



УДК 574.582.261

<https://doi.org/10.26516/2073-3372.2021.38.57>

Фитопланктон горных озёр Прибайкалья и Забайкалья

Н. А. Бондаренко

Лимнологический институт СО РАН, г. Иркутск, Россия

E-mail: nina@lin.irk.ru

Аннотация. Представлен обзор фитопланктона горных озёр, расположенных в Прибайкалье и Забайкалье в пределах Байкальской рифтовой зоны. Данные собраны в ходе масштабных обследований, предпринимавшихся в последние 25 лет. Обсуждаются оригинальные черты альгофлор ряда характерных озёр, обусловленные особенностями микроклимата, ландшафта, строения озёрных котловин и условий водосбора. Отмечена тенденция накопления видовых и внутривидовых таксонов в сравнительно небольшом числе родов. Описаны структура доминирующих комплексов водорослей и сезонные особенности их развития. Обобщены данные о найденных в озёрах реликтах и видах, ранее считавшихся байкальскими эндемиками либо известными из единичных местообитаний за пределами региона. Обсуждается степень затронутости сообществ деятельностью человека (ацидификация).

Ключевые слова: фитопланктон, структура, байкальские эндемики, реликты, биомасса, Прибайкалье и Забайкалье.

Для цитирования: Бондаренко Н. А. Фитопланктон горных озёр Прибайкалья и Забайкалья // Известия Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология. 2021. Т. 38. С. 57–102. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2021.38.57>

Введение

Характерной чертой высокогорных территорий является наличие множества озёр, различающихся по физическим, химическим и другим параметрам, а также по происхождению. Биота горных и альпийских озёр – интересный объект исследований. Суровый климат и ограниченные ресурсы этих водоёмов пригодны для жизни лишь небольшого числа видов, поэтому считается, что их флора и фауна обеднены по сравнению с равнинными [История озёр ... , 1995]. Фитопланктон горных озёр исследуется активно, что во многом обусловлено современной ацидификацией этих водоёмов. Например, рН воды 95 % озёр Центральных Альп имеет значение ниже 6,0 [Marchetto, 1998]. Одним из основных показателей степени закисления вод является структура альгоценозов, а с учётом данных палеолимонологических исследований – видовой состав диатомовых водорослей. Именно ацидификация вод является сдерживающим фактором развития диатомовой флоры в горных озёрах [Spaulding, Ward, Baron, 1993; Highly active microbial communities ... , 1995; Marchetto, 1998; Pugnetti, Bettinetti, 1999; Seasonal dynamics ... , 1999; Phytoplankton in three ... , 1999;

Abundance, biomass ... , 1999; Seasonal ecosystem variability ... , 2002]. Согласно этим сводкам, в планктоне горных водоёмов общее число видов обычно низкое, доминируют нанопланктонные флагаеллы. Как правило, в подлёдный период в озёрах итальянских Альп количественно развиты 4–5 видов золотистых и 1–2 динофитовых. Известно, что они являются потенциально миксотрофными [Pugnetti, Bettinetti, 1999], что позволяет им выжить в условиях среды, лимитированной и по освещённости, и по содержанию биогенных элементов. Превалируют одноклеточные формы, но присутствуют и колониальные, например виды рода *Dinobryon* Ehrenberg [Phytoplankton in Quebec lakes, 1990; Olrik, 1998; Seasonal dynamics ... , 1999; Tolotti, 2001]. Сразу после вскрытия озёр ото льда в планктоне бурно развиваются криптофитовые, преимущественно виды рода *Rhodomonas*. Поздней весной и в конце периода открытой воды вегетируют жгутиковые формы отдела Chlorophyta с преобладанием представителей рода *Chlamydomonas* [Phytoplankton in three ... , 1999; Pugnetti, Bettinetti, 1999; Seasonal dynamics ... , 1999]. В закисленных озёрах Татр видам рода *Chlamydomonas* сопутствуют динофитовые родов *Peridinium*, *Woloszynskia* и *Katodinium* [Phytoplankton in three ... , 1999]. Планктонные диатомовые в таких водоёмах малоразнообразны и малочисленны во все периоды года [Highly active microbial ... , 1995; Marchetto, 1998]. В озёрах с низкой степенью ацидификации важным компонентом планктона иногда выступают неподвижные формы зелёных, синезелёные и центрические диатомовые [Phytoplankton in three ... , 1999]. Для функционирования планктона олиго- и олигомезотрофных горных озёр отмечается важность мелких продуцентов (нано- и пикофитопланктона) [Uehlinger, Bloesch, 1989; Size-related photosynthetic ... , 1996; Abundance, biomass ... , 1999].

В отличие от подробно изученной планктонной альгофлоры альпийских озёр Европы и Америки фитопланктон горных водоёмов Байкальского региона был изучен фрагментарно [Hindak, Zagorenko, 1992; Remote mountain lakes ... , 2017]. Заметное количество работ посвящено лишь планктонной альгофлоре крупного озера Хубсугул на южном фланге байкальского рифта [Антипова, Шульга, 1964; О планктоне оз. Хубсугул ... , 1965; Кожова, Загоренко, 1976; Кожова, Загоренко, Ладейщикова, 1977; Hindak, Zagorenko, 1992; Новые и интересные ... , 2005 и др.], а также оз. Фролиха, расположенного близ северной оконечности впадины Байкала [Скабичевский, 1953а; Кузьмина, Игнатова, Мизандронцев, 2004, 2005; Гусев, 2016; Биоразнообразии и структура ... , 2019; Gusev, Kulikovskiy, 2013; Phylogenetic position ... , 2014].

В одной из первых работ о фитопланктоне горных водоёмов Прибайкалья [Киселев, 1937] охарактеризованы водоросли озёр Горемыкское, Иннокентское и Котельниковское, расположенных в районе р. Рель (Байкальский хребет, западный берег северной оконечности оз. Байкал). Позднее был исследован фитопланктон Грамнинских озёр в бассейне р. Тья [Поповская, 1980] и четырёх мелководных озёр в бассейне Кичеры и Верх. Ангары [Поповская, 1981]. Сделан вывод о невысоком уровне развития фито-

планктона и его высоком видовом богатстве. Характеристика фитопланктона озёр Баргузинской котловины, в том числе и горных, приведена в работе Г. В. Помазкиной [1986]. Отмечено, что в высокогорных водоёмах котловины по видовому составу разнообразен порядок хлорококковых водорослей, а по численности и биомассе доминировали мелкие центрические диатомовые родов *Cyclotella* Kütz. и *Stephanodiscus* Ehr. Тем же автором опубликована сводка по состоянию фитопланктона мелководных пойменных озёр разной трофности в бассейнах рек Верх. Ангара, Баргузин, Кунерма и Муя [Помазкина, 1992]. Анализ видового состава фитопланктона этих водоёмов показал, что с увеличением степени минерализации воды растёт видовое богатство. Флористическое разнообразие было выше для озёр Верхне-Ангарской котловины. Аннотированный список видов низших растений водотоков и водоёмов Баргузинского заповедника, составленный для летнего периода, опубликован А. Б. Бочка [2000]. В списке приведён 1241 вид водорослей планктона и бентоса.

По поводу изученности флоры низших растений горных водоёмов Байкальского заповедника до начала наших исследований сказано следующее: «К настоящему моменту на территории заповедника описано 880 видов низших растений, что, по-видимому, ещё далеко не полностью отражает их истинное количество. Наиболее полно изучены лишайники, несколько слабее – грибы, довольно фрагментарно – почвенные водоросли, и совсем не изучены водоросли, обитающие в водоёмах заповедника» [Байкальский заповедник, 2000]. Для этого района было опубликовано только сообщение о нахождении в современных осадках оз. Большое (хр. Хамар-Дабан, бассейн р. Темник) диатомовой водоросли, описанной как *Pliocaeenicus costatus* var. *sibiricus* (Skabitsch.) Flower, Ozornina & Kuzmina [*Pliocaeenicus* taxa ... , 1998].

Планктонная альгофлора высокогорных озёр, расположенных на территории Забайкальского края, изучена несколько подробнее [Томилов, 1954; Антипова, Шульга, 1964; Оглы, 1998; Русанов, 2001; Толчин, Зиновьев, 2001; Биота Витимского заповедника ... , 2006; Влияние природных ... , 2016 и др.]. В двух первых работах имеются краткие сообщения о пennisнатных диатомовых водорослях оз. Орон, определённых до рода [Шульга, 1953; Томилов, 1954]. Позднее для Орона были опубликованы данные о числе таксонов водорослей без указания видового состава [Русанов, 2001; Толчин, Зиновьев, 2001], а после дано подробное описание современного состояния биоты водоёма [Биота Витимского заповедника ... , 2006; Влияние природных ... , 2016]. Относящаяся к летнему периоду 1948 г. краткая характеристика сетного фитопланктона озёр Бол. Леприндо, Леприндокан и Даватчан, в которой перечислены только крупные и колониальные формы водорослей, приводится в обзоре А. Е. Томилова [1954]. В сводке М. М. Кожова [1950] по данным В. Н. Яснитского приведена краткая характеристика сетного фитопланктона озёр бассейна р. Кичеры: Кулинда, Верхне-Кичерского, Бол. Сикили, Бол. и Мал. Кичерское. По результатам светомикроскопических исследований планктона

озёр Забайкалья и электронно-микроскопического изучения голоценовых осадков оз. Мал. Леприндо выявлены 11 видов центрических диатомовых водорослей [Антипова, Шульга, 1964; Логинова, Лупкина, Хурсевич, 1986]. Достаточно полно, за исключением отдела криптофитовых и диатомовых, была описана альгофлора озёр Бол. и Мал. Леприндо [Оглы, 1998]. Недавно вышла работа о планктоне горного оз. Шебеты, расположенного на юго-западе Забайкальского края [Environmental features ... , 2020].

Цель настоящей работы – представить обзор современного состояния изученности фитопланктона горных озёр Прибайкалья и Забайкалья, описать общие тенденции формирования видового состава, продукционного потенциала, сезонной динамики и трофического статуса основных видов, а также отметить оригинальные особенности, присущие флорам отдельных водоёмов.

Материалы и методы

Исследования фитопланктона проводились на горных и высокогорных озёрах Прибайкалья и Забайкалья, расположенных на территории Иркутской области, Забайкальского края, а также Республик Бурятия и Саха (Якутия) в пределах Байкальской рифтовой зоны (рис. 1). Исследованы 94 озёрных водоёма различного генезиса.

Сезонную динамику фитопланктона исследовали на озёрах Окинское, Ильчир, Балан-Тамур, Амут, Баунт и Орон. Озёра Окинское и Ильчир были обследованы в 1998–1999 гг., Балан-Тамур и Амут в 2006–2008 гг., а Баунт в 2009–2010 и 2012–2013 гг. Материалом для изучения планктонной флоры оз. Орон послужили пробы, собранные в 2000–2002, 2007 и 2012–2013 гг. Пробы фитопланктона из северозабайкальских озёр Гольцовое, Бол. Леприндо, Леприндокан, Даватчан, Читканда, Токко, Леша, Камканда, озёрных систем Кирялта и Олонгдо отбирали в 1997, 1999, 2000–2007, 2013 и 2019 гг. На многих озёрах были проведены разовые съёмки во время их поискового обследования в летний период, например на оз. Якондыкон в верховьях Баргузина и озёрах в бассейне р. Калар.

Пробы фитопланктона отбирали в поверхностном горизонте в слое 0–1 м на станциях, расположенных в прибрежье водоёмов с учётом заливов и мест впадения крупных притоков и в открытой части над максимальными глубинами. Пробы объёмом 700–1500 мл фиксировали раствором Утермёля, концентрировали осадочным методом. При обработке материала применяли стандартные гидробиологические методы [Киселев, 1956]. Концентрат просматривали в камере Нажотта объёмом 0,1 мл в световом микроскопе Peraval (Carl Zeiss, Германия). При увеличении микроскопа $\times 720$ учитывали и идентифицировали сетные формы и нанопланктон, при увеличении $\times 1200$ – пикопланктон. Биомассу водорослей определяли с учётом индивидуальных объёмов их клеток [Макарова, Пичкилы, 1970]. Идентификация диатомовых водорослей уточнялась на электронно-микроскопическом уровне [Генкал, Бондаренко, 2001, 2004; Бондаренко, Генкал, 2005; Genkal, Bondarenko, 2006 и др.].

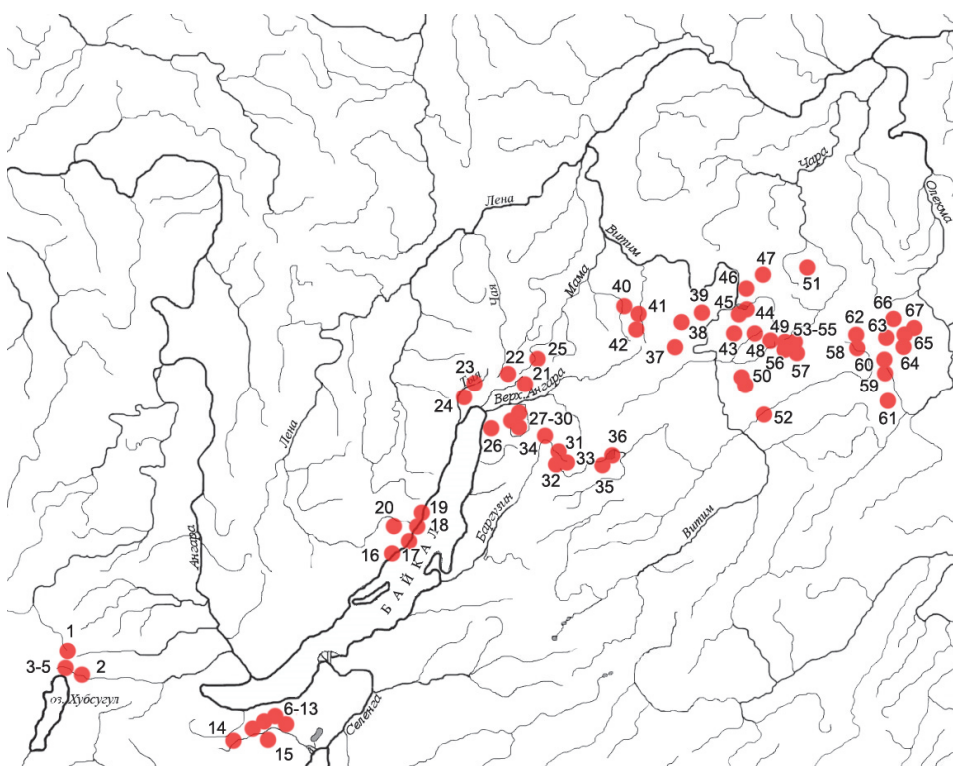


Рис. 1. Карта-схема исследованных горных озёр Прибайкалья и Забайкалья: **Хребет Восточный Саян.** Верховья рек Иркут и Ока (бассейн Ангары): 1 – Окинское; 2 – Ильчир; 3–5 – ряд безымянных озёр. **Хребет Хамар-Дабан.** 6–13 – озёра в верховьях водотоков северного макросклона на территории Байкальского природного заповедника; верховья р. Темник (бассейн Селенги) на южном макросклоне: 14 – Холодное; 15 – Субуту. **Байкальский хребет.** 16–19 – озёра восточного макросклона на территории Байкало-Ленского природного заповедника; 20 – озёра-старицы в восточной части р. Лены на западном макросклоне. **Северо-Байкальское нагорье, хребты Кичерский, Верхне-Ангарский.** 21 – Номама; 22 – каскад Огиендо; 23 – Верхне-Кичерское; 24 – Кулинда; 25 – Соли. **Хребты Баргузинский, Икатский, Южноумыйский.** 26 – Фролиха; 27–30 – Илокалуйское, каскады озёр в верховьях Светлой и Талы; 31–33 – Амут, Якондыкон, Балан-Тамур; 34 – Гулонгские озёра, 35 – Бол. и Мал. Капылюши; 36 – Баунт. **Хребты Делюн-Уранский, Северомуйский.** 37 – Ирбо; 38 – система Бутуинских озёр; 39 – Падоринское; 40 – система озёр Горбыляк; 41 – Амудиса; 42 – система озёр Озёрный; 43 – Девочанда; 44 – Орон; 45 – Половинское; 46 – Окунёвое; 47 – каскад Амалык. **Хребты Кодар, Каларский, Удокан.** 48 – Крестаки; 49 – Оленьё; 50 – Бол. и Мал. Намаракит; 51 – Ничатка; 52 – Джело; 53, 54 – Бол. и Мал. Леприндо; 55 – Гольцовое; 56 – Леприндокан; 57 – Даватчан; 58 – Чининские озёра; 59 – Аглан; 60 – система Чепинских озёр, 61 – Каларский Даватчан; 62 – система озёр Амудиса Каларская; 63 – каскад Кирялта; 64 – Читканда; 65 – Лёша; 66 – Токко; 67 – Камканда

Определение водорослей проводилось по серии «Определители пресноводных водорослей СССР» [Определитель пресноводных ... , 1951; Голлербах, Коссинский, Полянский, 1953; Матвиенко, 1954; Дедусенко-Щеглова, Матвиенко, Шкорбатов, 1959; Дедусенко-Щеглова, Голлербах,

1962]. При определении зелёных водорослей использовались определители О. А. Коршикова [1953], П. М. Царенко [1990]; диатомовых – А. П. Скабичевского [1960], «Диатомовые водоросли СССР» [1988; 1992], Ф. Раунда, Р. Кроуфорда, Д. Манна [Round, Crawford, Mann 1990], С. И. Генкала, М. С. Куликовского, И. В. Кузнецовой, 2020; десмидиевых – Г. М. Паламарь-Мордвинцевой [1982], золотистых – К. Стармаха [Starmach, 1968, 1985], криптофитовых и динофитовых – О. М. Матвиенко, Р. М. Литвиненко [1977]; синезелёных – Й. Комарека, К. Анагностидиса [Komarek, Anagnostidis, 1998].

Результаты и обсуждение

Особенности таксономического состава. Изучение планктонной альгофлоры в достаточно большом количестве водоёмов, преимущественно не затронутых хозяйственной деятельностью, позволило выявить фоновое состояние их фитопланктона.

За время исследований выявлены 273 вида планктонных водорослей, принадлежащих к 95 родам, 45 семействам, 23 порядкам, 12 классам и 7 отделам (табл. 1). По числу видов и разновидностей преобладали зелёные – 95 видов (~34 % общего состава), золотистые – 55 видов и разновидностей (~20 %), диатомовые – 51 вид и разновидность (~19 %) и синезелёные – 42 (~16 %). Динофитовые и криптофитовые малоразнообразны: по 15 видов и разновидностей.

