнее остановимся на вертикальных миграциях зоопланктона различной природы – процессах, представляющих собой географически и таксономически широко распространенное поведение планктона и рассматривающихся как одна из наиболее значимых причин возникновения «пятнистости» фито- и зоопланктона. Вертикальная миграция планктона может происходить в разных временных масштабах, включая суточную вертикальную миграцию, имеющую периодичность до одного дня, и сезонную вертикальную миграцию, имеющую периодичность около одного года.

Многие виды зоопланктона и рыб во всех мировых океанах совершают суточную вертикальную миграцию (СВМ), питаясь в продуктивных поверхностных водах ночью и ища убежища от визуальных хищников на мезопелагических глубинах в дневное время (Hays, 2003). Такая миграция является причиной вертикальных потоков веществ в процессе, называемом «биологическим насосом» (Ducklow et al., 2001). Глобальная оценка предполагает, что 40~50% рассеивающей звук мезопелагической биомассы совершает СВМ (Klevjer et al., 2016). Разнообразные таксоны зоопланктона независимо друг от друга развили поведение СВМ, поскольку оно оптимизирует адаптивный баланс между питанием и уклонением от хищников (Hays, 2003). В то время как избегание хищников является признанным эволюционным драйвером для СВМ, изменения интенсивности солнечной радиации на восходе и закате являются доминирующими сигналами для этого поведения (Cohen and Forward, 2009).

На водные пищевые сети свет влияет снизу вверх (bottom up – top down), оказывая влияние на фотосинтез и продуктивность. Но свет также оказывает и нисходящее воздействие (top down), поскольку он имеет решающее значение для эффективности зрительного поиска пищи у многих рыб. Для экосистем фьордов с ограниченным освещением показано, что численность зоопланктоядных рыб пропорциональна вертикальному расширению визуальной среды обитания, представленной обратным коэффициентом светопоглощения водного столба, а численность зоопланктона и размер тела этих организмов пропорциональны

размеру защищенной от видимости рыбами среды обитания, которую можно определить как безразмерное произведение коэффициента светопоглощения на глубину водного столба (Aksnes et al., 2004).

Также на вертикальное распределение организмов несомненно влияют градиенты солёности, ведь с ней связано множество физических параметров, включая осмолярность, относительные пропорции растворенных веществ, поглощение и насыщение растворенных газов, плотность, вязкость, поверхностное натяжение, поглощение излучения и передачу звука (Kinne, 1966). Было показано, что зоопланктон реагирует на галоклины многими различными способами, включая проживание в галоклине или около него, под галоклином, над галоклином и миграцию через галоклин (Hansen, 1951; Morgan et al., 1997). Характер реакций, несомненно, зависит от комбинации множества различных факторов. Поэтому встаёт вопрос об особенностях сочетания вышеназванных факторов в Арктических морях и специфике вертикального распределения обитающего в них зоопланктона.

Вертикальное перемещение зоопланктона высоких широт представляет особый интерес из-за его сезонной изменчивости. Интенсивность СВМ колеблется сезонно, от выраженного синхронизированного паттерна весной и осенью (когда суточная изменчивость света наиболее выражена) до ослабленного асинхронизированного паттерна в остальное время года (Cottier et al., 2006). Отсутствие СВМ во время зимы в высоких широтах (полярная ночь) логично; во-первых, из-за уменьшенного риска светозависимого хищничества, а во-вторых, потому что большинство травоядных зоопланктонтов покидают верхнюю пелагиаль и зимуют (в состоянии спячки, называемом «диапаузой»), как правило, на больших глубинах (Baumgartner and Tarrant, 2017). Своеобразное наблюдение, сделанное во время высокоширотного лета, заключается в том, что некоторые растительноядные зоопланктонты, в частности веслоногие рачки рода *Calanus*, не выполняют заметных СВМ (Basedow et al., 2010) и образуют приповерхностные густые рои, которые иногда можно наблюдать из космоса (Basedow et al., 2019). Одна из гипотез об отсутствии синхронизированных СВМ

в период полуночного солнца связана с уменьшением суточных колебаний освещенности, воспринимаемой зоопланктоном (Cottier et al., 2006). Однако в большинстве высокоширотных условий на протяжении суточного цикла всё же происходят изменения в световом режиме. Вдобавок к этому, краткосрочные изменения облачного покрова также могут на мгновение ослабить подповерхностную освещенность. Эти краткосрочные изменения освещенности должны давать зоопланктону достаточный сигнал для выполнения СВМ (Omand et al., 2021), поскольку некоторые травоядные веслоногие рачки и криль чувствительны даже к самым незначительным изменениям света (Båtnes et al., 2015). Фактически, недавние наблюдения показывают, что некоторые сообщества высокоширотного зоопланктона следуют предпочтительным изолюмам освещенности круглый год. Тем не менее, типичное отсутствие синхронизированного СВМ даже при наличии воспринимаемых суточных изменений освещенности указывает на альтернативную гипотезу о том, что нет никакой адаптивной выгоды от выполнения СВМ в период полуночного солнца (Basedow et al., 2008). Вертикальная миграция может быть энергетически затратной, особенно когда она включает пересечение резких градиентов плотности. СВМ также сокращает дневное окно кормления и может препятствовать росту, развитию и темпам воспроизводства (Bandara et al., 2018).

Вполне закономерно, что такой паттерн СВМ хорошо экстраполируется на более мелкие и закрытые экосистемы континентальных водоемов, в которых организмы зоопланктона также опускаются ближе ко дну днём, мигрируют в поверхностные слои в тёмное время суток. Для исследуемых Хакасских озёр важным фактором вертикального распределения наряду со светом являются и растворённые в воде газы, например, свободные CO_2 , NH_3 , CH_3 , CH_4 , H_2S , накапливающиеся иногда в нижних слоях эвтрофных прудов, и, вероятно, влияющие на положение нижней границы распределения зоопланктона. Исследования показывают, что вертикальное распределение коловраток и циклопид тесно связано с CO_2 , pH и O_2 . Так, например, циклопиды быстро погибают в насыщенном растворе CO_2 (через 10—40 сек). Гораздо больше

данных, свидетельствующих о влиянии растворенного в воде кислорода на вертикальное распределение зоопланктона. Ракообразные не распространяются глубже слоя, где содержание кислорода меньше 0.5 мл/л, а коловратки - меньше 0.25 мл/л. Значительно влияет на вертикальное распределение зоопланктона сероводород, который часто образуется в иловых отложениях на дне водоемов. Газ этот легко растворяется в воде и считается ядовитым для большинства водных организмов, исключая серобактерий. Как правило зона с повышенным содержанием сероводорода служит нижним пределом вертикального распределения зоопланктона. (Вербицкий, 2018). В оз. Шира зоопланктон и гаммарус отсутствуют в мнимомolimнионе (Zotina et al., 1999).

1.4 Методы изучения не связанной с хищниками смертности в пресноводных и морских экосистемах

Для оценки не связанной с хищниками смертности используются методы дифференциации особей, подвергшихся витальному окрашиванию перед фиксацией пробы, а также более затратные по времени визуальные методы. Так Heinle исследовал неподвижных особей под микроскопом на предмет наличия у них сердцебиения (Heinle, 1969), а в исследовании потоков углерода, ассоциированных с морским зоопланктоном, дифференцирование «живых», попавших в седиментационные ловушки случайно, и мертвых особей производилось путем выявления выраженного отслоения тканей от хитиновых покровов тела (Дриц и др., 2017). Однако подобные методы создают возможность для субъективных ошибок, некоторые требуют поддержания образцов в жизнеспособном состоянии в течение продолжительного времени, что может вызывать значительные трудности.