Таблица 1

Таксономическая структура планктонной альгофлоры озёр горных областей Прибайкалья и Забайкалья

Отдел	Число порядков	Число семейств	Число родов	Число видов и разновидностей
Cyanophyta	4	9	15	42
Euglenophyta	1	2	3	4
Cryptophyta	1	1	3	14
Dinophyta	2	2	4	14
Chrysophyta	4	8	14	54
Bacillariophyta	6	8	14	51
Chlorophyta	5	15	42	94

Такое соотношение видов и разновидностей, когда основу списка (≥ 90 %) составляют представители четырёх отделов водорослей (зелёные, синезелёные, золотистые и диатомовые), характерно для холодноводных ультраолиготрофных водоёмов северо-западных и северо-восточных бореальных и субарктических территорий России и Фенноскандии [Гецен, 1978, 1985; Кузьмин, 1985; Стенина, 1993; Трифонова, 1990; Особенности структуры ... , 1994; Ярушина, Танаева, Еремкина, 2004; Альгофлора озёр и рек ... , 2006; Eloranta, 1986; Johanson, 1982].

Большая часть водорослей, зарегистрированных в планктонных пробах, – истинно планктонные виды. Часто в планктоне встречаются представители бентоса и обитатели обрастаний. Они, попав в толщу воды, спо-

собны развиваться здесь длительное время. По отношению к солёности воды большинство найденных видов – олигогалобы и индифференты (их более 42 % всех найденных видов и разновидностей), по отношению к pH самая большая по обилию видов группа – индифференты и алкафилы (13 %), ацидофилов всего 2,4 %.

Родов, богатых видами и разновидностями, немного – 10. Наибольшее видовое богатство принадлежало родам *Dinobryon* – 20 видов и разновидностей; *Aulacoseira* Thw. – 14 таксонов рангом ниже рода, *Oscillatoria sensu lato* Vauch. – 11; *Cyclotella sensu lato* – 11 видов, *Cryptomonas* Ehr. – 8, *Monoraphidium* Kom.-Legn., *Scenedesmus* Meyen, *Cosmarium* Corda, *Staurodesmus* Teil. и *Kephyrion* Pasch. – по 7 видов.

В то же время выделено значительное количество родов с одним или двумя видами (80 или 88 % общего количества), монотипических родов – 56. По мнению некоторых авторов [Гецен, 1985; Ремигайло, Габышев, 2001; Габышев, Ремигайло, 2003], эта тенденция является отличительной чертой низших растений северной флоры, отражающей специфику альгофлоры водоёмов высоких широт. Например, в хорошо изученной альгофлоре карельских водоёмов монотипические семейства и роды составили 46 % общего состава [Комулайнен, Чекрыжева, Вислянская, 2006]. В фитопланктоне водоёмов Якутии (бассейн средней Лены) на долю монотипических и двувидовых родов пришлось 78,3 % родового списка [Габышев, 2008].

Биогеографический анализ показал, что планктонные водоросли исследуемого района представлены в первую очередь широко распространёнными в водоёмах планеты видами, их 70 %. Как правило, космополитический характер альгоценозов отмечается не только для озёр умеренной зоны, но и Субарктики [Трифенова, 1990; Primary producers ... , 1980]. Наибольший интерес, в связи с особенностями природных условий, представляют арктоальпийские организмы, например разновидности *Aulacoseira distans* (Ehr.) Simonsen, *Tabellaria flocculosa* (Roth.) Kütz. и др. Арктоальпийских форм – 3 %. Значительную часть (22 %) составляют обитатели умеренных широт, бореальные *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz., *Dinobryon bavaricum* Imhof и т. д. Интересен *Pliocaeenicus costatus*, в древности имевший обширный ареал от водоёмов Германии до Камчатки [*Pliocaeenicus taxa* ... , 1998]. Ранее в живом состоянии водоросль была найдена только в небольших водных объектах вокруг оз. Байкал [Скабичевский, 1953а, 1960; *Pliocaeenicus taxa* ... , 1998], а также на Чукотке [Генкал, 1990]. Позднее он отмечен практически во всех исследованных водоёмах Забайкалья и Прибайкалья: это постоянный, хотя и немногочисленный обитатель высокогорных озёр [Генкал, Поповская, Бондаренко, 2001; Бондаренко, 2006]. Специфичен набор видов рода *Aulacoseira*, свойственный высокогорным озёрам Восточной Сибири. В планктоне оз. Орон найдены водоросли, считающиеся байкальскими эндемиками: синезелёная *Synechocystis limnetica*, динофитовая *Gymnodinium baicalense* var. *minor*, среди диатомовых – *Stephanodiscus meyeri*. Еще в восьми озёрах зафиксированы байкальские эндемики *A. baicalensis*, *Cyclotella baicalensis*,

C. minuta, *Stephanodiscus meyeri*, а также спорообразующая форма *A. islandica* [Генкал, Бондаренко, 2004; Бондаренко, Генкал, 2005], кроме Байкала обитающая только в оз. Ханка и других водоёмах бассейна Амура [Баринаова, Медведева, 1996; Генкал, Щур, 2000].

Ранее было высказано мнение, что *A. islandica* в прежние времена обладала способностью образовывать споры, затем в европейских водоёмах эта способность ею была утрачена, но сохранилась в азиатских [Скабичевский, 1953б; Споры видов ... , 2004]. Современные исследования [Генкал, Бондаренко, 2004; Бондаренко, Генкал, 2005] показали, что горные озёра Прибайкалья и Забайкалья, расположенные в бассейне Лены (от её верховий до р. Хани в верховьях Олёкмы), являются связующим звеном между Байкалом и Амурским бассейном, а нахождение в них реликтовой спорообразующей формы *A. islandica* делает ареал вида в Азии непрерывным.

Выделено единое ядро альгофлоры высокогорных озёр Прибайкалья и Забайкалья. В первую очередь в него входят *Rhodomonas pusilla*, *Cryptomonas reflexa*, *C. marssonii*, *Dinobryon bavaricum*, *D. divergens*, *D. sociale*, *D. cylindricum*, *Bitrichia chodatii*, *Pliocaenicus costatus*, *Cyclotella tripartita*, *C. ocellata*, *Aulacoseira subarctica*, *Synedra acus*, *Tabellaria fenestrata*, *T. flocculosa*, *Schroederia setigera*, *Dictyosphaerium pulchellum*, *Closteriopsis acicularis*, *Monoraphidium contortum*, *M. arcuatum*, а также виды рода *Synechococcus*. Большинство из них обитают в других озёрах региона, а также в Байкале [Бондаренко, 1995]. Из выявленного состава более 50 % видов являются общими с Байкалом и представляют восточносибирский комплекс планктонной альгофлоры олиготрофных горных и высокогорных озёр.

Известно огромное число примеров островного и горного эндемизма, возникшего за счёт существования изоляционных барьеров, однако свидетельств того, что изолированные озёра могут быть очагами сохранения давно вымерших на обширных территориях реликтовых организмов, известно сравнительно немного. Данные, полученные при изучении горных озёр Байкальской рифтовой зоны (БРЗ), свидетельствуют, что эти водоёмы в настоящее время служат рефугиумами для видов, широко распространённых в прошлые геологические эпохи. Находки в составе планктона горных озёр водорослей, считавшихся байкальскими эндемиками (динофитовой *Gymnodinium baicalense* и её разновидности *G. baicalense* var. *minor*, диатомовых *Stephanodiscus meyeri*, *Aulacoseira baicalensis*, *Cyclotella baicalensis*, *C. minuta*), позволили пересмотреть их статус и поставить вопрос об отнесении указанных видов к реликтовым формам [Генкал, Бондаренко, 2004; Бондаренко, Генкал, 2005; Бондаренко, 2006; Genkal, Bondarenko, 2006]. В оз. Балан-Тамур найдена бентосная водоросль *Hannaea baicalensis*, описанная из побережья оз. Байкал [Генкал, Поповская, Куликовский, 2008], – первая находка вида в горных озёрах Прибайкалья за пределами Байкала.

Наличие реликтов третичного периода упомянуто в числе особенностей современной флоры высших растений в горах Прибайкалья и Забай-

калья. Например, относящиеся к реликтовому неморальному комплексу высшие сосудистые растения довольно широко распространены в лесном поясе северного склона хр. Хамар-Дабан и на территории Витимского заповедника [Епова, 1956; Чечеткина, 1993]. Следовательно, горные области Прибайкалья и Забайкалья являются основными очагами сохранения древних элементов в современных флорах, как водной низшей, так и наземной высшей.

Полученные данные позволяют не только оценить видовой состав, особенности структуры низших растений конкретных водоёмов и их продукционный потенциал, но также констатировать тот факт, что все высокогорные озёра исследуемого региона остаются чистыми без признаков загрязнения. Токсичных водорослей, вызывающих «цветение» воды, в составе фитопланктона изученных озёр не выявлено. Сапробный индекс видов – показателей сапробности колеблется в пределах 0,6–2,15 (от ксеносапробности до бета-мезосапробности). Многочисленны индикаторы чистых вод – олигосапробы. Водоросли абсолютно чистых вод – ксеносапробы и олиго-ксеносапробы – единичны. Полисапробы не встречены. «Биологическому» загрязнению в зимний период подвержены только некоторые старичные озёра в верховьях Лены, в которых происходят интенсивные процессы гниения органических веществ, сопровождающиеся массовым развитием миксотрофных видов водорослей, в первую очередь эвгленовых.

В сводках, в которых обсуждаются структурные изменения биоты альпийских озёр Европы [Marchetto, 1998; Tolotti, 2001], зарегистрированные изменения в первую очередь связывают с нарастающим влиянием антропогенных атмосферных выбросов, вследствие воздушного переноса приводящих к ацидификации. Происходят ли аналогичные изменения в наших озёрах? Обилие и разнообразие в планктоне мелких центральных диатомовых, в первую очередь представителей рода *Cyclotella* и *Aulacoseira*, наличие реликта *Pliocaenicus costatus* свидетельствуют о том, что экосистемы большинства исследованных горных озёр не подвержены ацидификации.

Для определения сходства видового состава планктонных водорослей в нескольких достаточно полно исследованных озёрах был рассчитан коэффициент флористического сходства (КФС) по Сёренсену [Sørensen, 1948]. КФС имел низкие значения даже для достаточно близко расположенных водоёмов (табл. 2). Альгофлора планктона разнородна, особенности её структуры сформировались в зависимости от микроклимата, ландшафта, строения котловин и условий водосбора конкретного озера. Наиболее близки по видовому составу фитопланктона озёра Бол. Леприндо и Леприндокан, а также Даватчан и Гольцовое (коэффициент общности по Сёренсену составил 67 %).

Сезонные изменения структуры фитопланктона. Зима – начало весны – период интенсивного развития криптофитовых водорослей родов *Rhodomonas*, *Cryptomonas* и часто золотистых (виды родов *Chrysococcus* и *Dinobryon*). Зимний максимум интересен тем, что отмечен при неблагоприятных для фотосинтеза световых условиях: ледяной покров более 1 м,

снежный – 15–20 см. Жгутиковые формы, обитающие в это время в озёрах, толерантны к низкому уровню освещённости, к тому же они – миксотрофы. Основная причина интенсивного подлёдного январско-февральского «цветения» в озёрах – достаточное количество легкоусвояемой низкомолекулярной органической пищи для миксотрофных видов водорослей.

Таблица 2

Коэффициенты флористического сходства (КФС)
озёр горных областей Прибайкалья и Забайкалья

Пара сравнения	КФС по Сёренсену
Леприндо – Леприндокан	0,67
Леприндо – Даватчан	0,62
Леприндо – Гольцовое	0,20
Даватчан – Леприндокан	0,48
Даватчан – Гольцовое	0,67
Гольцовое – Леприндокан	0,40
Читканда – Камканда	0,51
Читканда – Токко	0,49
Токко – Камканда	0,55
Токко – Кирялта	0,52
Токко – Леша	0,57

Наращение биомассы диатомовых в подлёдный период тормозится плохими световыми условиями в связи с большой толщиной снежного покрова. Исключение составляют виды рода *Aulacoseira*. Большинство из них – ледовые организмы, их развитие начинается в интерстициальной воде нижнего слоя льда, отсюда позже они попадают в планктон [О находке ... , 2000; The under-ice ... , 2006]. Весна (апрель – июнь) – период расцвета диатомовых, численность синезелёных и криптофитовых, в первую очередь представителей рода *Cryptomonas*, снижается. Среди последней группы весной наибольшей численности достигает *Rhodomonas pusilla*. Обильны золотистые *Dinobryon* и динофлагелляты *Peridinium*. Весеннее развитие фитопланктона достигает максимума в июне после таяния ледяного покрова. Доминируют диатомовые родов *Cyclotella*, *Stephanodiscus* и золотистые родов *Dinobryon* или *Mallomonas*. Конец июня – период завершения весенней вегетации планктонных водорослей в этих водоёмах.

На конец июня – начало июля приходится так называемая стадия чистой воды – переход от завершённой весенней вегетации к летней фазе развития. Поэтому практически во всех озёрах фитопланктон беден: регистрируются незначительные количества оставшегося весеннего криптофитово-диатомово-золотистого комплекса и только начинающего вегетацию летнего комплекса, представленного преимущественно синезелёными и хлорококковыми водорослями. В конце июля и в августе роль зелёных (с доминированием обычных для олиготрофных водоёмов родов *Monoraphidium*, *Pseudodictyosphaerium*, *Dictyosphaerium*, *Oocystis*, *Schroederia*) и синезелёных (*Gloeocapsa*, *Oscillatoria*, *Merismopedia*) возрастает. В более мелких водоёмах значительна роль десмидиевых. К концу

лета увеличивается количество диатомовых. В некоторых высокогорных озёрах отмечено значительное (до 3–5 тыс. кл./л) количество динофитовой *Ceratium hirundinella*. В летний период обилён фотоавтотрофный пико-планктон, в котором доминируют синезелёные, в первую очередь представители рода *Synechococcus*. В течение лета свет не лимитирует вегетацию водорослей, основным стимулирующим фактором роста фитопланктона выступает повышенная температура воды. Ярко выраженного пика не наблюдается вследствие недостаточно высоких концентраций биогенных элементов.

Осень (конец сентября – октябрь) – период наибольшего видового разнообразия фитопланктона и максимальных показателей биомассы в открытой части озёр. Так же как и весной, в планктоне относительно крупных озёр преобладают криптофитовые и диатомовые водоросли, увеличивается численность золотистых; в небольших развиваются преимущественно синезелёные и хлорококковые водоросли. Суммарное влияние повышенной температуры, освещённости и относительно высоких концентраций питательных веществ приводит к чётко выраженному октябрьскому максимуму.

Фитопланктон озёр Восточного Саяна в верховьях рек Иркут и Ока

В качестве основного образца для характеристики структуры и функционирования фитопланктона водоёмов исследованного региона рассмотрены два озера, расположенные в горах Восточного Саяна: Ильчир и Окинское.

Озеро Ильчир

Таксономический состав. В фитопланктоне обнаружены 66 видов и разновидностей из 7 отделов [Bondarenko, Sheveleva, Domysheva, 2002]. Наиболее разнообразно представлены диатомовые (18 видов и разновидностей) и зелёные водоросли (15 видов). Самые богатые роды – *Dinobryon*, *Monoraphidium*, *Aulacoseira* и *Cryptomonas* – по 5 видов и внутривидовых таксонов. Специфичен набор видов рода *Aulacoseira*, свойственный горным холодным озёрам Восточной Сибири [Генкал, Бондаренко, 2001]. Большинство отмеченных водорослей – широко распространённые в водоёмах планеты виды, но есть довольно редкие, прежде всего диатомовые *Pliocenicus costatus* и *Cyclotella tripartita*.

Сезонная динамика и количественные показатели. Зимой (декабрь – март) в озере господствовали криптофитовые, общее количество которых превышало 3 млн кл./л. Весна (апрель-июнь) – период расцвета диатомовых, особенно центрических; снижалось количество криптофитовых, в первую очередь представителей рода *Cryptomonas*, доминировавших зимой. Среди последней группы весной наибольшей численности достигал *Rhodomonas pusilla*. Были обильны золотистые рода *Dinobryon* и динофитовые рода *Peridinium*. К июлю отмечен спад в развитии планктонных водорослей, развивался преимущественно автотрофный пикопланктон. Как

во всех водоёмах планеты, во второй половине лета и в начале осени в озере интенсивно развивались синезелёные и зелёные водоросли из порядка Chlorococcales. Осенью (октябрь-ноябрь), как и весной, количественно преобладали диатомовые: суммарная численность представителей родов *Stephanodiscus*, *Cyclotella* и *Pliocaeenicus* превышала 300 тыс. кл./л, увеличивалась численность золотистых.

Отмечены три максимума в развитии фитопланктона как по численности, так и по биомассе (рис. 2): в феврале (610 мг/м^3), июне (535 мг/м^3) и октябре (640 мг/м^3). Интересен зимний (февральский) максимум, обусловленный интенсивным развитием под ледяным покровом криптофитовых.

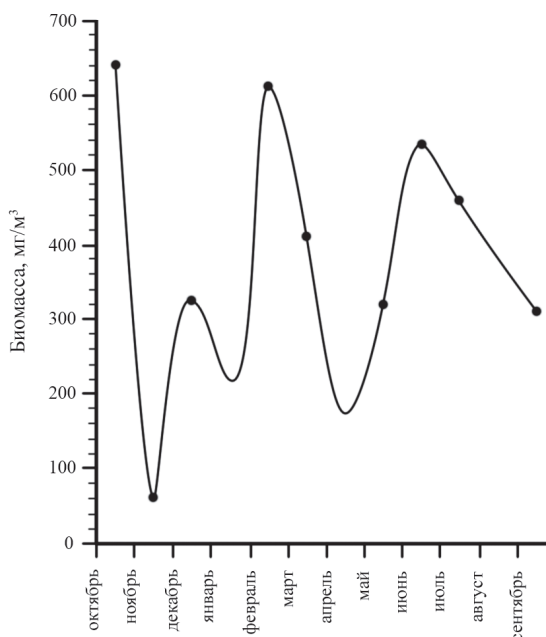


Рис. 2. Сезонная динамика биомассы фитопланктона в оз. Ильчир

Озеро Окинское

Таксономический состав. Фитопланктон представлен 71 таксоном рангом ниже рода из 7 отделов. Наиболее разнообразны зелёные водоросли (23 вида), синезелёные (15 видов) и диатомовые (12 видов). Самый богатый род – *Dinobryon* (7 таксонов рангом ниже рода). Большинство отмеченных водорослей – широко распространённые виды, хотя, как и в оз. Ильчир, есть довольно редкие – *P. costatus*, *C. tripartita*. Альпийский характер фитопланктона отражало присутствие *Mallomonas alpina*, *Bitrichia chodatii*, *Tabellaria flocculosa* и др.

Сезонная динамика и количественные показатели. Зимой в планктоне в массе развивались криптофитовые. Весной доминантами были золотистые и диатомовые с максимальными концентрациями сразу после распа-

ления льда в конце мая – начале июня. В конце июня и начале июля фитопланктон был представлен пикопланктонными формами с низкими показателями биомассы: 30–40 мг/м³, возрастающими к августу (рис. 3). В это время в планктоне развивались *Merismopedia tenuissima*, виды рода *Oscillatoria*, *Gloeocapsa*, *Oocystis*, а также *Closteriopsis acicularis*, *Pediastrum duplex*, *B. chodatii*. Присутствовали золотистые рода *Dinobryon*, численность которых, как и диатомовых родов *Cyclotella* и *Stephanodiscus*, возрастала к осени. В этот период отмечены и максимальные величины биомассы (300 мг/м³). К декабрю фитопланктон становился бедным: единично регистрировались криптофитовые и автотрофный пикопланктон.

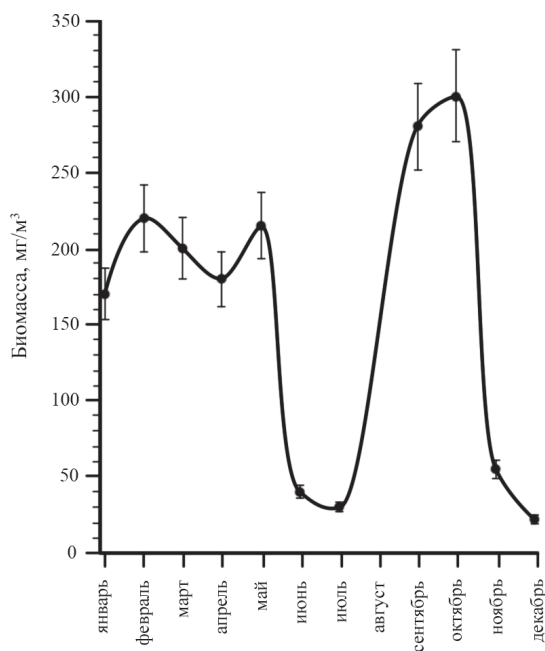


Рис. 3. Сезонная динамика биомассы фитопланктона в оз. Окинском

Сезонные изменения оказались аналогичными и в других исследованных озёрах региона: различия чаще всего проявлялись в видовом составе первичных продуцентов и уровне их развития [Бондаренко, 2006].

Фитопланктон озёр Куандо-Чарской системы и озёр Кодара

Озеро Бол. Леприндо

Первые данные о фитопланктоне озера приведены Н. Л. Антиповой и Е. Л. Шульгой [1964], а в работе З. П. Оглы [1998] альгофлора озера представлена достаточно полно, за исключением отдела криптофитовых и центральных диатомовых.

Таксономический состав. Состав и количественные характеристики планктонных водорослей озера исследовались в 1997–1998, 2001, 2005 и

2013 гг. Выявлен 51 вид из 6 отделов: диатомовых и зелёных по 13 видов, золотистых – 12; динофитовых – 5, криптофитовых и синезелёных – по 4. Как и в оз. Леприндокан, *Dinobryon* – род с максимальным количеством видов (6). В подлёдном планктоне здесь, как и в Леприндокане и Даватчане, найден байкальский эндемик *Gymnodinium baicalense*.

Количественные показатели. Весной доминировала диатомовая водоросль *Synedra acus* var. *acus* Kützing. Обильны мелкие центрические диатомовые и криптофитовые. В начале июля состав планктонных водорослей расширился за счёт развития синезелёных и хлорококковых. *S. acus* численно преобладала в планктоне и в это время (до 50 тыс. кл./л). Значительного развития в озере достигала хлорококковая *Scenedesmus ellipticus* Corda (около 20 тыс. кл./л), биомасса фитопланктона была равна 110 мг/м³. Со второй половины июля и до конца августа по всей акватории озера по численности доминировала *C. tripartita* (103–110 тыс. кл./л). Были обильны криптофитовые, в первую очередь *Rh. pusilla* (до 100 тыс. кл./л). Субдоминанты июля – *S. acus* и *Peridinium bipes*, в августе они уступают место *Coenochloris polycocca*, *Monoraphidium pseudomirabile* и *M. contortum*. Биомасса колебалась от 170 до 250 мг/м³ (рис. 4, А). Поздней осенью (ноябрь) в планктоне доминировал *Rh. pusilla* (до 80 тыс. кл./л). Диатомовые (*P. costatus*, *C. tripartita*, виды рода *Stephanodiscus*) присутствовали в небольших количествах (4–13 тыс. кл./л¹), биомасса не превышала 86 мг/м³.

Озеро Гольцовое

Таксономический состав. По материалам летних обследований 1997–1998 гг. выявлены 49 видов планктонных водорослей из шести отделов. Наиболее разнообразно представлены синезелёные (13 видов), затем диатомовые (10 видов). Наибольшее количество видов в роде *Dinobryon*, их пять. В родах *Gloeocapsa* и *Oscillatoria* по четыре вида.

Количественные показатели. В июне в фитопланктоне по численности преобладали мелкие формы центрических диатомовых. Отмечено незначительное количество нитей синезелёных водорослей из рода *Oscillatoria* и колоний *Rhabdoderma lineare*, что обусловлено прогревом поверхностного слоя воды в озере. Здесь малочисленны криптофитовые водоросли, доминирующие в других более крупных Куандо-Чарских озёрах и относительно обильны десмидиевые, характерные для малопроточных и маломинерализованных водных объектов. Большое значение для развития десмидиевых имеет и степень зарастания озёр [Трифонов, 1990]. В пробах планктона присутствовали фрагменты стерильных нитей зелёных водорослей родов *Cladophora*, *Zygnema*, *Mougeotia* из обрастаний. Численность автотрофного пикопланктона выше, чем в других озёрах (50 млн кл./л), максимальная биомасса фитопланктона составила 140 мг/м³. В июле состав планктонных водорослей расширился за счёт развития синезелёных и хлорококковых водорослей, при этом в планктоне оставались виды весеннего планктона – представители диатомово-криптофитово-динофитово-золотистого комплекса. Количественное развитие было крайне слабым.

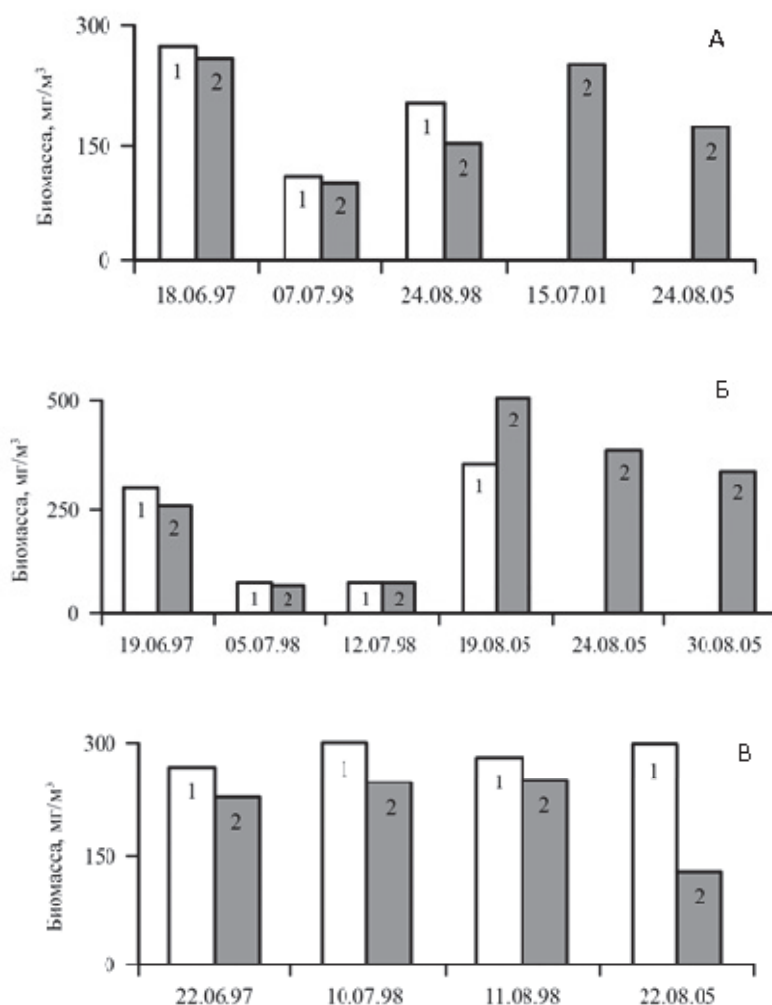


Рис. 4. Динамика биомассы фитопланктона озёр Куандо-Чарской системы в июне-августе: А – Бол. Леприндо; Б – Леприндокан; В – Даватчан. 1 – в прибрежной части; 2 – в открытой части

Выявленные синезелёные и хлорококковые имеют небольшие размеры клеток, в связи с чем биомасса фитопланктона озера в этот период оказалась минимальной для Куандо-Чарской системы (в 1997 г. около 50 мг/м³, в конце августа 1998 г. – 90 мг/м³).

Озеро Леприндокан

Таксономический состав. Сведения о крупных формах диатомовых водорослей зимнего планктона приведены в работе Н. Л. Антиповой и Е. Л. Шульги [1964], в ней перечислены 6 видов. В составе фитопланктона весной и летом 1997–1998 и 2005 гг. мы зарегистрировали 60 видов и раз-

новидностей из 6 отделов. Наибольшее количество видов найдено среди зелёных – 18. Диатомовых и золотистых водорослей по 13 видов. Наибольшим богатством отличался род *Dinobryon* – 8 видов разновидностей. Здесь, как и в оз. Даватчан, обнаружен байкальский эндемичный вид *G. baicalense*.

Количественные показатели. Доминирующий вид в весеннем планктоне – *C. tripartita* (более 130 тыс. кл./л). Субдоминант – другая диатомея *Asterionella formosa* (более 50 тыс. кл./л). Количественно развиты криптофитовые (до 50 тыс. кл./л). Биомасса весеннего фитопланктона была наибольшей среди Куандо-Чарских озёр – 282 мг/м³. В июле резко снизившееся количество диатомовых и золотистых привело к падению биомассы до 70 мг/м³ (рис. 4, Б).

Доминировал автотрофный пикопланктон. К августу состав планктонных водорослей расширился за счёт развития синезелёных (*Gloeocapsa turgida* и *G. chroococcoides*) и хлорококковых водорослей (*Monoraphidium pseudomirabile*, *M. contortum*, *Coenochloris polycocca*). Доминирует по всей акватории озера *C. tripartita* (212–333 тыс. кл./л), биомасса варьировала в пределах 300–475 мг/м³.

Озеро Даватчан

Таксономический состав. В составе планктонной альгофлоры за летние месяцы и в начале осени 1996–1998 и 2005 гг. обнаружены 44 вида из семи отделов. Как во всех относительно крупных и глубоких озёрах, наиболее разнообразно представлены диатомовые и золотистые водоросли (по 11 видов). Найден байкальский эндемик *G. baicalense*.

Количественные показатели. В поздневесеннем планктоне в 1997–1998 гг. доминировал динофитовый *Peridinium aciculiferum* Lemmerman (до 20 тыс. кл./л) – достаточно крупная форма, поэтому биомасса фитопланктона здесь в момент исследования была относительно высока (244 мг/м³). Субдоминантом оказалась *Cyclotella tripartita*. Отмечен процесс аукооспорообразования у *P. costatus*. Летом, в июле, состав фитопланктона практически не изменился по сравнению с весенним. *P. costatus* выпал из состава планктона верхнего 0–25-метрового слоя. Отмечено присутствие двух видов зелёных водорослей из порядка Chlorococcales: *Schroederia setigera* и *Monoraphidium pseudomirabile*. Доминировал криптофитовый *Rhodomonas pusilla* (до 130 тыс. кл./л), субдоминантами выступали *C. tripartita* (более 80 тыс. кл./л) и *Aulacoseira subarctica* (более 40 тыс. кл./л), в заметном количестве развивался динофитовый *Peridinium aciculiferum* (9,6 тыс. кл./л). Отмечен высокий уровень общей биомассы (246 мг/м³) (рис. 4, В). В августе доминировала *C. tripartita* (более 90 тыс. кл./л), *P. aciculiferum* – субдоминант. В планктоне вновь появился *P. costatus*. К сентябрю возросло количество криптофитовых. Общая биомасса в разных точках акватории озера колебалась в пределах 120–310 мг/м³.

Озеро Оленье

Водоём исследовался в августе 1997 г. В момент изучения фитопланктон был практически не развит: единично встречались только *P. costatus* и десмидиевая *Cosmarium ornatum*. Доминировали представители автотрофного пикопланктона. Период отбора проб совпал с так называемой стадией чистой воды, характерной для многих водоёмов [Трифорова, 1990]. Эта стадия сезонной динамики фитопланктона приходится в умеренных широтах на начало лета, когда в результате осаждения весенних форм диатомей и выедания зоопланктоном биомасса планктонных водорослей резко снижается. В горных озёрах БРЗ стадия «чистой воды» сдвинута на июль – начало августа.

Таким образом, картина, наблюдаемая в достаточно хорошо обследованных озёрах Гольцовое, Бол. Леприндо, Леприндокан и Даватчан, оказалась типичной для летнего планктона большинства небольших и средних озёр северных широт, хотя развитие теплолюбивого комплекса в горных водоёмах Прибайкалья и Забайкалья сдвигается на более поздние сроки: с июля на август. Это характерно и для летнего фитопланктона Байкала.

Фитопланктон оз. Баунт (Витимское плоскогорье, бассейн р. Витим, Ципа-Ципиканская система)

Особенности таксономической структуры. Баунт – самый крупный водоём (площадь 11,1 тыс. га) Ципа-Ципиканской системы, расположенной в бассейне Витима – Лены. Озеро исследовалось в 2009–2010 и 2012–2013 гг. За время изучения выявлены 64 вида планктонных водорослей из 43 родов. Только род *Cryptomonas* включал 5 видов, прочие маловидовые (1–3 вида). Наибольшее число видов в отделе зелёных – 21, золотистых 14, диатомовых 11. Широко распространённые виды составляют большинство, но в составе планктона встречена и достаточно редкая для альгофлоры России диатомовая водоросль *Cyclotella vorticosa* A. Berg. Все предыдущие сообщения о находках вида относились к северным областям Евразии. Такое распространение вида, скорее всего, свидетельствует о том, что он относится к элементам, которые во время отступления ледников проникли с севера на юг континента и сохранились в горных областях Южной Сибири в качестве ледниковых реликтов [Генкал, Бондаренко, 2011]. К интересным находкам относится также сообщение о выявлении здесь малой формы байкальской инфузории *Sulcigera comosa* [Оболкина, 2015], которую ранее относили к эндемикам оз. Байкал.

Сезонная динамика и количественные показатели. В подлёдный период в планктоне доминировали мелкоклеточные криптофитовые водоросли родов *Rhodomonas* и *Cryptomonas* (суммарная численность колебалась в пределах 35–500 тыс. кл./л). Количество крупных динофитовых *Gymnodinium* sp., *Peridiniopsis elpatiewskyi* (Ostenfeld) Bourr. и *Peridinium aciculiferum*, а также крупных диатомовых *Aulacoseira subarctica* и *Cyclotella vorticosa* меньше, от 3 до 95 тыс. кл./л. Крупные водоросли размножались не только в планктоне, но и формировали колонии внутри льда [Ледо-

вые обитатели ... , 2011]. Биомасса подлёдного фитопланктона в разные годы колебалась по акватории озера от 10 до 534 мг/м³ (рис. 5).

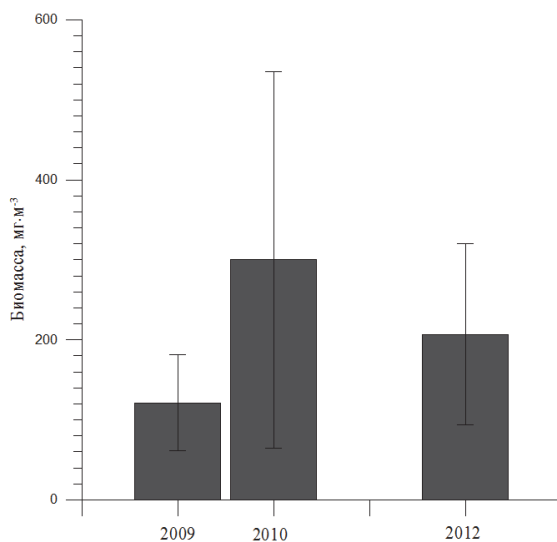


Рис. 5. Динамика биомассы фитопланктона в оз. Байкал в подлёдный период

Максимальные величины зарегистрированы зимой 2010 г. Поздним летом (август) и в начале осени (сентябрь) биомасса намного выше – от 565 до 2070 мг/м³. В этот период доминировали мелкоклеточные представители рода *Cyclotella* – от 57 до 2000 тыс. кл./л.

Фитопланктон озёр восточного крыла горной системы Удокан (бассейны Витима и Олёкмы)

Озеро Камканда (бассейн рек Хани – Олёкма)

Таксономический состав. В планктоне за три летних сезона 2000, 2001 и 2004 гг. и осенью 2013 г. найден 61 вид водорослей, относящихся к 39 родам и 6 отделам. Три отдела (зелёные, золотистые и диатомовые) доминировали по количеству видов: 17, 15 и 14 соответственно. В плане видового богатства выделялись три рода: *Dinobryon* – 9 видов; *Cryptomonas* и *Monoraphidium* по 4 вида.

Количественные показатели. Во все сроки исследования, начиная с лета и кончая поздней осенью (ноябрь), доминантом была *Cyclotella ocellata*, её численность колебалась в пределах 20–178 тыс. кл./л. Летом 2004 г. в качестве субдоминанта выступал *Dinobryon crenulatum* (10–50 тыс. кл./л), а поздней осенью 2013 г. – *D. borgei* Lemm (до 16 тыс. кл./л). В июле – августе 2000–2001 гг. в пробах отмечены два вида рода *Aulacoseira* [Генкал, Бондаренко, 2004; Бондаренко, Генкал, 2005]: считавшийся эндемичным для Байкала *A. baicalensis* и спорообразующая форма *A. islandica*. Причём если во всех исследованных нами горных озёрах численность *Aulacoseira*

всегда была незначительной (от 100 до 1000 кл./л), то здесь их количество достигало 4–5 тыс. кл./л, хотя в 2004 и 2013 гг. они встречались единично. Биомасса колебалась незначительно: минимальные показатели пришлось на начало июля, возрастая к концу месяца (рис. 6). Поздней осенью за счёт интенсивного развития *C. ocellata* (до 178 тыс. кл./л) и субдоминанта *Rhodomonas pusilla* (32 тыс. кл./л) биомасса составила 107 мг/м³.