Существуют и методы дифференциации, связанные с прижизненным окрашиванием, они основаны на разной проницаемости мембран живых и мертвых клеток организмов для различных типов красителя. Нейтральное красное окрашивание (Elliott and Tang, 2009; Fleming and Coughlan, 1978) —

простой и надежный метод, обеспечивающий информацию о проценте мертвых *in situ* организмов морского и эстуарного зоопланктона. В пресноводных экосистемах в качестве красителя используется анилиновый голубой водорастворимый (Dubovskaya et al., 2003; Дубовская, 2008) или проционовый красный (Ряпенко и Пологинов, 1991; Наумова, 2006). В случае окраски пресноводного зоопланктона анилиновым голубым живые особи остаются неокрашенными, тогда как в случае с морскими организмами при окраске нейтральным красным все наоборот (Tang et al., 2014). Полученная с помощью окраски информация может быть использована в качестве индикатора наличия физиологически неблагоприятных условий и/или экологического стресса для зоопланктонных организмов на конкретной территории, будь то естественных (например, изменения глубины оксиглина в районах апвеллинга или резких изменений температуры во время явлений «Эль-Ниньо») или антропогенного происхождения (например, сбросы сточных вод, интенсивные отходы аквакультуры и так далее). Однако, количественная оценка этой острой реакции организмов (например, увеличение доли мертвого зоопланктона) требует исходного уровня информации, чтобы противопоставить эффекты естественной смертности (например, сезонных циклов) другим факторами стресса окружающей среды (Krautz et al., 2017).

Окрашивание для дифференцировки живых и мертвых организмов может использоваться как в тандеме с экспонированием седиментационных ловушек (Ivory et al., 2014; Dubovskaya et al., 2018), так и в экспериментах по выживаемости зоопланктёров в экстремальных условиях (Venkatnarayanan et al., 2022), или в работах по оценке естественной смертности в крупных водных объектах с необычными гидрологическими условиями, например, Чесапикском заливе (США) (Tang et al., 2006).

Метод витального окрашивания использовался при изучении зоопланктона Черного (Litvinyuk et al. 2022), Восточно-Китайского моря (Lee et al., 2018), юго-восточной части Тихого океана у побережья Чили (Giesecke et al.,

2017), для Баренцева моря известна одна работа зарубежных авторов (Daase et al., 2021).

В бухте Тамандаре (Бразилия) при помощи этого метода изучалось влияние на не связанную с хищниками смертность науплиев и копепод эстуарного шлейфа коралловых рифов и таких показателей воды, как соленость, концентрация хлорофилла *a*, pH (da Silva et. al, 2020). При исследовании залива Гумбольта Krauz с соавторами называет витальное окрашивание зоопланктона многообещающим методом изучения антропогенных изменений в прибрежных пелагических экосистемах (Krautz et al., 2017).

Важной частью исследования является также понимание роли трупов зоопланктона в круговороте углерода в стратифицированных озерах, для чего важно изучить скорость оседания мертвого зоопланктона. Идеальным инструментом для подобных исследований являются седиментационные ловушки: цилиндры, в верхней части которых вставлены бафлеры для гашения турбулентных вихрей и предотвращения вымывания из ловушки осевшего материала при ее подъеме к поверхности, а их нижняя часть заканчивается вставкой, в которую ввинчиваются флаконы, где накапливается осадочный материал (Gardner, 1980). Ловушки экспонируют строго вертикально во избежание создания несвойственных гидродинамических условий вокруг входного отверстия, для этого разработаны целые технические установки, не позволяющие устройству отклоняться от вертикали (Дубовская и др., 2017).

Для исследования глубоководных сообществ используются ловушки двух типов: типа MULTIPITS - кассеты цилиндров и заякоренные (за дно) большие воронковидные (конические) ловушки с основанием, вращающим собирающие флаконы (пробосборники), позволяющим получить временной ряд потоков (TS-ловушки, TS – TimeSeries) (Дубовская и др., 2017). Последние используются, например, в исследовании планктона Средиземного моря, где ловушки экспонировались на глубинке 150 м и имели 12 стаканчиков для сбора (Danovaro et. al, 2017) и при исследовании Тихоокеанских сообществ на глубине 200 м с 26 сменявшимися сборными стаканчиками (Yokoi et. al, 2018). В пресноводных

исследованиях использовались цилиндрические ловушки (Dubovskaya et al., 2017; 2018).

ГЛАВА 2. РАЙОНЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Исследования в желобе Святой Анны

2.1.1 Район исследования

Работа в акватории Карского и Баренцева морей проходила с 11.09.2023 по 21.09.2023 на судне Дальние Зеленцы в рамках программы Плавающий университет.

Желоб Святой Анны, расположенный на границе Карского и Баренцева морей, имеет ряд гидрологических особенностей, что делает этот район крайне интересным не только для исследований таксономического распределения зоопланктонных организмов различных водных масс, но и количественных показателей их естественной смертности. Ее уровень может быть мерой качества среды, условий функционирования исследуемых популяций и предпосылкой прогноза динамики сообщества (Дубовская и др., 2007; Дубовская, 2009, Tang et al., 2014). Приток теплых и соленых атлантических вод из Северной Атлантики в Западную Арктику осуществляется через две ветви: Фрамовскую и Баренцевоморскую. Южная ветвь атлантической водной массы, так называемая баренцевоморская водная масса (БВМ), охлаждается в Баренцевом море в результате зимней конвекции, опускаясь за счет этого на глубину, и далее распространяется на север к континентальному склону вдоль восточного склона желоба Святой Анны. Северная ветвь, сохраняющая высокую температуру, – фрамовская водная масса (ФВМ) – распространяется на восток вдоль континентального склона через пролив Фрама. При достижении желоба часть ФВМ затекает в желоб вдоль его западного склона. Большая часть затекшей в желоб воды рециркулирует в нем, в то время как малая часть возвращается на континентальный склон вдоль восточного склона желоба Святой Анны (Osadchiev A. et al., 2022). В зонах контакта фрамовских и баренцевоморских вод в северной и в северо-восточной частях Баренцева моря происходит интенсивное перемешивание и формирование новых водных масс, часть из которых

впоследствии попадает в арктический бассейн (Aksenov et al., 2011). В результате локальное взаимодействие этих ветвей в желобе влияет не только на свойства крупномасштабного потока атлантических вод в Восточную Арктику и глубоководные Арктические бассейны, но и на пространственное распределение морских организмов.

2.1.2 Отбор проб, измерение физико-химических показателей и последующее витальное окрашивание

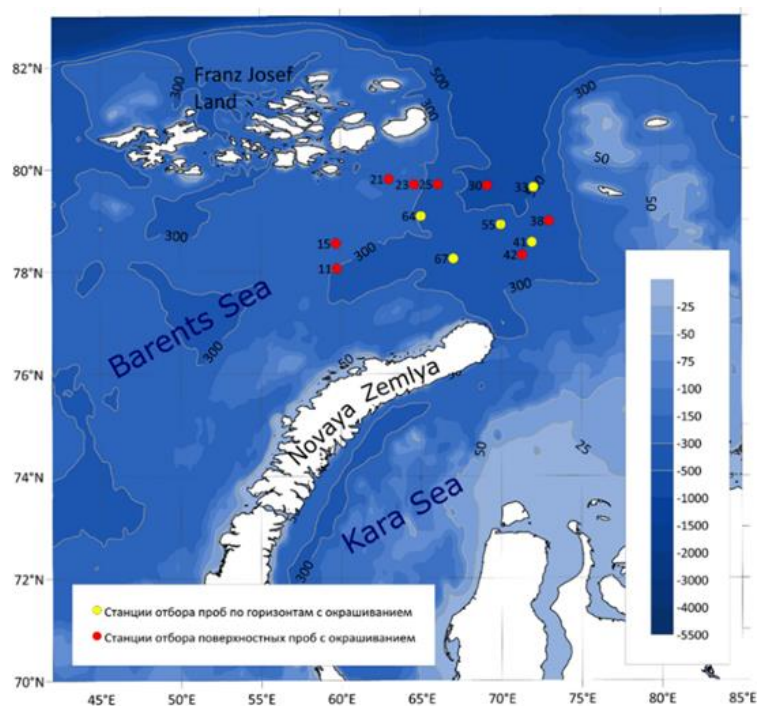


Рисунок 1 – Карта станций отбора зоопланктона сетью Джеди в желобе Святой Анны

Всего было отобрано и окрашено 25 проб с 13 станций (Рис. 1). На восьми станциях были отобраны пробы с поверхностного горизонта (0-20/0-50 м). На других пяти станциях были проведены послонные ловы зоопланктона, горизонты отбора определяли по значениям температуры и солёности, полученным в ходе вертикального STD-зондирования толщи воды.

В качестве орудия лова использовали количественную сеть Джеди с диаметром входного отверстия 30 см, размер ячеей фильтрующего полотна – 180 мкм. Глубина станций варьировалась от 112 (станция 3) до 550 метров (станция

31). Пробы зоопланктона концентрировались и фиксировались раствором 40 %-го формалина, конечная концентрация в пробе составляла 4 %.

Раствор для витального окрашивания готовится путём смешивания пудры красителя в дистиллированной воде в соотношении 1:100. Отобранная сетью Джеди проба переливается в мерную ёмкость для определения объёма, затем в ёмкость для окрашивания, куда также добавляется жидкий краситель из расчета 1.5 мл на 1 л пробы (примерная концентрация 1:670000), и засекается 15 минут (Elliott, Tang, 2009). Окрашивание необходимо проводить в затемнённом месте при температуре *in situ*. Для окрашивания пробы с большим количеством организмов объём красителя можно увеличить. После окрашивания организмы откидываются на газ стаканчика для концентрации и промываются фильтрованной через газ морской водой. После этого окрашенная проба фиксируется 4%-ным формалином (без добавления буры) и хранится в холодильнике.

2.1.3 Обработка проб и подсчет количественных показателей

Окрашенную пробу как морского, так и пресноводного зоопланктона можно обрабатывать по стандартным рекомендациям классическим счетным методом, либо при помощи компьютерных технологий. Последний метод отлично подходит для сообществ с небольшим количеством доминирующих видов, а для морского зоопланктона уже зарекомендовал себя как надёжный и высокоэффективный (Gorsky et al., 2010; Yamamae et al., 2023).

Для обработки проб морского зоопланктона использовалось сочетание двух методических подходов: цифровое сканирование с последующим автоматическим компьютерным распознаванием зоопланктеров (рисунок 2) и традиционный счет под биноклем (или с экрана монитора) для обработки сложных проб и идентификацией крупных и редких организмов. Методические рекомендации обработки сканированных проб изложены в работе (Ёлгина и др., 2022). Сканирование зоопланктона проводили с помощью профессионального сканера Epson perfection v850 pro с разрешением 6400DPI.

Сканы 7 морских проб были обработаны с использованием программы ImageJ. Порядок действий был следующим: загрузка скана пробы в ImageJ, установка сетки: Analyse → Tools → Grid, маркировка различных групп организмов в нескольких квадратах при помощи инструмента «Multi-point», Сохранение полученной картинки в формате tiff, получение таблицы с количеством организмов и координатами расположения точек для последующего пересчета численности на всю пробу.

Функционал программы позволяет измерять организмы. Для этого настраивается шкала в окнах Analyse → Set scale, а после при помощи инструмента «Straight line» получаем длину организма в мм.

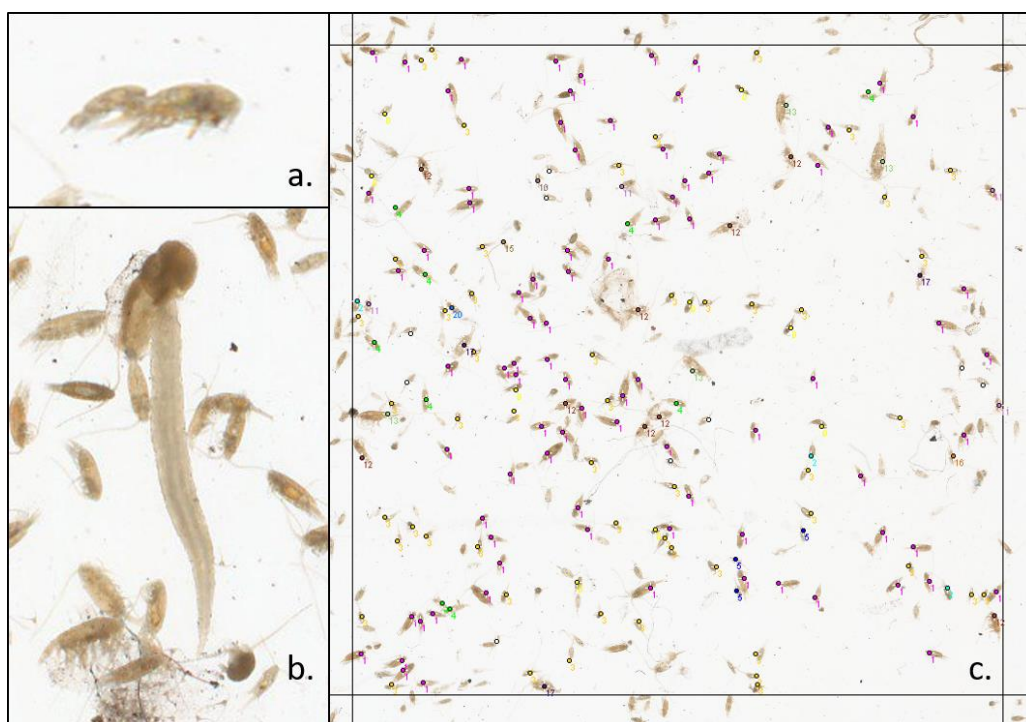


Рисунок 2 – Сканированное изображение организмов зоопланктона: а – рачки *Oncaea borealis*, б – *Oikopleura* sp., в – различные группы организмов, дифференцированные в одном из квадратов скана

Под биноклем организмы идентифицировались до класса, рода и, по возможности, до вида. Особое внимание уделялось определению возрастных стадий массовых представителей копепоид рода *Calanus* — *Calanus finmarchicus*, *Calanus glacialis* и *Calanus hyperboreus*. Для разделения копепоидов V и

взрослых особей проанализированы строение 5-ой пары ног, уросомы и использованы морфологические критерии. Для определения видовой принадлежности организмов использовались определители Vidal (1971), Боруцкий (1950) и Гаевская (1948).

Биомасса рассчитывалась на основе опубликованных (Richter, 1994a,b) зависимостей сухого веса (DW) от длины для конкретного таксона, и таблиц средних значений сухого веса. Для редких видов копепод и ювенильных стадий брюхоногих и двустворчатых моллюсков влажная масса рассчитывались по регрессиям длины и веса, установленным Численко (1968). Затем сырые веса были преобразованы к сухому весу с использованием коэффициента 0,16, установленного для арктического зоопланктона Кособоковой (неопубликовано). Для Chaetognatha, Larvacea, Polychaeta, Ostracoda, Euphausiacea, Decapoda и Amphipoda были применены соотношения длины тела и сухого веса по Рихтеру (1994a,b). Стрекающие, гребневики и сифонофоры при подсчете биомассы не учитывались.

2.2 Исследования озер Хакасии

Данные, полученные в ходе полевых исследований и сканы полученных окрашенных проб для дальнейшей обработки были предоставлены командой Лаборатории экспериментальной гидроэкологии ИБФ СО РАН.

2.2.1 Район исследования

Исследования были проведены на трёх соленых степных озерах Минусинской котловины (республики Хакасия, Россия): Чаласколь, Власьево и Ши́ра (Рисунок 1). Озера Чаласколь и Власьево имеют высокий уровень антропогенной нагрузки, связанный с хозяйственной деятельностью человека - ведением животноводства (Zadereev et al., 2022). Площадь, максимальная глубина и минерализация (г/л) озер составляет, соответственно: Чаласколь - 0.34 км², 2.7 м, 1 г/л, Власьево - 1.2 км², 13 м, 3.3 г/л, Ши́ра – 39.13 км², 25 м, 14 г/л (до 18 г/л в монимолимнионе). В период исследований все озера имели

анаэробную зону в придонных слоях, а озера Власьево и Шира были стратифицированы по температуре и солености.