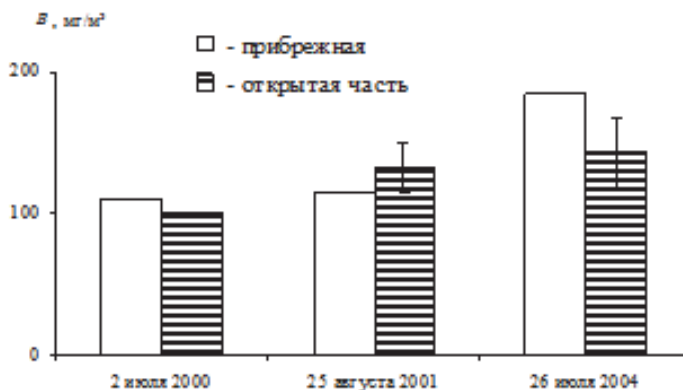


Рис. 6. Динамика биомассы фитопланктона оз. Камканда в летние месяцы

Озеро Аглан (бассейн рек Калар – Витим)

Таксономический состав. Озеро обследовалось дважды: в августе 2002 г. и сентябре 2021 г. Найдены 37 видов планктонных водорослей из 28 родов и 6 отделов. Наиболее представительны зелёные водоросли – 13 видов. Только два рода, *Monoraphidium* и *Dinobryon*, политипичны (4 и 3 вида соответственно), в составе остальных 1–2 вида. Большинство найденных водорослей – широко распространённые в водоёмах планеты виды, есть бореальные и северо-альпийские.

Сезонная динамика и количественные показатели. Летом в планктоне доминировали диатомовые рода *Cyclotella* (до 274 тыс. кл./л), субдоминант – криптофитовый *Rhodomonas pusilla* (151 тыс. кл./л). В незначительных количествах присутствовали диатомовые *Pliocaenicus costatus* и *Tabellearia fenestrata*, динофитовые рода *Peridinium* и зелёные рода *Monoraphidium*. В сентябре доминировала синезелёная *Gloeocapsa alpina* Näg (128–177 тыс. кл./л), субдоминантом оставался *Rh. pusilla*, численность которого по акватории озера варьировала в пределах 52–90 тыс. кл./л. Биомасса фитопланктона в августе составила 210–220, а осенью снизилась до 64–182 мг/м³.

Фитопланктон горных озёр верховий Баргузинской котловины (стык Баргузинского, Икатского и Южно-Муйского хребтов)

В составе альгофлоры озёр в верховьях р. Баргузин найдены 102 вида планктонных водорослей, из них только 17 общие для всех них. Наибольший коэффициент флористического сходства (0,55) рассчитан для озёр Ба-

лан-Тамур и Якондыкон. Первое озеро является озеровидным расширением р. Баргузин, второе связано с рекой протокой. Для озера Амут и находящегося за мощным валом морен в 1 км от него оз. Якондыкон коэффициент равен 0,48, а для наиболее удаленных друг от друга Балан-Тамура и Амута он ещё ниже – 0,42.

В плане видового богатства выделялись отделы диатомовых (31 вид истинно планктонных, в составе планктона были также найдены 225 видов, разновидностей и форм бентосных) [Генкал, Бондаренко, 2011], зелёных (23 вида) и золотистых водорослей (21 вид). Политипических родов только шесть: *Aulacoseira* – 8 видов; *Cyclotella* и *Stephanodiscus* – по 6 видов; *Cryptomonas*, *Kephyrion* и *Dinobryon* – по 5 видов. Наибольшее количество политипических родов (4) найдено в оз. Балан-Тамур.

Большинство найденных видов являются широко распространёнными, но среди золотистых и диатомовых водорослей найдено достаточное число бореальных и северо-альпийских (более 70 и 32 % соответственно), предпочитающих олиготрофные водоёмы.

Несмотря на высокое видовое богатство сообществ, по уровню развития планктонных фитоценозов исследуемые озёра относятся к ультраолиготрофным водоёмам: показатели биомассы фитопланктона редко превышали 100 мг/м³.

Озеро Амут

Таксономический состав. В период исследования найдены 52 вида планктонных водорослей из 35 родов и 7 отделов. Наиболее представительны зелёные и диатомовые – 12 и 10 видов соответственно. Только три рода (*Cryptomonas*, *Dinobryon* и *Aulacoseira*) содержат по 4 вида, в составе прочих 1–3. Большинство – широко распространённые в водоёмах планеты виды, есть бореальные и североальпийские.

Динамика количественных показателей. В весеннем фитопланктоне побережья, как и в оз. Балан-Тамур, по численности и биомассе доминировала криптофитовая *Rh. pusilla* (430–870 тыс. кл./л; 87–173 мг/м³). В пелагиали озера доминировал новый для науки представитель диатомовых водорослей *Cyclotella melnikiae* [Genkal, Bondarenko, 2011]. Его численность по акватории колебалась в пределах 15–96 тыс. кл./л. Вид отмечен и в других озёрах Амутской котловины – Якондыкон и Балан-Тамур.

В августе видовой состав планктонных водорослей расширился за счёт представителей зелёных, золотистых и динофитовых. Доминировали динофитовая *Peridinium bipes* и зелёная *Coenochloris polycocca*. Биомасса ниже, чем в июне.

Озеро Якондыкон

Таксономический состав. Разовая съёмка оз. Якондыкон в августе 2008 г. показала, что видовое богатство летнего фитопланктона значительно – 44 вида. Максимальное количество видов у диатомовых – 18, на втором месте зелёные – 11 видов.

Количественные характеристики. Несмотря на высокое видовое богатство, количественные показатели фитопланктона были низкими: максимальные отмечены в прибрежье, где доминировала *Rh. pusilla* (390 тыс. кл./л), субдоминант – диатомовые из рода *Cyclotella* (52 тыс. кл./л). В глубоководной части озера численность первого вида меньше (180 тыс. кл./л), численность диатомовых оставалась на том же уровне. Биомасса у берега составила 75, в открытой части – 55 мг/м³.

Озеро Балан-Тамур

Таксономический состав. Встречено 73 вида планктонных водорослей из 45 родов и 6 отделов. Максимальное количество видов приходилось на отдел диатомовых – 27 видов. За исключением четырёх родов (*Cyclotella* и *Stephanodiscus* – по 6 видов, *Aulacoseira* и *Kephyrion* – по 4 вида), в состав остальных входят 1–3 вида.

Большинство отмеченных водорослей – широко распространённые в водоёмах планеты виды. Встречены три вида, ранее относимые к байкальским эндемикам: планктонные *Cyclotella baicalensis* и *C. minuta*, а также бентосный *Hannaea baicalensis* Genkal, Popovskaya et Kulikovskiy [Генкал, Бондаренко, 2011].

Сезонная динамика и количественные показатели. В начале апреля фитопланктон состоял преимущественно из криптофитовых водорослей. Доминировал и по численности и по биомассе *Rhodomonas pusilla* (110–280 тыс. кл./л; 22–56 мг/м³). Диатомовые из рода *Cyclotella*, *P. costatus* и *S. acus* были единичны. В незначительных количествах присутствовали динофитовые из рода *Peridinium* и зелёная *Schroederia setigera*. К концу весенней вегетации видовой состав значительно расширился за счёт диатомовых *Aulacoseira* и *Stephanodiscus*, а также золотистых *Kephyrion*. Доминантом оставался *Rh. pusilla*, численность которого варьировала по акватории озера в пределах 70–830 тыс. кл./л, субдоминанты – виды рода *Kephyrion*. Их численность колебалась от 5 до 65 тыс. кл./л. В августе по численности также доминировал *Rh. pusilla*, по биомассе представители рода *Cyclotella*. Увеличилось количество золотистых *Kephyrion* (20–250 тыс. кл./л). Именно в это время в планктоне отмечены значительные концентрации бентосных пеннатных водорослей, что в первую очередь связано с проточностью водоёма. Биомасса фитопланктона во все сроки исследований низкая (до 100 мг/м³, только в июне 2006 г. в заливе в истоке р. Баргузин превышала 200 мг/м³ (рис. 7)).

Рассчитанные по биомассе относительно высокие (1,74–2,60) индексы Шеннона, за исключением единственного случая (в пелагиали в конце подлёдного периода) указывают на сбалансированность структуры и количественных характеристик фитопланктона и отражают богатство видового разнообразия исследованных сообществ.

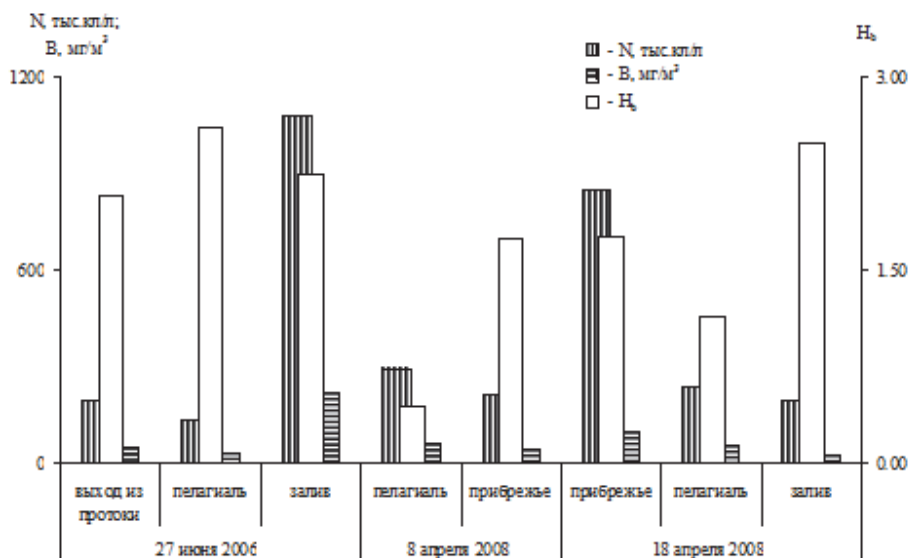


Рис. 7. Изменение численности, биомассы и индекса Шеннона H' фитопланктона оз. Балан-Тамур весной и в начале лета

Зависимость структуры фитопланктона от параметров озёр

В последние годы в качестве критерия системности для альгофлористических исследований предлагается соблюдение зависимости Виллиса [Барина, Медведева, Анисимова, 2006]. В хорошо изученных флорах распределение числа видов по числу родов является закономерным и графически выражается гиперболой. Анализ альгофлоры озёр Прибайкалья и Забайкалья показал, что и здесь это распределение графически выражается гиперболой, т. е. подчиняется зависимости Виллиса (рис. 8).

Это свидетельствует о правомерности использования списка видов для анализа и о сбалансированности родовидовых взаимоотношений в обследованных водных объектах. В случае присутствия в озере только монотипических родов гипербола превращается в вертикальную линию, т. е. имеет максимальный порядок ($\alpha = \infty$). Увеличение количества политипических родов уменьшает порядок гиперболы. Угол наклона (α) отражает стадию развития альгофлоры: от $\sim -\infty$ в начинающихся развиваться до -1 в зрелых.)

Анализ распределения видов четырёх основных отделов водорослей в 46 озёрах, расположенных на высотах от 350 м над у. м. (Орон, Окуневое) до 1963 м над у. м. (Ильчир), показал, что отчётливые закономерности в зональном распределении диатомовых, зелёных и синезелёных водорослей не прослеживаются. Найденные виды встречаются на всех высотах за редким исключением. Среди некоторых золотистых (*Kephyrion boreale*, *Dinobryon suecicum*) прослеживается слабая тенденция к избеганию озёр, расположенных ниже 700 м над у. м. (табл. 3–6).

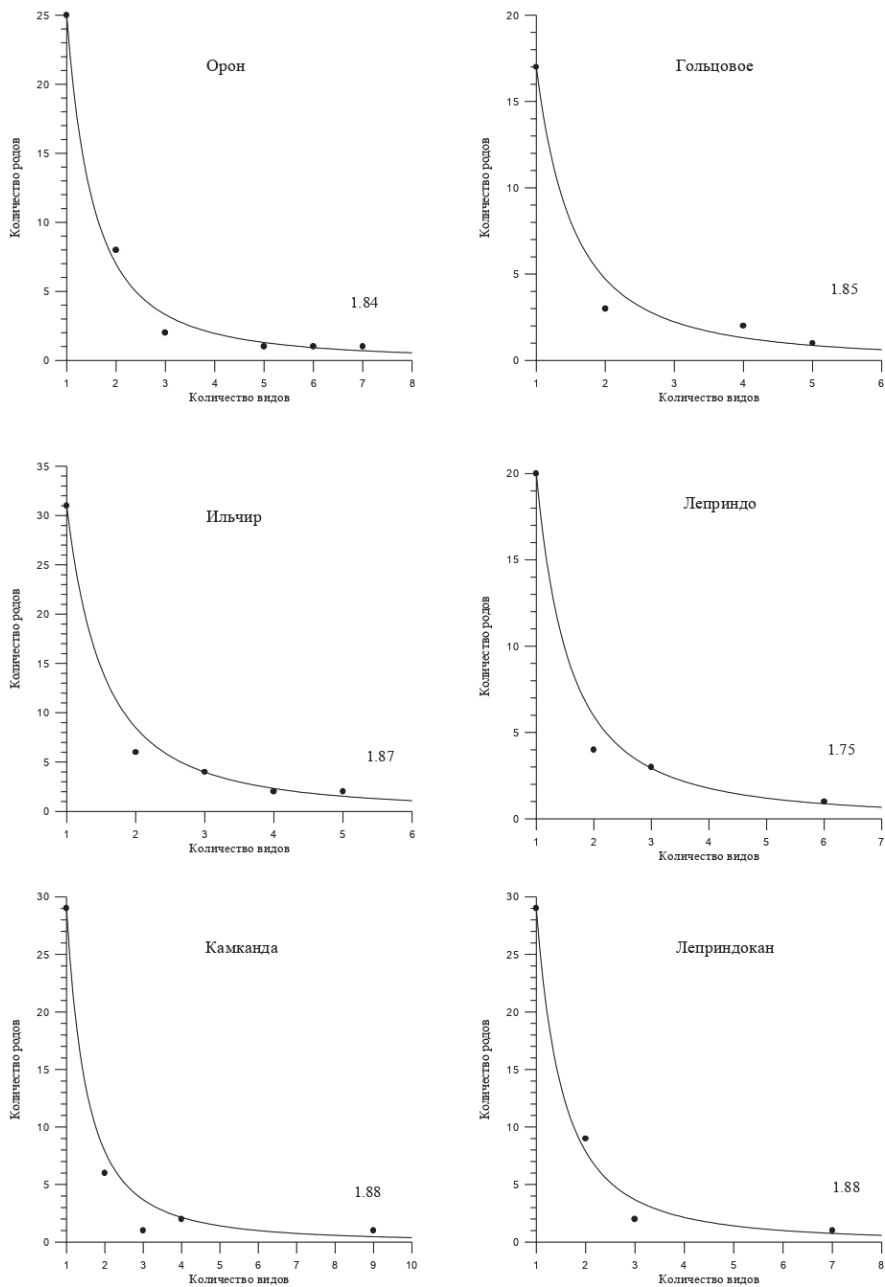


Рис. 8. Распределение числа видов альгофлоры по числу родов (квази-гиперболическое распределение по Виллису) для горных озёр Прибайкалья и Забайкалья

Таблица 3

Встречаемость видов (тыс. кл/л) отдела Chrysophyta в горных озёрах Прибайкалья и Забайкалья

Высота над у. м., м Вид	300-400	400-500	500-600	600-700	700-800	800-900	900-1000	1000-1100	1100-1200	1200-1300	1300-1400	1400-1500	1500-1600	1600-1700	1700-1800	1800-1900	1900-2000
<i>Ch. rufesc.</i>	13	+			11			0,2	0,5	14	175	27	9,1				
<i>K. litorale</i>	5,4			0,4			0,3	0,2	0,7	0,3		34		+			2,3
<i>K. boreale</i>							0,3	0,3	0,4	0,3		18					
<i>K. ovale</i>	0,3							2,4	0,1			90	47				
<i>D. korschic.</i>	12			0,5	2,2			8,0	1,5	0,3		1,2					
<i>D. suecicum</i>					2,2		0,3	0,7	4,4	0,2		0,1	14				0,6
<i>D. divergens</i>	87	+		5,1	5,5		9,2	9,9	3,0	3,5	1,7	2,5					3,0
<i>D. bavaric.</i>	2,2	2,0		0,2	2,2		5,0	3,6	3,0		505						5,0
<i>D. borgei</i>							2,1	0,9	1,3	1,3		0,1	0,3				2,1
<i>D. sertular.</i>	3,2	+		4,3			0,3	17	2,5	1,7	0,4	1,5					0,3
<i>D. sociale</i>		+		0,3			9,8	6,0	1,0	0,9		22		+			0,3
<i>D. cylindric.</i>	32	+						2,4	9,5	4,0	0,3	0,1	19	+			7,0
<i>D. crenulat.</i>		+		18			46	1,6	4,2	1,5	1,0	18	0,5				
<i>B. chodatii</i>	1,5	4,5					4,7	0,3	8,7	1,0	22	0,4	11				0,8

Примечание: в табл. 3-6 для оз. Хубсугул приведены литературные сведения [Кожова, Загоренко, 1976; Kozhova, Izmest'eva, Erbaeva, 1994]. + – присутствует

Таблица 4

Встречаемость видов (тыс. кл./л) отдела Vacillariophyta в горных озёрах Прибайкалья и Забайкалья

Вид \ Высота над у. м., м	Высота над у. м., м																
	300-400	400-500	500-600	600-700	700-800	800-900	900-1000	1000-1100	1100-1200	1200-1300	1300-1400	1400-1500	1500-1600	1600-1700	1700-1800	1800-1900	1900-2000
<i>P. costatus</i>				5,0			0,4	2,3	3,0	0,8	0,6	1,1	0,8			10	7,7
<i>C. ocellata</i>	2,2	+		10	14			247	14	118				+			
<i>C. tripartite</i>							65	70	180	17	87	3,6	33				230
<i>C. minuta</i>		+					0,3					0,5	0,3				
<i>C. baicalen.</i>		+										0,5	0,1				
<i>S. agassiz.</i>		+					0,3	0,9	0,4	0,8	0,7	0,6					2,0
<i>S. meyeri</i>	1,5	+		2,0				14,8		9,0			0,5				
<i>A. subarctic.</i>	0,6	+			0,4		2,7		44	0,4	3,0	0,1	0,2				0,8
<i>A. nivalis</i>							0,6	0,7	4,0	0,6	0,3	0,1	0,1				1,6
<i>A. lirata</i>				2,1			0,3		4,0	0,6	0,9	0,1					
<i>A. valida</i>	7,0			5,6							1,2	0,1	0,1				1,1
<i>A. granulata</i>		+							0,7		0,6						0,7
<i>A. ambigua</i>		+					0,6										
<i>A. islandica</i>	0,4	+		2,8			0,5	0,6	0,4	2,0	0,8	0,6	0,3	+			
<i>A. baicalen.</i>		+		0,2			0,3	8,6		1,2	2,2	0,9	0,3				
<i>A. italica</i>	5,4										0,4						
<i>S. acus</i>	17	+		0,7	2,3		4,0	0,7	2,2	1,3	0,6	0,1	0,3				5,2
<i>S. ulna</i>	0,6	+		0,7			0,3	0,3	2,2	3,6	0,8	0,4	0,3				3,0
<i>A. Formosa</i>	14	+						0,3	92	0,6		0,1	0,2				0,9
<i>T. flocculos.</i>	3,0	+		0,7	0,4		0,3	2,0	0,6	13	0,9	0,1	2,9				12

Таблица 5

Встречаемость видов отдела Суанорхута в горных озёрах Прибайкалья и Забайкалья (тыс. клеток в литре)

Вид \ Высота над у. м., м	Высота над у. м., м																
	300-400	400-500	500-600	600-700	700-800	800-900	900-1000	1000-1100	1100-1200	1200-1300	1300-1400	1400-1500	1500-1600	1600-1700	1700-1800	1800-1900	1900-2000
<i>G. chrooc.</i>	0,6						14	15	0,2	1,0	0,3	4,5	29				62
<i>G. limnetic.</i>	7	+					2			14				+			4
<i>O. geminata</i>	1,2			0,3			0,3	0,3	3,2	1,2	0,3	3,3	0,2	+			12
<i>M. pulver.</i>		+							0,3	0,2		2					0,5
<i>Rh. Lineare</i>			0,7				0,6	13	0,5	3,7	3,4	3,6	0,3				12
<i>A. clathrata</i>	2,1	+	1	0,8			3,4	0,2	17	0,3	0,3	0,3	10				0,3
<i>M. tenuiss.</i>	a	+		2,3		9	0,4		22	6	70	0,6					3,0

Примечание: а – 1252000 кл./л, б – 10320000 кл./л.