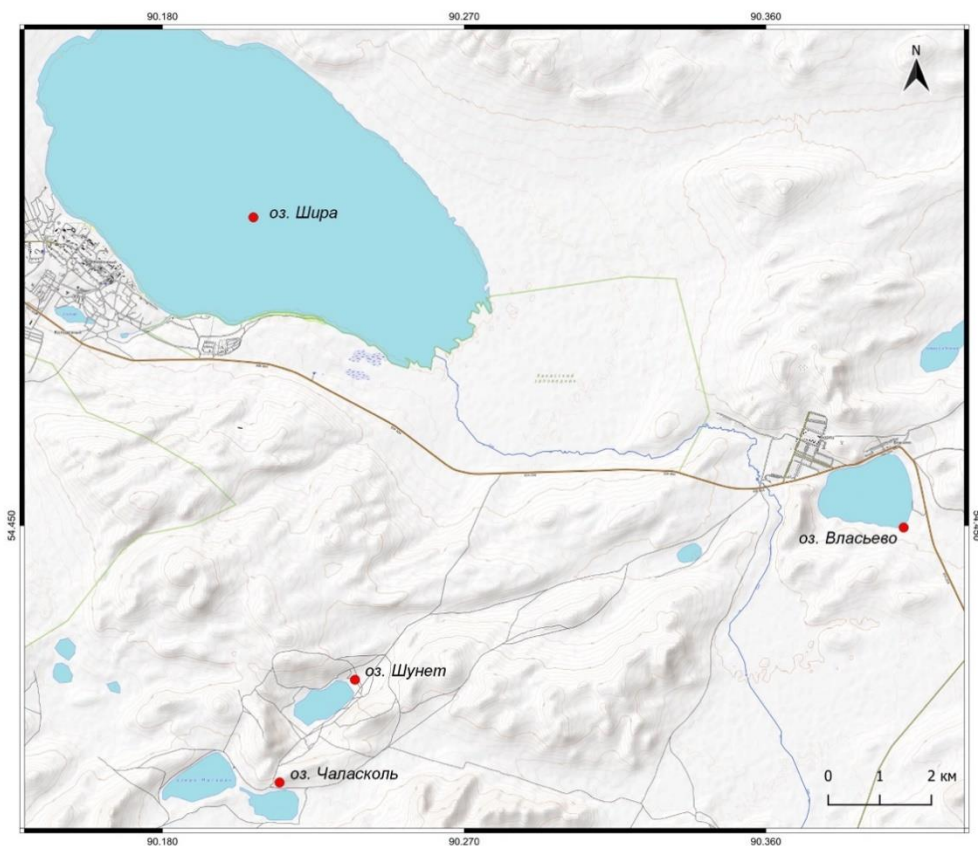


Рисунок 3 – Карта района исследуемых озер (Ширинский район, Хакасия)

2.2.2 Отбор проб, измерение физико-химических показателей и последующее витальное окрашивание

Пробы зоопланктона отбирали 22.06, 25.06, 27.06, 29.06, 3.07, 5.07, 7.07, 9.07, 12.07 2022 года замыкающей сетью Джели (диаметр входного отверстия 18 см, ячея 82 мкм), облавливая ее вертикально от нижней до верхней границы эпи-, мета- и гипolimнион в озерах Шира и Власьево, а в мелководном оз. Чаласколь слой 0-2 м.

Профили физико-химических и биологических параметров измеряли с помощью погружных зондов CTD - Castaway (YSI, США), PhysoProbe (BBE Moldaenke GmbH, Германия), EXO2 (YSI, США). Регистрируемые параметры включали: глубину (м), температуру (°C), удельную электропроводность

(мкСм/см), плотность воды (кг/м³), концентрацию кислорода (мг/л), хлорофилла «а» (мкг/л), мутность, окислительно-восстановительный потенциал. Поскольку в озерах в анаэробной зоне присутствовали высокие концентрации сульфидов, то мембрана оптического датчика кислорода могла давать ложные сигналы о наличии кислорода в зоне отрицательных значений окислительно-восстановительного потенциала среды (EPA., Field measurement of oxidation reduction potential (ORP), 2017). Поэтому показатели кислорода учитывали только в зоне положительных значений ORP. Анаэробной считали зону, в которой ORP был <-100 мВ. Вертикальные границы градиентных зон определяли на основе сравнения изменений плотности воды ($\partial\rho/\partial z$) с пороговым значением $\partial\rho/\partial z = 0.1$ кг/м³/м (Wilson et al., 2020).

2.2.3 Обработка проб и подсчет количественных показателей

Поскольку зоопланктонное сообщество исследованных озёр отличается простой структурой, низким видовым разнообразием, наименее трудозатратным и эффективным методом обработки проб является цифровое сканирование. Последовательность действий аналогична вышеизложенному алгоритму обработки морских проб зоопланктона. Методические рекомендации обработки сканированных проб изложены в работе (Ёлгина и др., 2022).

[страницы 33-52 изъяты в связи с авторскими правами]

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Метод витального окрашивания нейтральным красным, впервые примененный для Карского моря, применим для всех групп морского зоопланктона и имеет отличный потенциал для последующих исследований в этой области. Доли мёртвых в численности и биомассе зоопланктона на различных горизонтах исследуемых станций сравнимы с ранее полученными значениями в других арктических морях.

Для морских экосистем характерны высокие численности и биомассы зоопланктона в поверхностном слое, а также преобладание в нём мелких видов копепод. Серединные слои, залегающие в районе действия БВМ и ФВМ характеризуются низкими значениями численности и биомассы. Глубинные слои характеризуются наименьшими численностями, но относительно высокими биомассами за счёт обитания крупных истинно океанических видов. Численность мёртвых организмов с увеличением глубины уменьшается, что говорит об элиминации трупов во время осадения.

Наибольшее влияние на вертикальное распределение зоопланктона стратифицированных озёр Хакасии имели такие факторы, как видовой состав зоопланктонного сообщества, глубина аноксигенного слоя и эпилимниона. Численность живых копепод в озере Шира максимальна в эпилимнионе, также значительная часть трупов зоопланктона образовывалась и разлагалась в верхних слоях воды, тем самым способствуя эпилимническому круговороту углерода и питательных веществ из-за пресса гаммарусов, концентрирующихся ниже в зоне термоклина. Во Власьево копеподы являются второстепенной группой зоопланктёров, они осваивают не только эпи-, но и металимнион, в котором отмечалась повышенная смертность из-за неблагоприятных условий обитания (аноксигенной зоны).

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

Бродский, К. А. Веслоногие рачки Calanoida дальневосточных морей СССР и полярного бассейна / К. А. Бродский. – Москва : Издательство Академии наук СССР, 1950. – 443 с.

Букатов, А. А. Региональные особенности плотностной стратификации вод и характеристик внутренних волн в арктических морях / А. А. Букатов, Е. А. Павленко // Морской гидрофизический журнал. – 2023. – Т. 39, № 6 (234). – С. 779–796.

Вербицкий, В. Б. Лекция 13/ Курс лекций по планктологии [Электронный ресурс] / В. Б. Вербицкий. 30.06.2018. // ИБВВ РАН.—URL: [http://ibiw.ru/edu/\(30.06.2018.\)](http://ibiw.ru/edu/(30.06.2018.))

Гаевская, Н. С. Определитель фауны и флоры северных морей СССР / Н. С. Гаевская // Москва : Советская наука, 1948. – 740 с.

Губанов М. В. Исследование химических коммуникаций у доминантных видов биоты солоноватого озера Шира (Хакасия) в лабораторных условиях / М. В. Губанов // Исследовано в России. – 2005. – Т. 8. – С. 2472-2479.

Дубовская, О. П. Методология использования седиментационных ловушек для изучения вертикального потока и скорости осаждения взвешенных частиц большого размера: морского снега, фекальных пеллет и трупов зоопланктона (обзор литературы) / О. П. Дубовская, А. П. Толмеев, Ж. Ф. Бусева // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2017. – Т. 10, № 3. – С. 269–300.

Дубовская, О. П. Не связанная с хищниками смертность планктонных ракообразных, ее возможные причины (обзор литературы) / О. П. Дубовская // Журнал общей биологии. – 2009. – Т. 70, № 2. – С. 168–192.

Дубовская, О. П. Оценка количества мертвых особей рачкового зоопланктона в водоеме с помощью окрашивания проб анилиновым голубым: методические аспекты применения / О. П. Дубовская // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2008. – Т. 1, № 2. – С. 145–161.

Ёлгина, О. Е. Компьютерная обработка и анализ сканированных проб зоопланктона: методические рекомендации / О. Е. Ёлгина, А. П. Толмеев, О. П. Дубовская // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2022. – Т. 15, № 1. – С. 5–30.

Компаниец, Л. А. Анализ характеристик озера Шира на основе натуральных наблюдений / Л.А. Компаниец, Т. В Якубайлик, О. С. Володько // Вестник Бурятского государственного университета. Математика, информатика. – 2012. – Т. 9. – С. 167–176.

Кособокова, К.Н. Зоопланктон арктического бассейна. Структура сообществ, экология, закономерности распределения / К. Н. Кособокова ; Российская академия наук, Институт океанологии им. П. П. Ширшова, Российский фонд фундаментальных исследований. – Москва: ГЕОС, 2012. – 271 с. – ISBN 978-5-89118-635-4.