Таблица 6

Встречаемость видов отдела Chlorophyta в горных озёрах Прибайкалья и Забайкалья (тыс. кл./л)

Вид \ Высота над у. м., м	Высота над у. м., м																
	300-400	400-500	500-600	600-700	700-800	800-900	900-1000	1000-1100	1100-1200	1200-1300	1300-1400	1400-1500	1500-1600	1600-1700	1700-1800	1800-1900	1900-2000
<i>O. lacustris</i>	2,3	+		3,3			0,4		1,2	0,8	13	1,4	3,2	+			2,1
<i>Sch. setiger.</i>	2,3	+		0,2	2,2		240	8,3	7,3	1,6	0,3	0,3	1,0				2,3
<i>P. minuscul.</i>	32	+		2,8	2,2		380	2,3	50	4,0	90	2,4	8,0	+			4,7
<i>C. polycocc.</i>		+		2,0			7,0	1,2	13		2,0	159		+			
<i>C. acicular.</i>	8,6	+					2,1	1,8	0,3			3,6		+			0,3
<i>M. contort.</i>	180	+		1,3			23		20	1,0	1,7	33	0,4	+			2,3
<i>M. griffithii</i>	2,2	+		1,4	9,4		4,2	11	12	14	1,7	9,9	24	+			2,3
<i>T. komarekii</i>		+		0,8			18	0,3	2,0	10	1,5	3,3		+			
<i>T. minimum</i>	1,1	+		0,1					2,0		1,5	0,2	0,2	+			1,9
<i>E. genevens.</i>	4,5	+		11			0,3	9,9	27	0,4	1,7	46	12	+			2,3

Более интересная картина получена при изучении распределения водорослей доминирующих по численности и биомассе, а также ранее относимых к байкальским эндемикам (табл. 7–10). В качестве критерия распределения выбран коэффициент асимметрии, представляющий собой средний ранговый номер озёр, в которых доминируют представители данного отдела, делённый на общее число водоёмов, представленных в таблице. Как следует из табл. 7, доминирующие представители синезелёных водорослей предпочитают более низко расположенные озёра (коэффициент асимметрии 0,37). Считавшиеся байкальскими эндемиками диатомовые *S. meyeri*, *A. baicalensis*, *C. baicalensis* и *C. minuta*, а также *A. ambigua* показывают сходную тенденцию. Остальные диатомовые не проявляют никаких предпочтений: доминируют на всех высотах. Верхний предел доминирования зелёных – 1200–1400 м, золотистых – 1360–1430 м над у. м.

Таблица 7

Распределение доминирующих водорослей в горных озёрах Прибайкалья и Забайкалья в зависимости от высоты расположения

№	Название озера	Высота над у. м., м	Динофитовые	Синезелёные	Зелёные	Диатомовые	Золотистые	Эндемики
1	Половинское	350		•				
2	Орон	350					•	•
3	Окуневое	350		•				
4	Байкал	456				•		•
5	Северное	465		•				
6	Фролиха	529				•		
7	Кулинда	573				•		•
8	Верхне-Кичерское	576				•		
9	Амалык-5	823				•		•
10	Амалык-2	857				•		•
11	Амалык-1	868			•			•
12	Соли	938				•		•
13	Б. Намаракит	970		•				
14	Леприндо	984				•		
15	Ничатка	985				•		
16	Гольцовое	1000		•				
17	Леприндокан	1056				•		
18	Читканда	1100				•		
19	Даватчан	1101				•		
20	Камканда	1117				•		•
21	Девочанда	1174				•		
22	Ирбо	1181				•		
23	В. Бутуинское-2	1215	•					
24	Каларский Даватчан	1250		•				
25	Джелло	1283			•			
26	Леша	1300		•				
27	Номама	1302				•		

Окончание табл. 7

№	Название озера	Высота над у. м., м	Диофитовые	Синезелёные	Зелёные	Диатомовые	Золотистые	Эндемики
28	Кирылта-4	1317			•			•
29	Олонгдо	1320			•			
30	Токко	1360			•	•		•
31	Кирылта-3	1360					•	•
32	Чининское-3	1370					•	
33	Светлинское	1766				•		
34	Илокалуйское	1370				•		
35	Чининское-4	1371					•	
36	Тала	1377				•		
37	Крестаки	1400					•	
38	Амудиса	1409					•	
39	Огиендо	1410				•		•
40	Чепа	1430					•	
41	Аглан	1484				•		
42	Кирылта-1	1497				•		
43	Окинское	1935		•		•		
44	Ильчир	1963				•		
Коэффициент асимметрии				0.37(9)	0.56(5)	0.52(9)	0.70(9)	0.38(8)

Примечание: в табл. 7–11 в строке «Коэффициент асимметрии» число в скобках обозначает величину 95%-ного доверительного интервала, например, 0,34 (8) означает $0,34 \pm 0,08$, 0,42 (10) = $0,42 \pm 0,10$ и т. д.

В таблицах 8–10 представлены аналогичные распределения по другим параметрам озёр – глубине, объёму водной массы, площади водной поверхности. Так, можем заключить, что синезелёные и зелёные проявляют небольшую тенденцию (0,38 и, соответственно, 0,40) к небольшим по площади озёрам, диатомовые предпочитают большие (0,62), а байкальские эндемики и золотистые индифферентны к величине водной площади водоёмов (см. табл. 8). Сказанное выше в полной мере относится и к объёму водной массы (см. табл. 9), что логично, поскольку площадь водной поверхности и объём воды озера – характеристики взаимосвязанные. В отношении глубины озёр (см. табл. 10) наблюдается эта же картина, за исключением того, что байкальские эндемики предпочитают более глубокие воды (0,61).

Анализ представленного материала даёт нам основание для следующих обобщений:

1. Синезелёные водоросли доминируют предпочтительно в мелких небольших озёрах, располагающихся невысоко над уровнем моря и отличающихся видовым богатством.

2. Зелёные предпочитают мелкие небольшие водоёмы с развивающимися альгофлорами, монотипическими родами, не выделяющиеся видовым богатством.

Таблица 8

Распределение доминирующих водорослей в горных озёрах Прибайкалья и Забайкалья относительно площади водной поверхности

№	Название озера	Площадь водной поверхности, км ²	Динофитовые	Синезелёные	Зелёные	Диатомовые	Золотистые	Эндемики
1	Чининское-4	0,0194					•	
2	Леша	0,0290		•				
3	Северное	0,0353		•				
4	Амалык-1	0,0820			•			•
5	Чепа	0,0858					•	
6	Окуневое	0,118		•				
7	Гольцовое	0,126		•				
8	В. Бутуинское-2	0,129	•					
9	Амалык-5	0,134				•		•
10	Кирылта-1	0,165				•		•
11	Огиендо	0,165				•		
12	Амалык-2	0,165				•		•
13	Девочанда	0,188				•		
14	Джело	0,295			•			
15	Половинское	0,319		•				
16	Олонгдо	0,393			•			
17	Кирылта-3	0,393					•	•
18	Аглан	0,444				•		
19	Крестаки	0,471					•	
20	Окинское	0,471		•		•		
21	Тала	0,510				•		
22	Токко	0,565			•	•		•
23	Чининское-3	0,837					•	
24	Ничатка	1,100				•		
25	Кирылта-4	1,700			•			•
26	Ирбо	1,760				•		
27	Камканда	2,356				•		•
28	Номама	2,360				•		
29	Ильчир	2,553				•		
30	Читканда	3,93				•		
31	Соли	4,34				•		•
32	Каларский Даватчан	4,71		•				
33	Амудиса	4,81					•	
34	Даватчан	4,84				•		
35	Кулинда	6,01				•		•
36	Фролиха	17,60				•		
37	Леприндокан	19,24				•		
38	Б. Намаракит	22,00		•				
39	Леприндо	40,68				•		
40	Орон	90,48					•	•
Коэффициент асимметрии				0,38	0,40	0,62	0,52	0,49

Таблица 9

Распределение доминирующих водорослей в горных озёрах Прибайкалья
и Забайкалья относительно объёма водной массы

№	Название озера	Объём водной массы, км ³	Динофитовые	Синезелёные	Зелёные	Диатомовые	Золотистые	Эндемики
1	Чининское-4	0,00006					•	
2	Северное	0,000075		•				
3	Леша	0,00024		•				
4	Амалык-1	0,0006			•			•
5	Окуневое	0,0008		•				
6	Олонгдо	0,0008			•			
7	Чепа	0,0013					•	
8	Амалык-2	0,0014				•		
9	В. Бутуинское-2	0,0015	•					
10	Огиендо	0,0015				•		•
11	Амалык-5	0,0015				•		•
12	Гольцовое	0,0020		•				
13	Аглан	0,0024				•		
14	Девочанда	0,0030				•		
15	Окинское	0,0030		•		•		
16	Половинское	0,0045		•				
17	Крестаки	0,0066					•	
18	Токко	0,016		•		•		•
19	Чининское-3	0,016					•	
20	Ильчир	0,026				•		
21	Кирылта-4	0,038			•			•
22	Номама	0,055				•		
23	Амудиса	0,064					•	
24	Ирбо	0,070				•		
25	Камканда	0,075				•		•
26	Ничатка	0,10				•		
27	Даватчан	0,15				•		
28	Леприндокан	0,33				•		
29	Кулинда	0,34				•		•
30	Б. Намаракит	0,51		•				
31	Леприндо	1,75				•		
32	Фролиха	1,88				•		
33	Орон	11,1					•	•
Коэффициент асимметрии				0,38	0,31	0,63	0,57	0,51

Таблица 10

Распределение доминирующих водорослей в горных озёрах Прибайкалья и Забайкалья относительно глубины

№	Название озера	Глубина, м	Дино-фитовые	Синезелёные	Зелёные	Диатомовые	Золотистые	Эндемики
1	Олонгдо	3			•			
2	Северное	3.2		•				
3	Чининское-4	4.5					•	
4	Аглан	8				•		
5	Окинское	10		•		•		
6	Окуневое	10		•				
7	Амалык-1	11			•			•
8	Ильчир	12				•		
9	Леша	12		•				
10	Амалык-2	13				•		•
11	Огиендо	14				•		•
12	Амалык-5	17				•		•
13	В. Бутуинское-2	18	•					
14	Амудиса	20					•	
15	Крестаки	21					•	
16	Половинское	21		•				
17	Девочанда	23				•		
18	Чепа	23					•	
19	Гольцовое	25		•				
20	Леприндокан	25.5				•		
21	Чининское-3	29					•	
22	Светлинское	31				•		
23	Кирылта-4	34			•			•
24	Б. Намаракит	35		•				
25	Номама	35				•		
26	Токко	42			•	•		•
27	Даватчан	46				•		
28	Камканда	48				•		•
29	Ирбо	60				•		
30	Леприндо	64,5				•		
31	Фролиха	80				•		
32	Кулинда	85				•		•
33	Ничатка	140				•		
34	Орон	184					•	•
Коэффициент асимметрии				0,34(8)	0,42(12)	0,60(10)	0,51(10)	0,60(10)

3. Диатомовые доминируют в глубоких больших озёрах и безразличны к другим параметрам – высоте над у. м., видовому богатству, максимальной биомассе.

4. Золотистые безразличны к глубине и величине озера, предпочитают доминировать в высоких над у. м. водоёмах с большим видовым богатством и политипическими родами.

5. Водоросли, считавшиеся байкальскими эндемиками, вегетируют в глубоких объёмных озёрах со зрелыми альгофлорами и политипическими родами, располагающихся относительно невысоко над у. м., но безразличны к их видовому богатству и биомассе.

6. Важное обобщение заключается в том, что эти закономерности наблюдаются только для доминирующих видов, в то время как прочие водоросли выраженной зависимости от указанных параметров озёр не проявляют.

7. Распределение числа видов по числу родов в альгофлоре исследованных озёр является закономерным и графически выражается гиперболой. Индекс j (среднее число видов в родах), отражающий «экологическую жёсткость» водоёма, колеблется в пределах 1,00–2,60, что свидетельствует о суровых экологических условиях в небольших горных озёрах. В плане видового разнообразия исследуемые сообщества богаты: среднее значение индекса Шеннона для всех типов озёр равно $2,10 \pm 0,20$.

Заключение

В озёрах обследованного региона обнаружены 273 вида планктонных водорослей, принадлежащих к 95 родам, 45 семействам, 23 порядкам, 12 классам и 7 отделам. По числу видов и разновидностей преобладают зелёные, золотистые, диатомовые и синезелёные. Динофитовые и криптофитовые малоразнообразны.

Видовая структура фитопланктона имеет черты определённого сходства. Общие практически для всех озёр виды: *Rhodomonas pusilla*, *Cyclotella tripartita* либо *C. ocellata*, *Bitrichia chodatii*, *Tabellaria fenestrata*, *T. flocculosa*, для ряда озёр – *Pliocaeenicus costatus*, *Dinobryon bavaricum*, *D. sociale*, *D. divergens*, *Aulacoseira subarctica*, *Synedra acus*. В большинстве водоёмов обитают *D. crenulatum* и *Peridinium bipes*. Наиболее часто после видов рода *Monoraphidium* среди зелёных встречаются *Pseudodictyosphaerium minusculum*, либо *Dictyosphaerium pulchellum*, либо *Schroederia setigera*. Вероятно, именно перечисленные водоросли в период открытой воды формируют ядро планктонной альгофлоры исследуемых озёр. Большинство из них характерны и для других горных озёр региона, в частности для Хубсугула, а также Байкала.

В забайкальских озёрах найден реликт *P. costatus*, исчезновение которого в водоёмах Европы было связано с палеоклиматическими изменениями. Кроме того, найдены байкальские эндемики *A. baicalensis* (К. Meyer) Sim., *C. baicalensis*, *C. minuta*, *S. meyeri*, а также спорообразующая форма *A. islandica*, что позволяет отнести указанные водоросли к реликтовым и сделать вывод о том, что исследованные водоёмы являются рефугиумами для древних элементов альгофлоры.

В противоположность высокогорным водоёмам Европы, в которых планктонные диатомовые малоразнообразны и крайне скудны, а динофитовые, наоборот, обильны и разнообразны, в большинстве озёр Прибайкалья и Забайкалья динофитовые немногочисленны и представлены небольшим количеством видов, а у доминирующих в большинстве изученных

водных объектов диатомовых высокое видовое богатство. Этот факт свидетельствует об отсутствии признаков закисления сибирских водоёмов.

Доминирующие комплексы фитопланктона монодоминантны. По численности и биомассе в 59 % исследованных водоёмов доминируют диатомовые водоросли, синезелёные и золотистые – в 15 %; зелёные – в 9 %, динофитовые – в 2 %.

Для видов, входящих в состав доминирующих комплексов, выявлена приуроченность к определённым условиям. Синезелёные преобладают в альгоценозах с высоким видовым богатством в небольших мелких озёрах, расположенных невысоко над уровнем моря. Зелёные предпочитают небольшие мелкие озёра с развивающимися альгофлорами, монотипическими родами и невысоким видовым богатством. Диатомовые доминируют в больших глубоких, а золотистые – в высокогорных озёрах с политипическими родами.

В составе альгоценозов исследованных озёр формируются три доминирующих экологических комплекса водорослей, имеющих специфичные адаптации к лимитированным энергетическим ресурсам: 1) «ледовый», включающий диатомовые, динофитовые и зелёные; 2) «подлёдный» миксотрофный, в состав которого входят синезелёные, криптофитовые, динофитовые и золотистые водоросли; 3) круглогодичный «буферный», представленный автотрофным пикопланктоном и нанопланктонными криптофитовыми водорослями.

В сезонном развитии фитопланктона исследованных озёр отмечены три максимума. Наиболее ярко выражен осенний. В периоды максимумов биомасса в пелагиали в слое воды 0–1 м достигала 300–600 мг/м³, в прибрежье – >800 мг/м³. Среднее значение максимальной биомассы для 43 озёр всех типов равно 249±60 мг/м³. Распределение биомассы аппроксимируется экспоненциальной функцией $N(x) = 33,6 \cdot e^{-0,0039x}$, где x имеет значения от 100 до 900 мг/м³, а $N(x)$ – число озёр.

Состав и развитие фитопланктона большинства горных водоёмов Байкальской рифтовой зоны свидетельствуют об отсутствии в них признаков эвтрофирования. Наиболее многочисленны показатели чистых вод – олигосапробы. Индексы сапробности колеблются в пределах 0,6–2,15, что соответствует условиям от ксено- до бета-мезосапробных.

Основным механизмом, сохраняющим устойчивое функционирование первичного звена планктона экосистем, существующих в экстремальных условиях Восточной Сибири, и особенно в горных областях, является его круглогодичное функционирование.

Основными адаптациями первичного звена планктона в условиях лимитированных энергетических ресурсов являются: а) бурная подлёдная вегетация в неблагоприятных для фотосинтеза условиях (при большой толщине и заснеженности льда) миксотрофных водорослей: синезелёных, криптофитовых, динофитовых, золотистых, приводящая к самому высокому в течение года пику численности и значительному пику биомассы; б) наличие ледовых водорослей, в первую очередь диатомовых, динофитовых

и улотриксковых, массовое развитие которых в интерстициальной ледовой воде приводит к весенним пикам биомассы; в) преобладание среди первичных продуцентов мелких форм и ограниченное количество крупных; г) развитие в неблагоприятные для вегетации моменты крупных форм водорослей автотрофного пикопланктона, обладающего высокой скоростью оборота биомассы и являющегося одним из основных демпферов устойчивого функционирования.

Обзор выполнен в рамках госзадания ЛИН СО РАН 0279-2021-0007 «Комплексные исследования прибрежной зоны озера Байкал».

Список литературы

Антипова Н. Л., Шульга Е. Л. Некоторые данные о планктоне озёр Большое Леприндо и Леприндокан в подледный период // Сборник кратких сообщений и докладов о научной работе по биологии и почвоведению. Прил. к отчету о науч.-иссл. работе за 1962 г. Иркутск : Вост.-Сиб. изд-во, 1964. С. 3–5.

Байкальский заповедник / В. С. Бойченко, В. В. Баскаков, А. С. Краснопецева, О. Д. Ермакова, Ю. М. Карбаинов, Ф. Р. Штильмарк, Е. Е. Сыроечковский, Э. В. Рогачева. // Заповедники России. Заповедники Сибири. II. М. : Логата, 2000. С. 191–204.

Барина С. С., Медведева Л. А. Атлас водорослей-индикаторов сапробности (российский Дальний Восток). Владивосток : Дальнаука, 1996. 364 с.

Барина С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В. Биоразнообразие водорослей – индикаторов окружающей среды. Тель-Авив : PiliesStudio, 2006. 498 с.

Биоразнообразие и структура биоты озера Фролиха (Северный Байкал, Восточная Сибирь) / А. Н. Матвеев, В. П. Самусенок, А. Л. Юрьев, А. И. Вокин, Н. А. Бондаренко, Н. А. Рожкова, Т. Я. Ситникова, Э. А. Ербаева, Е. А. Мишарина, И. В. Аров, К. В. Тараканова, С. С. Алексеев // Известия Иркутского государственного университета. Серия Биология. Экология. 2019. Т. 30. С. 58–92. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2019.30.58>

Биота Витимского заповедника: структура биоты водных экосистем / А. Н. Матвеев, В. П. Самусенок, Н. А. Рожкова, Н. А. Бондаренко, Л. С. Кравцова, Н. Г. Шевелёва, З. В. Слугина, А. Л. Юрьев. Новосибирск : Гео, 2006. 255 с.

Бондаренко Н. А. Список планктонных водорослей Байкала с краткими очерками по их экологии. Новосибирск : Наука, 1995. С. 621–630.

Бондаренко Н. А. Фитопланктон горных озёр Восточной Сибири // Известия Самарского научного центра РАН. 2006. Т. 8, № 1. С. 176–190.

Бондаренко Н. А., Генкал С. И. О находке байкальских эндемичных водорослей в горных озёрах Забайкалья // Ботанический журнал. 2005. Т. 90, № 9. С. 1389–1401.

Бочка А. Б. Водоросли // Флора и фауна водоёмов и водотоков Баргузинского заповедника. Серия: Флора и фауна заповедников. М. : Изд-во комис. РАН по заповед. делу, 2000. Вып. 91. С. 8–123.

Влияние природных и антропогенных факторов на развитие удалённых озёр Восточной Сибири за последние 200 лет / А. П. Федотов, С. С. Воробьёва, Н. А. Бондаренко, И. В. Томберг, Н. А. Жученко, Н. П. Сезько, О. Г. Степанова, М. С. Мельгунов, В. Г. Иванов, Т. О. Железнякова, Н. И. Шабурова, Л. Г. Четкина // Геология и геофизика. 2016. Т. 57, №2. С. 394–410.

Габышев В. А. Водоросли планктона водоёмов бассейна р. Молодо (Россия, Якутия) // Гидробиологический журнал. 2008. Т. 44, № 3. С. 12–18.

Габышев В. А., Ремигайло П. А. Фитопланктон водоёмов бассейна р. Молодо (Якутия) // Сибирский экологический журнал. 2003. № 4. С. 423–426.

- Генкал С. И. О систематическом положении *Stephanodiscus dubius* var. *arcticus* Seczka // Биология внутренних вод : информ. бюл. Л., 1990. № 88. С. 28–32.
- Генкал С. И., Щур Л. А. Новые данные к флоре Bacillariophyta озера Ханка (Приморский край, Россия) // Альгология. 2000. Т. 10, № 3. С. 278–281.
- Генкал С. И., Бондаренко Н. А. Материалы к флоре водорослей (Centrophyceae, Bacillariophyta) некоторых озёр Прибайкалья и Забайкалья // Биология внутренних вод. 2001. № 1. С. 3–10.
- Генкал С. И., Бондаренко Н. А. Электронно-микроскопическое изучение Bacillariophyta планктона горных озёр бассейна р. Лены. I. Centrophyceae // Ботанический журнал. 2004. Т. 89, № 10. С. 52–60.
- Генкал С. И., Бондаренко Н. А. Диатомовые водоросли горных озёр Джергинского заповедника (Прибайкалье). I. Centrophyceae // Поволжский экологический журнал. 2011. № 2. С. 127–136.
- Генкал С. И., Поповская Г. И., Бондаренко Н. А. К морфологии и таксономии *Pliocostococcus costatus* (Log., Lupik., et Churs.) Flower, Ozornina et Kuzmina (Bacillariophyta) // Биология внутренних вод. 2001. № 2. С. 53–64.
- Генкал С. И., Поповская Г. И., Куликовский М. С. Новый для науки вид рода *Hantzschia* Patrick // Альгология. 2008. № 18. С. 328–336.
- Генкал С. И., Куликовский М. С., Кузнецова И. В. Современные пресноводные центрические водоросли России. Ярославль : Филигрань, 2020. 430 с.
- Гецен М. В. Водоросли // Флора и фауна водоёмов Европейской тундры (на примере Большеземельской тундры). Л. : Наука, 1978. С. 11–20.
- Гецен М. В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л. : Наука, 1985. 165 с.
- Голлербах М. М., Косинская Е. К., Полянский В. И. Определитель пресноводных водорослей СССР. М. : Наука, 1953. Вып. 2. 652 с.
- Гусев Е. С. К флоре чешуйчатых золотистых водорослей озера Фролиха (Северное Забайкалье) // Труды ИБВВ РАН. 2016. Вып. 76 (79). С. 25–30.
- Дедусенко-Щеглова Н. Т., Матвиенко А. М., Шкорбатов Л. А. Определитель пресноводных водорослей СССР. М.; Л. : Наука, 1959. Вып. 8 : Зелёные водоросли, класс вольвоксовые. 239 с.
- Дедусенко-Щеглова Н. Т., Голлербах М. М. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 5. Желтозелёные водоросли. М. ; Л. : Наука, 1962. 272 с.
- Диатомовые водоросли СССР. Л. : Наука, 1988. Т. 2. 116 с.
- Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. 2, вып. 2. СПб. : Наука, 1992. 125 с.
- Епова Н.А. Реликты широколиственных лесов в пихтовой тайге Хамар-Дабана // Известия Биолого-географического НИИ. Иркутск, 1956. Т. 16, вып. 1–4. С. 25–61.
- История озёр Севера Азии / В. А. Румянцев (ред.). СПб. : Наука, 1995. 288 с. (История озёр).
- Киселев И. А. Фитопланктон некоторых горных водоёмов Байкальского хребта // Труды Байкальской лимнол. станции. Т. 17. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1937. С. 53–69.
- Киселёв И. А. Методы исследования планктона // Жизнь пресных вод. М. ; Л., 1956. Т. 4, ч. 1. С. 140–416.
- Кожов М. М. Пресные воды Восточной Сибири. Иркутск : Иркут. обл. гос. изд-во, 1950. 367 с.
- Кожова О. М., Загоренко Г. Ф. Зимний фитопланктон озера Хубсугул // Природные условия и ресурсы Прихубсугуля / Содном Н., Лосев Н. П. (ред.). Иркутск ; Улан-Батор : Изд-во Иркут. у-нта, 1976. С. 158–161.
- Кожова О. М., Загоренко Г. Ф., Ладейщикова Е. Н. Особенности фитопланктона оз. Хубсугул в межгодовом и сезонном аспектах // Гидробиологический журнал. 1977. Т. 13, № 5. С. 77–82.
- Комулайнен С. Ф., Чекрыжева Т. А., Вислянская И. Г. Альгофлора озёр и рек Карелии. Таксономический состав и экология. Петрозаводск : Карел. НЦ РАН, 2006. 81 с.
- Коршиков О. А. Визначник прісноводних водоростей УРСР. V. Protococcineae. Киев : Вид-во АН УРСР, 1953. 449 с.

Кузьмин Г. В. Видовой состав фитопланктона водоёмов зоны затопления Колымской ГЭС. Магадан : Ин-т биол. проблем Севера ДВНЦ АН, 1985. 41 с.

Кузьмина А. Е., Игнатова Н. В., Мизандронцев И. Б. Видовой состав и эколого-географическая характеристика диатомовых водорослей озера Фролиха // Труды международного симпозиума «Живые клетки диатомовых». Иркутск, 2004. С. 55.

Кузьмина А. Е., Игнатова Н. В., Мизандронцев И. Б. Виды рода *Aulacoseira* Thwaites из осадков озера Фролиха // Морфология, систематика, онтогенез, экология и биогеография диатомовых водорослей : тез. докл. IX шк. диатомологов России и стран СНГ. Борок, 13–16 сентября 2005 г. Борок, 2005. С. 16.

Ледовые обитатели озёр Байкальской рифтовой зоны / Н. А. Бондаренко, О. И. Белых, И. В. Томберг, С. И. Генкал, И. В. Тихонова, Н. Ф. Логачева, В. Н. Александров, О. А. Тимошкин // Мат-лы IV конференции геокриологов России. М. : Унив. кн., 2011. Т. 3. С. 316–323.

Логинова Л. П., Лупикина Е. Г., Хурсевич Г. К. Эволюционное изменение некоторых видов рода *Cyclostephanos* Round в течение плиоцена – голоцена // Новые и малоизвестные виды ископаемых животных и растений Белоруссии. Минск : Наука и техника, 1986. С. 135–142.

Макарова И. В., Пичкилы Л. О. К некоторым вопросам методики вычисления биомассы фитопланктона // Бот. журнал. 1970. Т. 55, № 10. С. 1488–1493.

Матвиенко А. М. Определитель пресноводных водорослей СССР. М. : Сов. наука, 1954. Вып. 3 : Золотистые водоросли. 188 с.

Матвієнко О. М., Литвієнко Р. М. Визначник прісноводних водоростей Української РСР : III. Ч. 2. Пірофітові водорості – Pyrophyta. Київ : Наукова Думка, 1977. 385 с.

Новые и интересные диатомовые водоросли в планктоне озера Хубсугул. I. Centrophyceae / С. И. Генкал, Г. И. Поповская, О. И. Белых, А. Д. Фирсова // Биология внутренних вод. 2005. № 4. С. 3–8.

Оболкина Л. А. Планктонные инфузории озера Байкал. Новосибирск : Наука, 2015. 231 с.

Оглы З. П. Видовое разнообразие и структура фитопланктона горных озёр Большое и Малое Леприндо (Северное Забайкалье) // Видовая структура гидробиоценозов озёр и рек горных территорий. Новосибирск : Изд-во РАН, 1998. С. 21–57.

О находке криофильного сообщества в озере Байкал / Л. А. Оболкина, Н. А. Бондаренко, Л. Ф. Дорошенко, Л. А. Горбунова, О. А. Моложавая // Доклады Российской академии наук. 2000. Т. 371, № 6. С. 815–817.

О планктоне оз. Хубсугул (Косогол) / М. М. Кожов, Н. Л. Антипова, Г. М. Васильева, Е. П. Николаева // Лимнологические исследования Байкала и некоторых озёр Монголии. М. : Наука, 1965. С. 181–190.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. Диатомовые водоросли / М. М. Забелина, И. А. Киселев, А. И. Прошкина-Лавренко, В. С. Шешукова. М. : Сов. наука, 1951. 399 с.

Особенности структуры экосистем озёр Крайнего Севера. СПб. : Наука, 1994. 260 с.

Паламарь-Мордвинцева Г. М. Десмидиевые водоросли Украинской ССР. Киев : Наукова Думка, 1982. 237 с.

Помазкина Г. В. Фитопланктон озёр Баргузинской котловины // Озёра Баргузинской котловины. Новосибирск : Наука, 1986. С. 78–85.

Помазкина Г. В. Фитопланктон озёр Восточной Сибири // Альгология. 1992. Т. 2, № 1. С. 61–65.

Поповская Г. И. Фитопланктон Грамнинских озёр // Грамнинские озёра в зоне влияния трассы БАМ. Новосибирск : Наука, 1980. С. 53–62.

Поповская Г. И. Фитопланктон Ангаро-Кичерского региона // Озёра Прибайкальского участка зоны БАМ. Новосибирск : Наука, 1981. С. 123–139.

Ремигайло П. А., Габышев В. А. Таксономическая структура и видовое разнообразие фитопланктона верховьев реки Алдан (Якутия) // Сибирский экологический журнал. 2001. № 4. С. 385–387.

Русанов В. В. Современное состояние гидробиоценоза озера Орон // Тезисы докладов VIII съезда Гидробиологического общества РАН. Калининград, 16–23 сент. 2001 г. Калининград, 2001. Т. 1. С. 263–264.

Скабичевский А. П. О фитопланктоне и кремнеземках озера Фролихи (Забайкалье) // Труды Иркутского университета. 1953а. Т. 7, № 1–2. С. 49–72.

Скабичевский А. П. Об образовании спор у *Melosira islandica* O. Mull. // Доклады Академии наук СССР, 1953б. Т. 92, № 3. С. 671–674.

Скабичевский А. П. Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР: систематика, экология и распространение. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1960. 349 с.

Споры видов *Aulacoseira* (Bacillariophyta) из современных водоёмов и отложений разного возраста / Е. В. Лихошвай, М. В. Усольцева, Г. И. Поповская, С. С. Воробьева, Т. В. Никулина // Ботанический журнал. 2004. Т. 89, № 1. 60–71.

Стенина А. С. Первые сведения о пресноводной флоре диатомовых водорослей реки Кара (Полярный Урал) // Споровые растения Крайнего Севера России. Сыктывкар : УрО РАН, 1993. С. 12–22.

Толчин С. В., Зиновьев Е. А. Экологическая оценка оз. Орон (Витимский заповедник) // Тезисы докладов Всероссийской конференции. Томск, 14–16 нояб. 2001 г. Томск, 2001. С. 75–77.

Томиллов А. А. Материалы по гидробиологии некоторых глубоководных озёр Олекмо-Витимской горной страны // Труды Иркутского государственного университета им. А. А. Жданова. Серия биологическая. 1954. Т. 11. С. 1–86.

Трифонов И. С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л. : Наука, 1990. 182 с.

Царенко П. М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев : Наукова Думка, 1990. 208 с.

Шульга Е. Л. О зоопланктоне озера Орон // Труды Иркутского государственного университета. Иркутск : Иркут. кн. изд-во, 1953. Т. 7, вып. 1–2. С. 135–144.

Чечеткина Л. Г. Флористические находки в Становом нагорье (Восточная Сибирь) // Ботанический журнал. 1993. Т. 78, № 2. С. 125–126.

Ярушина М. И., Танаева Г. В., Ерёмкина Т. В. Флора водорослей водоёмов Челябинской области. Екатеринбург : УрО РАН, 2004. 307 с.

Abundance, biomass and size structure of the microbial assemblage in the high mountain lake Gossenköllesee (Tyrol, Austria) during the ice-free period / A. Wille, B. Sonntag, B. Sattler, R. Psenner // J. Limnol. 1999. Vol. 58, N 2. P. 117–126. <http://doi.org/10.4081/jlimnol.1999.117>

Bondarenko N. A., Sheveleva N. G., Domysheva V. M. Structure of plankton communities in Ilchir, an alpine lake in eastern Siberia // Limnol. 2002. N 3. P. 127–133. <http://doi.org/10.1007/s102010200015>

Eloranta P. *Melosira distans* var. *tenella* and *Eunotia zasuminensis*, two poorly known planktonic diatoms in Finnish lakes // Nord. J. Bot. 1986. Vol. 6, N 1. P. 99–103. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1986.tb00865.x>

Environmental features and dynamics of plankton communities in mountain glacial moraine lake (Baikal Lake basin, Russia) / E. Afonina, N. Tashlikova, A. Kuklin, G. Tsybekmitova // Nat. Conserv. Res. = Заповедная наука. 2020. Vol. 5, N 3. P. 23–36. <https://doi.org/10.24189/ncr.2020.025>

Genkal S. I., Bondarenko N. A. Are the Lake Baikal diatoms endemic? // Hydrobiologia. 2006. Vol. 568. P. 143–153. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0321-y>

Genkal S. I., Bondarenko N. A. *Cyclotella melnikiae* sp. nov., a new diatom from the mountain lakes of Pribaikalie, Russia // Diatom Res. 2010. Vol. 25, N 2. P. 281–291. <https://doi.org/10.1080/0269249X.2010.9705850>

Genkal S. I., Bondarenko N. A. A noteworthy finding of *Cyclotella vorticosa* (Bacillariophyta) in East Siberia // Novosti sistematiki nizshikh rastenii. 2011. Vol. 45. P. 27–31. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2011.45.27>

Gusev E. S., Kulikovskiy M. S. A new species of the genus *Mallomonas* (Chryso-phyceae: Synurales), *Mallomonas kuzminii* sp. nov., from lake Frolikha (Russia, Baikal region) // Phytotaxa. 2013. Vol. 155, N 1. P. 66–70. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.155.1.6>

Highly active microbial communities in the ice and snow cover of high mountain lakes / M. Felip, B. Sattler, R. Psenner, J. Catalan // Appl. Env. Microbiol. 1995. Vol. 61, N 6. P. 2394–2401. <https://doi.org/10.1128/AEM.61.6.2394-2401.1995>

Hindak F., Zagorenko G. F. Contribution to the knowledge of the species composition of summer phytoplankton of Lake Hubsugul, Mongolia // Folia Geobot. Phytotax. 1992. Vol. 27. P. 419–439. <https://www.jstor.org/stable/25130309>

Johanson C. Attached algal vegetation in running waters of Jaemtland, Sweden. Acta Phytogeogr. Suec. 1982. N 71. P. 1–80.

Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota. 1. Chlorococcales. Bd. 19/1 Süßwasserflora von Mitteleuropa. Heidelberg; Berlin: Spektrum Akad. Verl., 1998. 548 p.

Kozhova O. M., Izmet'seva L. R., Erbaeva E. A. A review of the hydrobiology of Lake Khubsugul (Mongolia) // Hydrobiologia. 1994. Vol. 291. P. 11–19.

Marchetto A. The study of high mountain lakes in the activity of the Istituto Italiano di Idrobiologia // J. Limnol. 1998. Vol. 57. P. 1–10.

Orlik K. Ecology of mixotrophic flagellates with special reference to Chryso-phyceae in Danish lakes // Hydrobiologia. 1998. Vol. 369–370. P. 329–338. <https://doi.org/10.1023/A:1017045809572>

Phylogenetic position of the diatom genus *Geissleria* Lange-Bertalot & Metzeltin and description of two new species from Siberian mountain lakes / M. Kulikovskiy, E. Gusev, S. Andreeva, N. Annenkova // Phytotaxa. 2014. Vol. 177, N 5. P. 249–260. <http://doi.org/10.11646/phytotaxa.177.5>

Phytoplankton in Quebec lakes: variation with lake morphometry, and with natural and anthropogenic acidification / B. Pinel-Alloul, G. Methot, G. Verrault, Y. Vigneault // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1990. Vol. 47. P. 1047–1057. <https://doi.org/10.1139/f90-120>

Phytoplankton in three Tatra Mountain lakes of different acidification status / J. Fott, M. Blazo, E. Stuchlík, O. Strunecký // J. Limnol. 1999. N 58. P. 107–116.