Мезопланктон восточной части Карского моря и эстуариев Оби и Енисея / М.Е. Виноградов, Э. А. Шушкина, Л. П. Лебедева [и др.] // Океанология. – 1994. – Т. 34, № 5. – С. 716–723.

Наумова, Е. Ю. Жизненные циклы и морфология представителей рода *Epischura Forbes, 1882* (Copepoda: Calanoida) : специальность 03.00.18 «Гидробиология» : автореферат на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Наумова Елена Юрьевна ; Институт биологии моря. – Иркутск, 2006. – 23 с.

Питание и распределение зоопланктона в опресненной " линзе " Карского моря: влияние вертикального градиента солености / А. Ф. Пастернак, А. В. Дриц, Г. А. Абызова [и др.] // Океанология. – 2015. – Т. 55, № 6. – С. 955–963.

Показатели смертности, не связанной с хищниками, у кладоцерного зоопланктона в пелагиали и литорали мелководного слабоэвтрофного озера / О. П. Дубовская, В. П. Семенченко, М. И. Гладышев [и др.] // Доклады Академии наук. – 2007. – Т. 416, № 6. – С. 836–838.

Потоки осадочного вещества в Карском море и в эстуариях Оби и Енисея / А. П. Лисицын, В. П. Шевченко, М. Е. Виноградов [и др.] // Океанология. – 1994. – Т. 34, № 5. – С. 748–758.

Рогозин, Д. Ю. Меромиктические озера Северо-Минусинской котловины: закономерности стратификации и экология фототрофных серных бактерий : [монография] / Д. Ю. Рогозин. – Красноярск: Изд-во ИФ СО РАН, 2018. – 249 с. – ISBN 978-5-9500623-5-3.

Роль зоопланктона в вертикальном потоке вещества в Карском море и море Лаптевых в осенний сезон / А. В. Дриц, М. Д. Кравчишина, А. Ф. Пастернак [и др.] // Океанология. – 2017. – Т. 57, № 6. – С. 934–948.

Роль зоопланктона в трансформации органического вещества в обском эстуарии, шельфовых и глубоководных районах Карского моря / Е. Г. Арашкевич, М. В. Флинт, А. Б. Никишина [и др.] // Океанология. – 2010. – Т. 50, № 5. – С. 823–836.

Ряпенко, Л. Н. Использование метода окрашивания проционовым красным для оценки состояния зоопланктона на северном Байкале / Л. Н. Ряпенко, В. А. Польшов // Мониторинг и оценка состояния Байкала и Прибайкалья: Материалы VI Всесоюзной Бакальской школы-семинара / Институт глобального климата и экологии. – Ленинград, 1991. – С. 144–146.

Структура мезопланктонного сообщества в области континентального склона желоба Святой Анны (Карское море) / М. В. Флинт, С. Г. Поярков, А. Г. Тимонин, К. А. Соловьев // Океанология. – 2015. – Т. 55, № 4. – С. 643–655.

A high-resolution modeling study on diel and seasonal vertical migrations of high-latitude copepods / K. Bandara, Ø. Varpe, R. Ji, K. Eiane // *Ecological Modelling*. – 2018. – Vol. 368. – P. 357-376.

An estimate of the percentage of non-predatory dead variability in coastal zooplankton of the southern Humboldt Current System / M. C. Krautz, E. Hernández-Miranda, R. Veas [et al.] // *Marine environmental research*. – 2017. – Vol. 132. – P. 103–116.

Atlantification influences zooplankton communities seasonally in the northern Barents Sea and Arctic Ocean / A. Wold, H. Hop, C. Svensen [et al.] // *Progress in Oceanography*. – 2023. – Vol. 219. – P. 103133.

Bacterial growth response to copepod grazing in aquatic ecosystems / C. A. Vargas, L. A. Cuevas, H. E González, G. Daneri // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. – 2007. – Vol. 87, Iss 3. – P. 667–674.

Basedow S. L. Habitat selection by a marine copepod during the productive season in the Subarctic / S. L. Basedow, K. S. Tande, L. C. Stige // *Marine Ecology Progress Series*. – 2010. – Vol. 416. – P. 165-178.

Basedow S. L. Vertical segregation of *Calanus finmarchicus* copepodites during the spring bloom / S. L. Basedow, A. Edvardsen, K. S. Tande // *Journal of Marine Systems*. – 2008. – Vol. 70, Iss.1-2. – P. 21-32.

Basedow, S. L., McKee, D., Lefering, I., Gislason, A., Basedow S. L. et al. Remote sensing of zooplankton swarms / S. L. Basedow, D. McKee, I. Lefering // *Scientific reports*. – 2019. – Vol. 9, Iss. 1. – P. 686.

Baumgartner M. F. The physiology and ecology of diapause in marine copepods / M. F. Baumgartner, A. M. Tarrant // *Annual review of marine science*. – 2017. – Vol. 9. – P. 387-411.

Blanchet, J. P Water vapor-temperature feedback in the formation of continental Arctic air: its implication for climate / J. P. Blanchet // Science of the total environment. – 1995. – Vol. 160. – P. 793–802.

Coachman, L. K. Physical oceanography of Arctic and subarctic seas / L. K. Coachman, K. Aagaard // Marine geology and oceanography of the Arctic seas / Springer. – Berlin, 1974. – P. 1–72.

Comparisons between POC and zooplankton swimmer flux from sediment traps in the subarctic and subtropical North Pacific / N. Yokoi, Y. Abe, M. Kitamura [et al.] // Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers. – 2018. – Vol. 133. – P. 19–26.

Conover R. J. Comparative life histories in the genera Calanus and Neocalanus in high latitudes of the northern hemisphere / R. J. Conover // Hydrobiologia. – 1988. – Vol. 167. – P. 127-142.

Daase, M. Seasonal variability in non-consumptive mortality of Arctic zooplankton / M. Daase, J. E. Søreide // Journal of Plankton Research. – 2021. – Vol. 43, Iss. 4. – P. 565–585.

Danovaro, R. Deep-water zooplankton in the Mediterranean Sea: Results from a continuous, synchronous sampling over different regions using sediment traps / R. Danovaro, L. Carugati, A. Boldrin // Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers. – 2017. – Vol. 126. – P. 103–114.

Death in southern Patagonian fjords: copepod community structure and mortality in land-and marine-terminating glacier-fjord systems / R. Giesecke, J Höfer, T. Vallejos, H. E. González // Progress in Oceanography. – 2019. – Vol. 174. – P. 162–172.

Degradation of dead cladoceran zooplankton and their contribution to organic carbon cycling in stratified lakes: field observation and model prediction / A. P. Tolomeev, O. P. Dubovskaya, G. Kirillin [et al.] // Journal of Plankton Research. – 2022. – Vol. 44, Iss. 3. – P. 386-400.

Digital zooplankton image analysis using the ZooScan integrated system / G. Gorsky, M. D. Ohman, M. Picheral [et al.] // Journal of plankton research. – 2010. – Vol. 32, Iss. 3. – P. 285–303.

Digital zooplankton image analysis using the ZooScan integrated system / G. Gorsky, M. D. Ohman, M. Picheral [et al.] // Journal of plankton research. – 2010. – Vol. 32, Iss. 3. – P. 285-303.

Effects of water column processes on the use of sediment traps to measure zooplankton non-predatory mortality: a mathematical and empirical assessment / O. P. Dubovskaya, A. P. Tolomeev, G. Kirillin [et al.] // Journal of Plankton Research. – 2018. – Vol. 40, Iss. 1. – P. 91–106.

Ducklow, H. W. Upper ocean carbon export and the biological pump / H. W. Ducklow, D. K. Steinberg, K. O Buesseler // Oceanography. – 2001. – Vol. 14, № 4. – C. 50–58.

Effects of suspended sediments on copepods feeding in a glacial influenced sub-Arctic fjord / K. E. Arendt, J. Dutz, S. H. Jónasdóttir [et al.] // Journal of Plankton Research. – 2011. – Vol. 33, Iss. 10. – P. 1526–1537.

Elliott, D. T. Copepods and hypoxia in Chesapeake Bay: abundance, vertical position and non-predatory mortality / D. T. Elliott, J. J. Pierson, M. R. Roman // Journal of plankton research. – 2013. – Vol. 35, Iss. 5. – C. 1027–1034.