Pliocaenicus taxa in modern and fossil material mainly from Eastern Russia / R. J. Flower, S. P. Ozornina, A. E. Kuzmina, F. E. Round // Diatom Res. 1998. Vol. 13 N 1. P. 39–62. <https://doi.org/10.1080/0269249X.1998.9705434>

Primary producers / V. Alexander, D. W. Stanley, R. I. Daley, C. P. McRoy // Limnology of tundra ponds, Barrow, Alaska / J. E. Hobbie (ed.). US/IBP Synthesis Ser. Vol. 13. Dowden; Stroudsburg, 1980. P. 179–250. <https://doi.org/10.1575/1912/53>

Pugnetti A., Bettinetti R. Biomass and species structure of the phytoplankton of an high mountain lake (Lake Paione Superiore, Central Alps, Italy) // J. Limnol. 1999. Vol. 58 (2). P. 127–130.

Remote mountain lakes of Eastern Siberia: a pattern of ecologically pure non-industrialised water-bodies / N. A. Bondarenko, N. G. Sheveleva, N. A. Rozhkova, A. N. Matveev, V. P. Samusenok, A. I. Vokin, A. L. Yuriev // Environ. Earth Sci. 2017. Vol. 76: 378. <https://doi.org/10.1007/s12665-017-6708-4>

Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. The Diatoms. Biology and Morphology of the Genera. Cambridge University Press, 1990. 747 p.

Seasonal dynamics and phytoplankton diversity in high mountain lakes (Jöri lakes, Swiss Alps) / B. Hinder, M. Gabathuler, B. Steiner, K. Hanselmann, H. R. Preisig // J. Limnol. 1999. Vol. 59. P. 152–161. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.1999.152>

Seasonal ecosystem variability in remote mountain lakes: implications for detecting climatic signals in sediment records / J. Catalan, M. Ventura, A. Brancelj, I. Granados, H. Thies, U. Nickus, A. Korhola, A. F. Lotter, A. Barbieri, E. Stuchlík, L. Lien, P. Bitušík, T. Buchaca, L. Camarero, G. H. Goudsmit, J. Kopáček, G. Lemcke, D. M. Livingstone, B. Mül-

ler, M. Rautio, M. Šiško, S. Sorvari, F. Šporka, O. Strunecký, M. Toro // J. Paleolimn. 2002. N 28. P. 25–46. <https://doi.org/10.1023/A:1020315817235>

Size-related photosynthetic characteristics of phytoplankton during periods of seasonal mixing and stratification in an oligotrophic multibasin lake system / J. Frenette, S. Demers, L. Legendre, M. Boule // J. Plankton Res. 1996. Vol. 18, N 1. P. 45–61. <https://doi.org/10.1093/plankt/18.1.45>

Sørensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons // Biologiske Skrifter. 1948. N 5. P. 1–34.

Spaulding S.A., Ward J.V., Baron J. Winter phytoplankton dynamics in a subalpine lake, Colorado, U.S.A. // Arch. Hydrobiol. 1993. Vol. 129, N 2. P. 179–198. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/129/1993/179>

Starmach K. Chrysophyceae-zlotowiciowce oraz wiciowce bezbarwne – zooflagellata wolnozyjace // Flora slodkowodna Polski, Bd. 5. Warszawa : Panstwowe wydaw. naukowe, 1968. 598 p.

Starmach K. Chrysophyceae und Haptophyceae. Subwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 1. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1985. 515 p.

The under-ice and bottom periods in the life cycle of *Aulacoseira baicalensis*, a principal Lake Baikal alga / N. A. Bondarenko, O. A. Timoshkin, P. Roepstorf, N. G. Melnik // Hydrobiologia. 2006. N 568, P. 107–109. <http://doi.org/10.1007/s10750-006-0325-7>

Tolotti M. Phytoplankton and littoral epilithic diatoms in high mountain lakes of the Adamello-Brenta Regional Park (Trentino, Italy) and their relation to trophic status and acidification risk // J. Limnol. 2001. Vol. 60, N 2. P. 171–188. <http://doi.org/10.4081/jlimnol.2001.1.171>

Uehlinger U., Bloesch J. Primary production of different phytoplankton size classes in an oligo-mesotrophic Swiss lake // Arch. Hydrobiol. 1989. Vol. 116, № 1. P. 1–21.

Phytoplankton of the Alpine Lakes Located Westward and Eastward of Lake Baikal: A Review

N. A. Bondarenko

Limnological Institute SB RAS, Irkutsk, Russian Federation

Abstract. A brief description of phytoplankton in the alpine lakes located westward and eastward Lake Baikal within the Baikalian rift zone is given. These lakes are mostly virgin so they could be used as a pure background with almost absence of the anthropogenic activity. In each lake, its peculiar algoflora was formed reflecting climatic, landscape, lake's basin shape, and drainage area conditions. The phytoplankton were mainly consisted of green, chrysophyte, and diatom algae. The species and subspecies diversity was found in a low number of genera not in all one. The baikalian endemic diatoms *A. baicalensis* (K. Meyer) Sim., *Cyclotella baicalensis*, *C. minuta*, *Stephanodiscus meyeri*, and spore-forming *A. islandica* (this form of the alga is known to dwell in the lake Khanka and the river Amur, Far East, only), as well as dinoflagellate *Gymnodinium baicalense* var. *minor*, have been found there. In most lakes, the relict alga *Pliocenicus costatus*, wide-spread in ancient times from Europe to the Kamchatka peninsula, has been observed also. Sets of the dominant species were monodominant. On number and biomass, diatoms were dominant in 59% of the lakes, blue-green algae and chrysophytes in 15%, green algae in 9%, and dinophytes in 2%. The biomasses varied mainly 50 to 100 mg·m⁻³, sometimes during the open water period 300 to 600 mg·m⁻³ and 800 mg·m⁻³ in shallows. The phytoplankton exhibited three peaks in their seasonal development and autumn one was maximal. The composition and development of the phytoplankton in the alpine lakes within the Baikalian rift zone testify to their virgin states without acidification.

Keywords: phytoplankton, alpine lakes, relicts, Baikalian endemics.

For citation: Bondarenko N.A. Phytoplankton of the Alpine Lakes Located Westward and Eastward of Lake Baikal: A Review. *The Bulletin of Irkutsk State University. Series Biology. Ecology*, 2021, vol. 38, pp. 57-102. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2021.38.57> (in Russian)

References

Antipova N.L., Shulga E.L. Nekotorye dannye o planktone ozer Bolshoe Leprindo i Leprindokan v podlednyi period [Some data on plankton of lakes Bolshoe Leprindo and Leprindokan within underice period]. *Sbornik kratkikh soobshchenii i dokladov o nauchnoi rabote po biologii i pochvovedeniyu. Pril. k otchetu o nauch.-issl. rabote za 1962 g.* [Short commun. on biol. and soil sci. researches in 1962]. Irkutsk, East-Siberian Publ., 1964, pp. 3-5. (in Russian)

Boichenko V.S., Baskakov V.V., Krasnopevtseva A.S., Ermakova O.D., Karbainov Yu.M., Shtil'mark F.R., Syroechkovskii E.E., Rogacheva E.V. *Baikalskii zapovednik* [Baikal State Reserve. (Reserves of Russia Ser. Reserves of Siberia II)]. Moscow, Logata Publ., 2000, pp. 191-204. (in Russian)

Barinova S.S., Medvedeva L.A. *Atlas vodoroslei-indikatorov saprobnosti (rossiiskii Dal'nii Vostok)* [Guide of algae – indicators of water saprobity (Russian Far East)]. Vladivostok, Dalnauka Publ., 1996, 364 p. (in Russian)

Barinova S.S., Medvedeva L.A., Anisimova O.V. *Bioraznoobrazie vodoroslei – indikatorov okruzhayushchei sredy* [Biodiversity of algae used to monitor environmental conditions]. Tel Aviv, PiliesStudio Publ., 2006, 498 p. (in Russian)

Matveev A.N., Samusenok V.P., Yur'ev A.L., Vokin A.I., Bondarenko N.A., Rozhkova N.A., Sitnikova T.Ya., Erbaeva E.A., Misharina E.A., Arov I.V., Tarakanova K.V., Alekseev S.S. Bioraznoobrazie i struktura bioty ozera Frolikha (Severnyi Baikal, Vostochnaya Sibir) [Biodiversity and Biotic Structure of Lake Frolikha (Northern Baikal Region, East Siberia)]. *Bul. Irkutsk St. Univ. Ser. Biol. Ekol.*, 2019, vol. 30, pp. 58-92. (in Russian) <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2019.30.58>

Matveev A.N., Samusenok V.P., Rozhkova N.A., Bondarenko N.A., Kravtsova L.S., Sheveleva N.G., Slugina Z.V., Yur'ev A.L. *Biota Vitimskogo zapovednika: struktura bioty vodnykh ekosistem* [Biota of Vitim Reserve: structure of biota of hydrosystems]. Novosibirsk, Geo Publ., 2006, 255 p. (in Russian)

Bondarenko N.A. Spisok planktonnykh vodoroslei Baikala [List of planktonic algae of Baikal]. *Atlas i opredelitel' pelagobiontov Baikala s kratkimi ocherkami po ikh ekologii* [Guide ant key to pelagobionts of Baikal with short ecological essays]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1995, pp. 621-630. (in Russian)

Bondarenko N.A. Fitoplankton gornyykh ozer Vostochnoi Sibiri [Phytoplankton of mountain lakes of East Siberia]. *Bul. Samara SC RAS*, 2006, vol. 8, no. 1, pp. 176-190. (in Russian)

Bondarenko N.A., Genkal S.I. O nakhodke baikalskikh endemichnykh vodoroslei v gornyykh ozerakh Zabaikal'ya [To finding the endemic baikalian algae in mountain lakes of Transbaikalia]. *Botanicheskii zhurnal*, 2005, vol. 90, no. 9, pp. 1389-1401. (in Russian)

Bochka A.B. Vodorosli [Algae]. *Flora i fauna vodoemov i vodotokov Barguzinskogo zapovednika. Seriya: Flora i fauna zapovednikov* [Flora and fauna of waterbodies of Barguzin State Reserve: Flora and Fauna of Reserves Ser.]. Moscow, Comis. RAS on Reservation Publ., 2000, vol. 91, pp. 8-123. (in Russian)

Fedotov A.P., Vorob'eva S.S., Bondarenko N.A., Tomberg I.V., Zhuchenko N.A., Sez'ko N.P., Stepanova O. G., Mel'gunov M.S., Ivanov V.G., Zheleznyakova T.O., Shaburova N.I., Chechetkina L.G. Vliyanie prirodnykh i antropogennykh faktorov na razvitie udalennykh ozer Vostochnoi Sibiri za poslenie 200 let [Influence of natural and anthropogenic factors on development of remote lakes of Eastern Siberia in last 100 years]. *Russ. Geol. Geophys.*, 2016, vol. 57, no. 2, pp. 394-410. (in Russian)

Gabyshev V.A. Vodorosli planktona vodoemov basseina r. Molodo (Rossiya, Yakutiya) [Algae in plankton of waterbodies in Molodo River basin (Russia, Yakutia)]. *Hydrobiol. J.*, 2008, vol. 44, no. 3, pp. 12-18. (in Russian)

Gabyshev V.A., Remigailo P.A. Fitoplankton vodoemov basseina r. Molodo (Yakutiya) [Phytoplankton of waterbodies in Molodo River basin (Yakutia)]. *Contemp. Probl. Ecol.*, 2003, no. 4, pp. 423-426. (in Russian)

Genkal S.I. O sistematicheskom polozhenii *Stephanodiscus dubius* var. *arcticus* Seczkina [On systematic state of *Stephanodiscus dubius* var. *arcticus* Seczkina]. *Inland Water Biology*, 1990, no. 88, pp. 28-32. (in Russian)

Genkal S.I., Shchur L.A. Novye dannye k flore Bacillariophyta ozera Khanka [New data on Bacillariophyta in Lake Khanka (Primorsky Region, Russia)]. *Algologia*, 2000, vol. 10, no. 3, pp. 278-281. (in Russian)

Genkal S.I., Bondarenko N.A. Materialy k flore vodoroslei (Centrophyceae, Bacillariophyta) nekotorykh ozer Pribaikaliya i Zabaikaliya [Materials to algae flora (Centrophyceae, Bacillariophyta) of some lakes in Baikal region]. *Inland Water Biol.*, 2001, no. 1, pp. 3-10. (in Russian)

Genkal S. I., Bondarenko N. A. Elektronno-mikroskopicheskoe izuchenie Bacillariophyta planktona gornyykh ozer basseina r. Leny. I. Centrophyceae [Electron microscopic research of planktonic Bacillariophyta from mountain lakes of Lena River basin. I. Centrophyceae]. *Botanicheskii zhurnal*, 2004, vol. 89, no. 10, pp. 52-60. (in Russian)

Genkal S.I., Bondarenko N.A. Diatomovye vodorosli gornyykh ozer Dzherginskogo zapovednika (Pribaikalie). 1. Centrophyceae [Diatom algae of mountain lakes of Dzherginsky State Reserve (Transbaikalia). 1. Centrophyceae]. *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal/Biology Bulletin*, 2011, no. 2, pp. 127-136. (in Russian)

Genkal S.I., Popovskaya G.I., Bondarenko N.A. K morfologii i taksonomii *Pliocaeenicus costatus* (Log., Lupik., et Churs.) Flower, Ozornina et Kuzmina (Bacillariophyta) [To morphology and taxonomy of *Pliocaeenicus costatus* (Log., Lupik., et Churs.) Flower, Ozornina et Kuzmina (Bacillariophyta)]. *Inland Water Biol.*, 2001, no. 2, pp. 53-64. (in Russian)

Genkal S.I., Popovskaya G.I., Kulikovskii M.S. Novyi dlya nauki vid roda *Hannaea* Patrick [The new species from genera *Hannaea* Patrick]. *Algologia*, 2008, no. 18, pp. 328-336. (in Russian)

Genkal S.I., Kulikovskii M.S., Kuznetsova I.V. *Sovremennyye presnovodnyye tsentricheskyye vodorosli Rossii* [Recent freshwater algae of Russia]. Yaroslavl, Filigran Publ., 2020, 430 p. (in Russian)

Getsen M.V. Vodorosli [Algae]. *Flora i fauna vodoemov Evropeiskogo Severa (na primere Bol'shezemel'skoi tundry)* [Flora and fauna of waterbodies of Far North (with example of Bol'shezemel'skaya tundra)]. St.-Petersb., Nauka Publ., 1978, pp. 11-20. (in Russian)

Getsen M.V. *Vodorosli v ekosistemakh Krainego Severa* [Algae in ecosystems of Far North]. St.-Petersb., Nauka Publ., 1985, 165 p. (in Russian)

Gollerbakh M.M., Kosinskaya E.K., Polyanskii V.I. *Opredelitel presnovodnykh vodoroslei SSSR. Vyp. 2* [Key to freshwater algae of USSR. Vol. 2]. Moscow, Nauka Publ., 1953, 652 p. (in Russian)

Gusev E.S. K flore cheshuichatykh zolotistykh vodoroslei ozera Frolikha (Severnoe Zabaikal'e) [To flora of scaly chrysophit algae of lake Frolikha]. *Trudy IBVV RAN* [Proc. Inst. Inland Waters]. 2016, vol. 76 (79), pp. 25-30. (in Russian)

Dedusenko-Shcheglova N.T., Matvienko A.M., Shkorbatov L.A. *Opredelitel' presnovodnykh vodoroslei SSSR. Vyp. 8. Zelenyye vodorosli, klass vol'voksovye*. [Key to freshwater algae of USSR. Vol. 8. Green algae, Volvocales]. Moscow, St-Petersb., Nauka Publ., 1959. 239 p. (in Russian)

Dedusenko-Shcheglova N.T., Gollerbakh M.M. *Opredelitel' presnovodnykh vodoroslei SSSR. Vyp. 5. Zheltozelenyye vodorosli* [Key to freshwater algae of the USSR. Vol. 5. Chrysophyta]. Moscow-St.-Petersb., Nauka Publ., 1962. 272 p. (in Russian)

Diatomovyye vodorosli SSSR [Diatoms of the USSR]. St.-Petersb., Nauka Publ., 1988, vol. 2. 116 p. (in Russian)

Diatomovye vodorosli SSSR (iskopaemye i sovremennye) [Diatoms of the USSR (extant and extinct). Vol. II, is. 2]. St.-Petersb., Nauka Publ., 1992, 125 p. (in Russian)

Epova N.A. Relikty shirokolistvennykh lesov v pikhtovoi taige Khamar-Dabana [Relicts of broad-leaved forests in fir taiga of Khamar-Daban Ridge]. *Izvestia Biol.-geograf. NII* [Bull. Biol.-Geogr. Inst. ISU]. Irkutsk, Irkutsk St. Univ. Publ., 1956, vol. 16, is. 1-4, pp. 25-61. (in Russian)

Istoriya ozer Severa Azii [The history of lakes of Northern Asia. (History of lakes Ser.)]. V.A. Rumyantsev (ed.). St. Petersburg, Nauka Publ., 1995, 288 p. (in Russian)

Kiselev I.A. Metody issledovaniya planktona [Plankton investigation methods]. *Zhizn presnykh vod* [Life in fresh waters]. Moscow – St.-Petersb., AS USSR Publ., 1956, vol. 4, pt. 1, pp. 140-416. (in Russian)

Kiselev I.A. Fitoplankton nekotorykh gornyykh vodoemov Baikalskogo khrebra [Phytoplankton of some mountain water bodies of Baikalian Ridge]. *Trudy Baikalskoi limnol. Stantsii* [Proc. Baikal Limnol. Station]. Vol. 17. Moscow, St.-Petersb. AS USSR Publ., 1937, pp. 53-69. (in Russian)

Kozhov M.M. *Presnye vody Vostochnoi Sibiri* [Fresh Waters of East Siberia]. Irkutsk, Irkutsk Reg. St. Publ., 1950, 367 p. (in Russian)

Kozhova O.M., Zagorenko G.F. Zimniy fitoplankton ozera Khubsugul [Winter phytoplankton of Lake Khovsgol]. *Prirodnye usloviya i resursy Prikhubsuguliya* [Natural resources of Khovsgol territory]. Sodnom N., Losev N.P. (Eds.). Irkutsk, Ulaan-Baatar, Irkutsk St. Univ. Publ., 1976, pp. 158-161. (in Russian)