Elliott, D. T. Dead in the water: the fate of copepod carcasses in the York River estuary, Virginia / D. T. Elliott, C. K. Harris, K. W. Tang // Limnology and Oceanography. – 2010. – Vol. 55, Iss. 5. – P. 1821–1834.

Elliott, D. T. Simple staining method for differentiating live and dead marine zooplankton in field samples / D. T. Elliott, K. W. Tang // Limnology and Oceanography: Methods. – 2009. – Vol. 7, Iss. 8. – P. 585-594.

Falk-Petersen I. B. Observations on the occurrence, size, and feeding of pelagic larvae of the common wolffish (*Anarhichas lupus*) in western Finnmark, northern

Norway / I. B. Falk-Petersen., T. Haug, E. Moksness // ICES Journal of Marine Science. – 1990. – Vol. 46, Iss. 2. –P. 148-154.

Fetzer, I. Distribution of meroplankton in the southern Kara Sea in relation to local hydrographic pattern / I. Fetzer // Proceedings in Marine Sciences. – 2003. – Vol. 6. – P. 195–212.

Fleming, J. M. Preservation of vitally stained zooplankton for live/dead sorting / J. M. Fleming, J. Coughlan // Estuaries. – 1978. – Vol. 1. – P. 135–137.

Gardner, W. D. Field assessment of sediment traps / W. D. Gardner // Journal of Marine Research. – 1980. – Vol. 38, Iss. 1. – P. 41–52.

Greater role for Atlantic inflows on sea-ice loss in the Eurasian Basin of the Arctic Ocean / I. V. Polyakov, A. V. Pnyushkov, M. B. Alkire [et al.] // Science. – 2017. – Vol. 356, Iss. 6335. – P. 285–291.

Gulati R. D. (ed.). Ecology of meromictic lakes / R. D. Gulati, E. S. Zadereev, A. G. Degermendzhi // Cham : Springer, 2017. – Vol. 228.

Hansen, K. V. On the diurnal migration of zooplankton in relation to the discontinuity layer / V. K. Hansen // ICES Journal of Marine Science. – 1951. – Vol. 17, Iss. 3. – P. 231–241.

Hays G. C. A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations / G. C. Hays// Migrations and Dispersal of Marine Organisms: Proceedings of the 37 th European Marine Biology Symposium held in Reykjavík, Iceland, 5–9 August 2002. – Springer Netherlands, 2003. – P. 163-170.

Hirche, H. J. Distribution of *Calanus finmarchicus* in the northern North Atlantic and Arctic Ocean—expatriation and potential colonization / H. J. Hirche, K. Kosobokova // Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. – 2007. – Vol. 54, Iss. 23–26. – P. 2729–2747.

Hirche, H. J. Distribution of dominant copepods in the Nansen Basin, Arctic Ocean, in summer / H. J. Hirche, N. Mumm // Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers. – 1992. – Vol. 39, Iss. 2. – P. S485–S505.

Hopcroft, R. R. Zooplankton community patterns in the Chukchi Sea during summer 2004 / R. R. Hopcroft, K. N. Kosobokova, A. I. Pinchuk // Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. – 2010. – Vol. 57, Iss. 1–2. – P. 27–39.

Hopcroft, R. R. Zooplankton community patterns in the Chukchi Sea during summer 2004 / R. R. Hopcroft, K. N. Kosobokova, A. I. Pinchuk // Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography. – 2010. – Vol. 57, Iss. 1–2. – P. 27–39.

Intense zonal freshwater transport in the Eurasian Arctic during ice-covered season revealed by in situ measurements / A. Osadchiev, R. Sedakov, D. Frey [et al.] // Scientific Reports. – 2023. – Vol. 13, Iss. 1. – P. 16508.

Ivory, J. A. Use of Neutral Red in short-term sediment traps to distinguish between zooplankton swimmers and carcasses / J. A. Ivory, K. W. Tang, K. Takahashi // Marine Ecology Progress Series. – 2014. – Vol. 505. – P. 107–117.

Kinne, O. Physiological aspects of animal life in estuaries with special reference to salinity / O. Kinne // Netherlands Journal of Sea Research. – 1966. – Vol. 3, Iss. 2. – P. 222–244.

Kjørboe, T. Formation and fate of marine snow: small-scale processes with large-scale implications / T. Kjørboe // Scientia marina. – 2001. – Vol. 65, Iss. S2. – P. 57–71.

Kosobokova, K. N. Biomass of zooplankton in the eastern Arctic Ocean—a base line study / K. Kosobokova, H. J. Hirche // Progress in Oceanography. – 2009. – Vol. 82, Iss. 4. – P. 265–280.

Kosobokova, K. N. Patterns of zooplankton diversity through the depths of the Arctic's central basins / K. N. Kosobokova, R. R. Hopcroft, H. J. Hirche // Marine Biodiversity. – 2011. – Vol. 41. – P. 29–50.

Kosobokova, K. N. Reproductive biology of deep-water calanoid copepods from the Arctic Ocean / K. N. Kosobokova, H. J. Hirche, R. R. Hopcroft // *Marine biology*. – 2007. – Vol. 151. – P. 919–934.

Kosobokova, K. Zooplankton distribution across the Lomonosov Ridge, Arctic Ocean: species inventory, biomass and vertical structure / K. Kosobokova, H. J. Hirche // *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. – 2000. – Vol. 47, Iss. 11. – P. 2029–2060.

Krasnova, E. D. The Ecology of Meromictic Lakes in Russia. 2. Continental Water Bodies / E. D. Krasnova // *Water Resources*. – 2021. – Vol. 48. – P. 588–597.

Large scale patterns in vertical distribution and behaviour of mesopelagic scattering layers / T. A. Klevjer, X. Irigoien, A. Røstad [et al.] // *Scientific Reports*. – 2016. – T. 6, Iss. 1. – P. 19873.

Lee, P. W. Comparison of mesozooplankton mortality impacted by the cooling systems of two nuclear power plants at the northern Taiwan coast, southern East China Sea / P. W. Lee, L. C. Tseng, J. S. Hwang // *Marine pollution bulletin*. – 2018. – Vol. 136. – P. 114–124.

Litvinyuk, D. The Black Sea Zooplankton Mortality, Decomposition, and Sedimentation Measurements Using Vital Dye and Short-Term Sediment Traps / D. Litvinyuk, V. Mukhanov, V. Evstigneev // *Journal of Marine Science and Engineering*. – 2022. – Vol. 10, Iss. 8. – P. 1031.

Mańko, M. K. Footprints of Atlantification in the vertical distribution and diversity of gelatinous zooplankton in the Fram Strait (Arctic Ocean) / M. K. Mańko, M. Gluchowska, A. Weydmann-Zwolicka // *Progress in oceanography*. – 2020. – Vol. 189. – P. 102414.

Morgan C. A. Sink or swim? Copepod population maintenance in the Columbia River estuarine turbidity-maxima region / C. A. Morgan, J. R. Cordell, C. A. Simenstad // *Marine Biology*. – 1997. – Vol. 129. – №. 2. – P. 309-317.

Non-predatory mortality of planktonic copepods in a reef area influenced by estuarine plume / A. J. da Silva, P. A. M. de Castro Melo, S. Neumann-Leitão, M. de Melo Júnior // *Marine Environmental Research*. – 2020. – Vol. 159. – P. 105024.

Omand M. M. Cloud shadows drive vertical migrations of deep-dwelling marine life / M. M. Omand, D. K. Steinberg, K. Stamieszkin // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2021. – Vol. 118, Iss. 32. – P. e2022977118.

Optical control of fish and zooplankton populations / D. L. Aksnes, J. Nejstgaard, E. T. Sædberg, T. Sørnes // *Limnology and oceanography*. – 2004. – Vol. 49, Iss 1. – P. 233–238.

Pelagic ecosystem characteristics across the Atlantic water boundary current from Rijpfjorden, Svalbard, to the Arctic Ocean during summer (2010–2014) / H. Hop, P. Assmy, A. Wold [et al.] // *Frontiers in Marine Science*. – 2019. – Vol. 6. – P. 181.

Pelagic occurrences of the ice amphipod *Apherusa glacialis* throughout the Arctic / E. H. Kunisch, B.A. Bluhm, M. Daase [et al.] // *Journal of plankton research*. – 2020. – Vol. 42, Iss. 1. – P. 73–86.

Physical and biological characteristics of the pelagic system across Fram Strait to Kongsfjorden / H. Hop, S. Falk-Petersen, H. Svendsen [et al.] // *Progress in Oceanography*. – 2006. – Vol. 71. – Iss 2–4. – P. 182–231.

Physical and biological characteristics of the pelagic system across Fram Strait to Kongsfjorden / H. Hop, S. Falk-Petersen, H. Svendsen [et al.] // *Progress in Oceanography*. – 2006. – Vol. 71, Iss. 2–4. – P. 182–231.

Phytoplankton, bacterial production and protozoan bacterivory in stratified, brackish-water Lake Shira (Khakasia, Siberia) / A. I. Kopylov, D. B. Kosolapov., N. N. Degermendzhy [et al.] // *Aquatic Ecology*. – 2002. – Vol. 36, Iss. 2. – P. 205–218.

Pinchuk, A. I. Spatial heterogeneity in zooplankton summer distribution in the eastern Chukchi Sea in 2012–2013 as a result of large-scale interactions of water masses / A. I. Pinchuk, L. B. Eisner // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. – 2017. – Vol. 135. – P. 27–39.

Plankton dynamics and zooplankton carcasses in a mid-latitude estuary and their contributions to the local particulate organic carbon pool / R. Giesecke, T. Vallejos, M. Sanchez, K. Teiguie // *Continental Shelf Research*. – 2017. – Vol. 132. – P. 58–68.

Quantifying the light sensitivity of *Calanus spp.* during the polar night: potential for orchestrated migrations conducted by ambient light from the sun, moon, or aurora borealis? / A. S. Båtnes, C. Miljeteig, J. Berge [et al.] // *Polar Biology*. – 2015. – Vol. 38. – P. 51–65.

Richter, C. Regional and seasonal variability in the vertical distribution of mesozooplankton in the Greenland Sea / C. Richter // *Berichte zur Polarforschung (Reports on Polar Research)*. – 1994. – Vol. 154.

Rogozin, D. Yu. Growth, diet and fatty acid composition of Gibel carp *Carassius gibelio* in Lake Shira, a brackish water body in Southern Siberia / D. Yu. Rogozin // *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*. – 2011. – Vol. 4, Iss. 1. – P. 86–103.

Saiz E. Effects of small-scale turbulence on feeding rate and gross-growth efficiency of three *Acartia* species (Copepoda: Calanoida) / E. Saiz, M. Alcaraz, G. A. Paffenhöfer // *Journal of Plankton Research*. – 1992. – T. 14, Iss. 8. – P. 1085–1097.

Some generalizations based on stratification and vertical mixing in meromictic Lake Shira, Russia, in the period 2002–2009 / D. Y. Rogozin, S. N Genova, R. D. Gulati, A. G Degermendzhy // *Aquatic ecology*. – 2010. – Vol. 44, Iss. 3. – P. 485–496.

Structure and circulation of Atlantic water masses in the St. Anna trough in the Kara Sea / A. Osadchiev, K. Viting, D. Frey [et al.] // *Frontiers in Marine Science*. – 2022. – Vol. 9. – P. 915674.

Structure and function of contemporary food webs on Arctic shelves: A panarctic comparison: The pelagic system of the Kara Sea—Communities and components of carbon flow / H. J. Hirche, K. N. Kosobokova, B. Gaye-Haake [et al.] // Progress in Oceanography. – 2006. – Vol. 71, Iss. 2–4. – P. 288–313.

Studies of the San Francisco Bay, California, estuarine ecosystem: Pilot regional monitoring program results, 1993 / J. M. Caffrey, B. E. Cole, J. E. Cloern [et al.] // – US Geological Survey, 1994. – №. 94-82.

Study of non-consumptive mortality of Crustacean zooplankton in a Siberian reservoir using staining for live/dead sorting and sediment traps / O. P. Dubovskaya, M. I. Gladyshev, V. G. Gubanov, O. N. Makhutova // Hydrobiologia. – 2003. – Vol. 504. – P. 223-227.

Survival and recovery of planktonic organisms in prolonged darkness and their implications on ballast water management / S. Venkatnarayanan, P. S. Kumar, V. Pandey [et al.] // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 2022. – Vol. 549. – P. 151697.

Tang, K. W Occurrence of copepod carcasses in the lower Chesapeake Bay and their decomposition by ambient microbes / K. W. Tang, C. S. Freund, C. L. Schweitzer // Estuarine, Coastal and Shelf Science. – 2006. – Vol. 68, Iss. 3–4. – P. 499–508.

Taucher, J. In situ camera observations reveal major role of zooplankton in modulating marine snow formation during an upwelling-induced plankton bloom / J. Taucher, P. Stange, M. Algueró-Muñiz // Progress in Oceanography. – 2018. – Vol. 164. – P. 75–88.

Taxonomic composition and biomass of zoobenthos in saline Lake Shira: shifts that happened in 65 years / A. P. Tolomeev, S. P. Shulepina, O. N. Makhutova [et al.] // Journal of Siberian Federal University. Biology. – 2018. – Vol. 11, Iss. 4. – P. 367–383.

The Arctic Circumpolar Boundary Current / Y.O Aksenov, V.V. Ivanov, A. J. G. Nurser [et al.] // Journal of Geophysical Research. – Vol. 116,

Iss. C9. – P. C09017.

The southern Kara Sea ecosystem: phytoplankton, zooplankton and benthos communities influenced by river run-off / H. Deubel, M. Engel, I. Fetzer [et al.] // *Proceedings in Marine Science*. – 2003. – Vol. 6. – P. 237–265.

The structuring effects of salinity and nutrient status on zooplankton communities and trophic structure in Siberian lakes / E. Zadereev, A. Drobotov, O. Anishchenko [et al.] // *Water*. – 2022. – Vol. 14, Iss. 9. – P. 1468.

The vertical distribution and abundance of *Gammarus lacustris* in the pelagic zone of the meromictic lakes Shira and Shunet (Khakassia, Russia) / E. S. Zadereev, A. P. Tolomeev [et al.] // *Aquatic ecology*. – 2010. – Vol. 44. – P. 531-539.

Tolomeyev A. P. Fine stratified distribution of *Gammarus lacustris* Sars (Crustacea: Amphipoda) in the pelagic zone of the meromictic lake Shira (Khakassia, Russia) / A. P. Tolomeyev, E. S. Zadereev, A. D. Degermendzhy // *Doklady Biochemistry and Biophysics*. – Moscow, Russia: International Academic Pub. Co." Nauka/Interperiodica", 2006. – Vol. 411. – P. 346-348.

Trans-Atlantic responses of *Calanus finmarchicus* populations to basin-scale forcing associated with the North Atlantic Oscillation / C. H. Greene, A. J. Pershing, A. Conversi [et al.] // *Progress in Oceanography*. – 2003. – Vol. 58, Iss. 2–4. – P. 301–312.

Unsynchronised and synchronised vertical migration of zooplankton in a high Arctic fjord / F. R. Cottier, G. A. Tarling, A. Wold [et al.] // *Limnology and Oceanography*. – 2006. – Vol. 51, Iss. 6. – P. 2586-2599.

Variability in epilimnion depth estimations in lakes / H. L. Wilson, A. I. Ayala, I. D. Jones [et al.] // *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*. – 2020. – Vol. 2020. – P. 1-26.

Vertical changes in zooplankton abundance, biomass, and community structure at seven stations down to 3000 m in neighboring waters of Japan during the summer:

Insights from ZooScan imaging analysis / K. Yamamae, Y. Nakamura, K. Matsuno, A. Yamaguchi // *Progress in Oceanography*. – 2023. – Vol. 219. – P. 103155.

Vertical structure and photosynthetic activity of Lake Shira phytoplankton / A.G. Degermendzhy, E. S. Zadereev, D. Y. Rogozin [et al.] // *Aquatic Ecology* – 2010. – Vol. 44, Iss. 3. – P. 619–632.

Vidal, J. Taxonomic guides to Arctic zooplankton (IV): Key to the calanoid copepods of the Central Arctic Ocean / J Vidal // University of Southern California, Department of biological sciences. – 1971. – P. 1–120.

Vinogradov, M. E. Mesoplankton in the east Kara Sea and the Ob and Yenisey River estuaries / M. E. Vinogradov, E. A. Shushkina, L. P. Lebedeva [et al.] // *Oceanology of the Russian Academy of Sciences*. – 1995. – Vol. 34, Iss. 5. – P. 653–660.

Walker, K. F. Meromixis and a reconsidered typology of lake circulation patterns: With 3 tables in the text / K. F. Walker, G. E. Likens // *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*. – 1975. – Vol. 19, Iss. 1. – P. 442–458.

Weydmann-Zwolicka, A. Zooplankton and sediment fluxes in two contrasting fjords reveal Atlantification of the Arctic / A. Weydmann-Zwolicka, P. Prątnicka, M. Łącka // *Science of the Total Environment*. – 2021. – Vol. 773. – P. 145599.

Yemelyanova, A. Y. Distribution of *Gammarus lacustris* Sars (Amphipoda, Gammaridae) in Lake Shira (Khakasia, Siberia) and laboratory study of its growth characteristics / A. Y. Yemelyanova, T. A. Temerova, A. G. Degermendzhy // *Aquatic Ecology*. – 2002. – Vol. 36, Iss. 2. – P. 245–256.

Zadereev, E. S. The vertical distribution of zooplankton in brackish meromictic lake with deep-water chlorophyll maximum. / E. S. Zadereev, A.P. Tolomeev // *Hydrobiologia*. – 2007. – Vol. 576, Iss. 1. – P. 69–82.

Zajaczkowski, M. J. Estimation of zooplankton mortality caused by an Arctic glacier outflow / M. J. Zajaczkowski, J. Legezynska // *Oceanologia*. – 2001. – Vol.

43, Iss. 3. – P. 341–351.

Zooplankton carcasses and non-predatory mortality in freshwater and inland sea environments / K. W. Tang, M. I. Gladyshev, O. P. Dubovskaya [et al.]// Journal of Plankton Research. – 2014. – Vol. 36, Iss. 3. – P. 597-612.

Zotina, T. A. Lake Shira, a Siberian salt lake: ecosystem structure and function: 1. Major physico-chemical and biological features / T. A. Zotina, A. P. Tolomeev, N. N. Degermendzhy // International Journal of Salt Lake Research. – 1999. – Vol. 8. – P. 211–232.

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Таблица 1 - Видовой состав зоопланктонного сообщества на станции 67

Глубина	0-50 м	50-220м	220-390 м
Виды/группы организмов			
<i>Calanus finmarchicus</i> (Gunnerus, 1770)	+	+	+
<i>Calanus hyperboreus</i> Krøyer, 1838	+	+	+
<i>Calanus glacialis</i> Jaschnov, 1955	+	+	+
<i>Heterorhabdus norvegicus</i> (Boeck, 1872)	–	+	+
<i>Gaidius brevispinus</i> (Sars G.O., 1900)	–	–	+
<i>Metridia longa</i> (Lubbock, 1854)	+	+	+
<i>Microcalanus pygmaeus</i> (Sars G.O., 1900)	+	+	+
<i>Microsetella norvegica</i> (Boeck, 1865)	+	+	+
<i>Oithona similis</i> Claus, 1866	+	+	+
<i>Oncaea borealis</i> Sars, 1918	+	+	+
<i>Pseudocalanus minutus/acuspes</i>	+	+	+
<i>Podon leuckarti</i> (G.O. Sars, 1862)	+	–	–
Calanoida nauplii	+	+	+
<i>Thysanoessa longicaudata</i> (Krøyer, 1846)	+	+	–
Furcilia stage of <i>Thysanoessa</i> gen sp.	+	+	+
<i>Aeginopsis laurentii</i> Brandt, 1838	+	+	+
<i>Siphonophora</i> gen. sp.	–	+	+
<i>Eukrohnia hamata</i> (Möbius, 1875)	+	+	+
<i>Parasagitta elegans</i> (Verrill, 1873)	+	+	+
Gastropoda veliger	+	+	+
Bivalvia veliger	+	+	+
Echinopluteus larva	+	+	–
Polychaeta gen. sp	+	+	+
<i>Oikopleura</i> sp.	+	+	+
Ostracoda gen sp.	+	+	+
Decapoda zoea	+	–	–
ВСЕГО:	23	23	22

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Таблица 2 - Видовой состав зоопланктонного сообщества на станции 55

Глубина	0-50 м	50-200	200-300м	300-500 м
Виды/группы организмов				
<i>Calanus finmarchicus</i> (Gunnerus, 1770)	+	+	+	+
<i>Calanus hyperboreus</i> Krøyer, 1838	+	+	+	+
<i>Calanus glacialis</i> Jaschnov, 1955	+	+	+	+
<i>Heterorhabdus norvegicus</i> (Boeck, 1872)	–	–	+	+
<i>Gaidius brevispinus</i> (Sars G.O., 1900)	–	–	–	+
<i>Metridia longa</i> (Lubbock, 1854)	+	+	+	+
<i>Microcalanus pygmaeus</i> (Sars G.O., 1900)	+	+	+	+
<i>Microsetella norvegica</i> (Boeck, 1865)	+	+	+	+
<i>Oithona similis</i> Claus, 1866	+	+	+	+
<i>Oncaea borealis</i> Sars, 1918	+	+	+	+
<i>Paraeuchaeta glacialis</i> (Hansen, 1886)	–	–	+	+
<i>Pseudocalanus minutus/acuspes</i>	+	+	+	+
Calanoida nauplii	+	+	+	+
<i>Thysanoessa longicaudata</i> (Krøyer, 1846)	–	+	+	+
<i>Thysanoessa raschii</i> (Sars)	–	–	–	+
Furcilia stage of <i>Thysanoessa</i> gen sp.	+	+	–	–
<i>Siphonophora</i> gen. sp.	–	+	–	–
<i>Eukrohnia hamata</i> (Möbius, 1875)	+	+	+	+
<i>Parasagitta elegans</i> (Verrill, 1873)	+	+	+	+
Gastropoda veliger	+	+	+	–
Bivalvia veliger	+	+	+	–
Polychaeta gen. sp	–	+	+	+
<i>Oikopleura</i> sp.	+	+	+	–
Ostracoda gen sp.	+	+	+	+
<i>Apherusa glacialis</i> (Hansen)	–	–	–	+
<i>Themisto libellula</i> (Lichtenstein)	–	+	+	+
<i>Themisto abyssorum</i> (Boeck)	–	–	–	–
ВСЕГО:	17	21	21	21

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Таблица 3 – Значения численностей различных групп зоопланктона в эпи-, мета – и гипolimнионе трёх исследованных озёр и ошибка среднего, экз/м³

Озеро	Шира			Власьево			Чалосколь
	Эпилимнион	Металимнион	Гиполимнион	Эпилимнион	Металимнион	Гиполимнион	Эпилимнион
Живые Copepoda	39228±6328	22157±2483	5551±1976	12645±2116	4757±623	169±55	240958±71462
Мёртвые Copepoda	1583±486	1026±395	223±53	243±71	579±197	81±35	5909±1098
Живые Cladocera	50±32	0	0	70612±10486	6379±895	443±88	1474184±212611
Мёртвые Cladocera	0	0	8±5	2528±968	345±89	219±58	23929±3124
Живые nauplii	6926±786	1472±456	126±65	18031±1219	7886±1653	1258±467	18285±5107
Мёртвые nauplii	1354±224	495±271	271±71	521±119	899±189	197±51	1621±739
Rotifera	125077±57976	26522±21184	1275±474	4863±1361	2250±815	747±323	117562±36877
Общая численность	174219±60274	51691±22021	7456±2189	109445±11577	23098±2667	3117±748	1882450±170152

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

Институт фундаментальной биологии и биотехнологии

Кафедра водных и наземных экосистем

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

_____ М.И. Гладышев

«__» _____ 2024 г.

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

Вертикальная структура живого и мёртвого зоопланктона в
озёрах Хакасии и желобе Св. Анны (Карское море)

06.04.01 Биология

06.04.01.04 Гидробиология и ихтиология

Выпускник

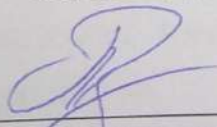


подпись, дата

А. С. Перминова

инициалы, фамилия

Рецензент



подпись, дата

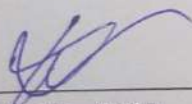
доцент, канд. биол. наук

должность, ученая степень

А. П. Толомеев

инициалы, фамилия

Руководитель



подпись, дата

профессор, д-р биол. наук

должность, ученая степень

О. П. Дубовская

инициалы, фамилия