Kozhova O.M., Zagorenko G.F., Ladeishchikova E.N. Osobennosti fitoplanktona oz. Khubsugul v mezhgodovom i sezonnom aspektakh [Features of phytoplankton of Lake Khovsgol in annual and seasonal aspects]. *Hydrobiol. J.*, 1977, vol. 13, no. 5, pp. 77-82. (in Russian)

Komulainen S.F., Chekryzheva T.A., Vislyanskaya I.G. *Algoflora ozer i rek Karelii. Taksonomicheskii sostav i ekologiya* [Algoflora of lakes and rivers of Karelia. Taxonomic content and ecology]. Petrozavodsk, Karelian SC RAS Publ., 2006. 81 p. (in Russian)

Korshikov O.A. *Viznachnik prisnovodnykh vodorostei URSS. V. Protococcineae* [Key to freshwater algae of Ukrainian SSR. V. Protococcineae]. Kiyv, AS USSR, 1953, 449 p. (in Ukrainian)

Kuz'min G.V. *Vidovoi sostav fitoplanktona vodoemov zony zatopeniya Kolym'skoi GES* [Species content of phytoplankton in the submersion zone of Kolyma HEPS]. Magadan, Inst. Biol. Problems of the North FEB AS USSR Publ., 1985, 41 p. (in Russian)

Kuz'mina A.E., Ignatova N.V., Mizandrontsev I.B. Vidovoi sostav i ekologo-geograficheskaya kharakteristika diatomovykh vodoroslei ozera Frolikha [Species content and ecological and geographical characteristics of diatoms of lake Frolikha]. *Trudy mezhd. simposiuma Zhivye kletki diatomovykh* [Live cells of diatoms: Proc. Int. Symp. Irkutsk, Russia]. Irkutsk, 2004, p. 55. (in Russian)

Kuz'mina A.E., Ignatova N.V., Mizandrontsev I.B. Vidy roda Aulacoseira Thwaites iz osadkov ozera Frolikha [Species of genera Aulacoseira Thwaites from deposits of lake Frolikha]. *IX shkola diatomologov Rossii i stran SNG Morfologiya, sistematika, ontogenez, ekologiya i biogeografiya diatomovykh vodoroslei: tez. dokl.* [Morphology, systematics, ontogenesis, ecology and biogeography of diatom algae: Abstr. IX School of Diatomologists of Russia and CIS countries. Borok, Russia]. Borok, 2005, p. 16. (in Russian)

Bondarenko N.A., Belykh O.I., Tomberg I.V., Genkal S.I., Tikhonova I.V., Logacheva N.F., Aleksandrov V.N., Timoshkin O.A. Ledovye obitateli ozer Baikalskoi riftovoi zony [Ice dwellers of lakes in Baikal Rift Zone]. *IV Sci. Conf. by Geocriologists of Russia: Proc.* Moscow, Universitetskaya kniga Publ., 2011, vol. 3, pp. 316-323. (in Russian)

Loginova L.P., Lupikina E.G., Khursevich G.K. Evolyutsionnoe izmenenie nekotorykh vidov roda Cyclostephanos Round v techenie plitsena – golotsena [Evolutional changes of some species from genera Cyclostephanos Round in Pliocene-Holocene]. *Novye i maloizvestnye vidy iskopaemykh zhivotnykh i rastenii Belorussii* [New and little known species of fossil animals and plants in Belorussia]. Minsk, Nauka i Tekhnika Publ., 1986, pp. 135-142. (in Russian)

Makarova I.V., Pichkily L.O. К некотorym voprosam metodiki vychisleniya biomassy fitoplanktona [To some problems of estimation of phytoplankton biomass]. *Bot. zhurnal.*, 1970, vol. 55, no. 10, pp. 1488-1493. (in Russian)

Matvienko A.M. *Opredelitel' presnovodnykh vodoroslei SSSR*. 3. Zolotistye vodorosli [Key to freshwater algae of USSR. 3. Cbrysohyta]. Moscow, Sovetskaya Nauka Publ., 1954, 188 p. (in Russian)

Matvienko O.M., Litvinenko R.M. *Viznachnik prisnovodnykh vodorostei Ukrains'koi RSR: III. Ch. 2. Pirofitovi vodorosti – Pyrrophyta* [Key to freshwater algae of Ukrainian SSR: III. P. 2. Pyrrophyts – Pyrrophyta]. Kiiv, Naukova Dumka Publ., 1977, 385 p. (in Ukrainian)

Genkal S.I., Popovskaya G.I., Belykh O.I., Firsova A.D. Novye i interesnye diatomovye vodorosli v planktone ozera Khubsugul. I. Centrophyceae [New and interest diatoms from plankton of Lake Khovsgol I. Centrophyceae]. *Inland Water Biol.*, 2005, no. 4, pp. 3-8. (in Russian)

Obolkina L.A. *Planktonnye infuzorii ozera Baikal* [Planktonic infusories of Lake Baikal]. Novosibirsk, Nauka Publ., 2015, 231 p.

Ogly Z.P. Vidovoe raznoobrazie i struktura fitoplanktona gornykh ozer Bol'shoye i Maloye Leprindo (Severnoye Zabaikal'e) [Structure and diversity of phytoplankton in alpine lakes Bol'shoye and Maloye Leprindo (Northern Transbaikalia)]. *Vidovaya struktura gidrobiotsenozov ozer i rek gornykh territorii* [Structure of hydrobiocenoses of lakes and rivers on mountain territories]. Novosibirsk, RAS Publ., 1998, pp. 21-57. (in Russian)

Obolkina L.A., Bondarenko N.A., Doroshchenko L.F., Gorbunova L.A., Molozhavaya O.A. O nakhodke kriofil'nogo soobshchestva v ozere Baikal [To finding of cryophilic community in Baikal Lake]. *Doklady Rossiiskoi akademii nauk* [Doklady RAS], 2000, vol. 371, no. 6, pp. 815-817. (in Russian)

Kozhov M.M., Antipova N.L., Vasil'eva G.M., Nikolaeva E.P. O planktone oz. Khubsugul (Kosogol) [To plankton of Khovsgol Lake]. *Limnologicheskie issledovaniya Baikala i nekotorykh ozer Mongolii* [Limnological researches of Baikal Lake and some lakes of Mongolia]. Moscow, Nauka Publ., 1965, pp. 181-190. (in Russian)

Zabelina M.M., Kiselev I.A., Proshkina-Lavrenko A.I., Sheshukova V.S. *Opredelitel' presnovodnykh vodoroslei SSSR. Vyp. 4. Diatomovye vodorosli* [Key to freshwater algae of USSR. Vol. 4. Diatom algae]. Moscow, Sovetskaya Nauka Publ., 1951, 399 p. (in Russian)

Osobennosti struktury ekosistem ozer Krainego Severa [Structural features of ecosystems of lakes in Far North]. St. Petersburg, Nauka Publ., 1994. 260 p. (in Russian)

Palamar'-Mordvintseva G.M. *Desmidiyevye vodorosli Ukrainskoi SSR* [Desmidiaceae of Ukrainian SSR]. Kiiv, Naukova Dumka Publ., 1982, 237 p. (in Russian)

Pomazkina G.V. Fitoplankton ozer Barguzinskoi kotloviny [Phytoplankton of lakes of Barguzin Depression]. *Ozera Barguzinskoi kotloviny* [Lakes of Barguzin Depression]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1986, pp. 78-85. (in Russian)

Pomazkina G.V. Fitoplankton ozer Vostochnoi Sibiri [Phytoplankton of lakes of East Siberia]. *Al'gologiya*, 1992, vol. 2, no. 1, pp. 61-65. (in Russian)

Popovskaya G.I. Fitoplankton Gramninskikh ozer [Phytoplankton of Gramna lakes]. *Gramninskie ozera v zone vliyaniya trassy BAM* [Gramna lakes in zone of influence of the Baikal-Amur Railroad]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1980. pp. 53-62.

Popovskaya G.I. Fitoplankton Angaro-Kicherskogo regiona [Phytoplankton of Angara-Kichera Region] *Ozera Pribaikal'skogo uchastka zony BAM* [Lakes of prebaikalian part of Baikal-Amur Railroad]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1981, pp. 123-139. (in Russian)

Remigailo P.A., Gabyshev V.A. Taksonomicheskaya struktura i vidovoe raznoobrazie fitoplanktona verkhov'ev reki Aldan (Yakutiya) [Taxonomical structure and diversity of phytoplankton of Aldan River (Yakutiya)]. *Contemp. Probl. Ecol.*, 2001, no. 4, pp. 385-387. (in Russian)

Rusanov V.V. Sovremennoe sostoyanie gidrobiotsenozoz ozera Oron [Present state of the hydrobiocenosis of Oron Lake]. *Abstr. VIIIth Summ. Hydrobiol. Soc. RAS*, Kaliningrad, Russia. 2001, vol. 1, pp. 263-264. (in Russian)

Skabichevskii A.P. O fitoplanktone i kremnezemkakh ozera Frolikhii (Zabaikalie) [About the phytoplankton and diatoms in Frolikha Lake (Transbaikalia)]. *Trudy Irkutskogo universiteta* [Bul. Irkutsk St. Univ. Ser. Biol.], 1953a, vol. 7, no. 1-2, pp. 49-72. (in Russian)

Skabichevskii A.P. Ob obrazovanii spor u Melosira islandica O. Mull. [About spore formation in *Melosira islandica* O. Mull.]. *DAN SSSR* [Doklady Biological Sciences], 1953b, vol. 92, no. 3, pp. 671-674. (in Russian)

Skabichevskii A.P. *Planktonnye diatomovye vodorosli presnykh vod SSSR: sistematika, ekologiya i rasprostranenie* [Planktonic diatom algae of fresh water of USSR: systematics, ecology and distribution]. Moscow, Moscow St. Univ. Publ., 1960, 349 p. (in Russian)

Likhoshvai E.V., Usol'tseva M.V., Popovskaya G.I., Vorob'eva S.S., Nikulina T.V. Spory vidov *Aulacoseira* (Bacillariophyta) iz sovremennykh vodoemov i otlozhenii raznogo vozrasta [Spores by *Aulacoseira* (Bacillariophyta) species from present waterbodies and deposits of different ages]. *Botanicheskii Zhurnal*, 2004, vol. 89, no. 1, 60-71. (in Russian)

Stenina A.S. Pervye svedeniya o presnovodnoi flore diatomovykh vodoroslei reki Kara (Polyarnyi Ural) [First data on flora of diatoms in Kara River (Polar Urals)]. *Sporovye rasteniya Krainego Severa Rossii* [Spore plants of Far North of Russia]. Syktyvkar, UB RAS Publ., 1993, pp. 12-22. (in Russian)

Tolchin S.V., Zinov'ev E.A. Ekologicheskaya otsenka oz. Oron (Vitimskii zapovednik) [Ecological assesment of Oron lake (Vitim State Reserve)]. *All-Russ. Sci. Conf.: Proc.* Tomsk, Russia. Tomsk, 2001, pp. 75-77. (in Russian)

Tomilov A.A. Materialy po gidrobiologii nekotorykh glubokovodnykh ozer Olekmo-Vitimskoi gornoj strany [Materials to hydrobiology of deep-water lakes of Olyokma-Vitim mountain area]. *Trudy Irkutskogo gos. un-ta. Ser. biol.* [Bul. Irkutsk St. Univ. Ser. Biol.], 1954, vol. 11, pp. 1-86. (in Russian)

Trifonova I.S. *Ekologiya i suksessiya ozernogo fitoplanktona* [Ecology and sucsessions of lacustrine phytoplankton]. St.-Petersb., Nauka Publ., 1990, 182 p. (in Russian)

Tsarenko P.M. *Kratkii opredelitel' khlorokokkovykh vodoroslei Ukrainskoi SSR* [Brief guide to chlorococous algae of Ukrainian SSR]. Kiiv, Naukova Dumka Publ., 1990, 208 p. (in Russian)

Shul'ga E.L. O zooplanktone ozera Oron [About the zooplankton of Oron lake]. *Trudy Irkut. gos. un-ta* [Bul. Irkutsk St. Univ.]. Irkutsk, Irkutsk Book Publ., 1953. vol. 7, is. 1-2, pp. 135-144. (in Russian)

Chechetkina L.G. Floristicheskie nakhodki v Stanovom nagor'e (Vostochnaya Sibir') [Floristic findings in Stanovoe Uphill (East Siberia)]. *Botanicheskii Zhurnal*, 1993, vol. 78, no. 2, pp. 125-126. (in Russian)

Yarushina M.I., Tanaeva G.V., Eremkina T.V. *Flora vodoroslei vodoemov Chelyabinskoi oblasti* [Algae flora of Chelyabinsk Region]. Ekaterinburg, UB RAS Publ., 2004, 307 p. (in Russian)

Wille A., Sonntag B., Sattler B., Psenner R. Abundance, biomass and size structure of the microbial assemblage in the high mountain lake Gossenköllesee (Tyrol, Austria) during the ice-free period. *J. Limnol.*, 1999, vol. 58, no. 2, pp. 117-126. <http://doi.org/10.4081/jlimnol.1999.117>

Bondarenko N.A., Sheveleva N.G., Domysheva V.M. Structure of plankton communities in Ilchir, an alpine lake in eastern Siberia. *Limnol.*, 2002, no. 3, pp. 127-133. <http://doi.org/10.1007/s102010200015>

Afonina E., Tashlikova N., Kuklin A., Tsybekmitova G. Environmental features and dynamics of plankton communities in mountain glacial moraine lake (Baikal Lake basin, Russia). *Nat. Conserv. Res.*, 2020, vol. 5, no. 3, pp. 23-36. <https://doi.org/10.24189/ncr.2020.025>

Eloranta P. *Melosira distans* var. *tenella* and *Eunotia zasuminensis*, two poorly known planktonic diatoms in Finnish lakes. *Nord. J. Bot.*, 1986, vol. 6, no. 1, pp. 99-103. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1986.tb00865.x>

Genkal S.I., Bondarenko N.A. Are the Lake Baikal diatoms endemic? *Hydrobiologia*, 2006, vol.568, pp. 143-153. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0321-y>

Genkal S.I., Bondarenko N.A. *Cyclotella melnikiae* sp. nov., a new diatom from the mountain lakes of Pribaikalie, Russia. *Diatom Res.*, 2010, vol. 25, no. 2, pp. 281-291. <https://doi.org/10.1080/0269249X.2010.9705850>

Genkal S.I., Bondarenko N.A. A noteworthy finding of *Cyclotella vorticosa* (Bacillariophyta) in East Siberia. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*, 2011, vol. 45, pp. 27-31. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2011.45.27>

Gusev E.S., Kulikovskiy M.S. A new species of the genus *Mallomonas* (Chrysophyceae: Synurales), *Mallomonas kuzminii* sp. nov., from lake Frolikha (Russia, Baikal region). *Phytotaxa*, 2013, vol. 155, no. 1, pp. 66-70. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.155.1.6>

Felip M., Sattler B., Psenner R., Catalan J. Highly active microbial communities in the ice and snow cover of high mountain lakes. *Appl. Env. Microbiol.*, 1995, vol. 61, no. 6, pp. 2394-2401. <https://doi.org/10.1128/AEM.61.6.2394-2401.1995>

Hindak F., Zagorenko G.F. Contribution to the knowledge of the species composition of summer phytoplankton of Lake Hubsugul, Mongolia. *Folia Geobot. Phytotax.*, 1992, vol. 27, pp. 419-439. <https://www.jstor.org/stable/25130309>

Johanson C. Attached algal vegetation in running waters of Jaemtland, Sweden. *Acta Phytogeogr. Suec.*, 1982, no. 71, pp. 1-80.

Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota. 1. Chloococcales. Bd. 19/1 *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Heidelberg; Berlin: Spektrum Akad. Verl., 1998. 548 p.

Kozhova O.M., Izmet'eva L.R., Erbaeva E.A. A review of the hydrobiology of Lake Khubsugul (Mongolia). *Hydrobiologia*, 1994, vol. 291, pp. 11-19.

Marchetto A. The study of high mountain lakes in the activity of the Istituto Italiano di Idrobiologia. *J. Limnol.*, 1998, vol. 57, pp. 1-10.

Olrik K. Ecology of mixotrophic flagellates with special reference to Chrysophyceae in Danish lakes. *Hydrobiologia*, 1998, vol. 369-370, pp. 329-338. <https://doi.org/10.1023/A:1017045809572>

Kulikovskiy M., Gusev E., Andreeva S., Annenkova N. Phylogenetic position of the diatom genus *Geissleria* Lange-Bertalot & Metzeltin and description of two new species from Siberian mountain lakes. *Phytotaxa*, 2014, vol. 177, no. 5, pp. 249-260. <http://doi.org/10.11646/phytotaxa.177.5>

Pinel-Alloul B., Methot G., Verrault G., Vigneault Y. Phytoplankton in Quebec lakes: variation with lake morphometry, and with natural and anthropogenic acidification. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1990, vol. 47, pp. 1047-1057. <https://doi.org/10.1139/f90-120>

Fott J., Blazo M., Stuchlík E., Strunecký O. Phytoplankton in three Tatra Mountain lakes of different acidification status. *J. Limnol.*, 1999, no. 58, pp. 107-116.

Flower R.J., Ozornina S.P., Kuzmina A.E., Round F.E. *Pliocaenicus* taxa in modern and fossil material mainly from Eastern Russia. *Diatom Res.*, 1998, vol. 13, no. 1, pp. 39-62. <https://doi.org/10.1080/0269249X.1998.9705434>

Alexander V., Stanley D.W., Daley R.I., McRoy C.P. Primary producers. *Limnology of tundra ponds, Barrow, Alaska*. J. E Hobbie (Ed.). US/IBP Synthesis Ser. vol. 13. Dowden; Strondburg, 1980. pp. 179-250. <https://doi.org/10.1575/1912/53>

Pugnetti A., Bettinetti R. Biomass and species structure of the phytoplankton of an high mountain lake (Lake Paione Superiore, Central Alps, Italy). *J. Limnol.*, 1999, vol. 58 (2), pp. 127-130.

Bondarenko N.A., Sheveleva N.G., Rozhkova N.A., Matveev A.N., Samusenok V.P., Vokin A.I., Yuriev A.L. Remote mountain lakes of Eastern Siberia: a pattern of ecologically pure non-industrialised water-bodies. *Environ. Earth Sci.*, 2017, vol. 76, 378. <https://doi.org/10.1007/s12665-017-6708-4>

Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. *The Diatoms. Biology and Morphology of the Genera*. Cambridge University Press, 1990, 747 pp.

Hinder B., Gabathuler M., Steiner B., Hanselmann K., Preisig H.R. Seasonal dynamics and phytoplankton diversity in high mountain lakes (Jöri lakes, Swiss Alps). *J. Limnol.*, 1999, vol. 59, pp. 152-161. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.1999.152>

Catalan J., Ventura M., Brancelj A., Granados I., Thies H., Nickus U., Korhola A., Lotter A. F., Barbieri A., Stuchlík E., Lien L., Bitušík P., Buchaca T., Camarero L., Goudsmit G.H., Kopáček J., Lemcke G., Livingstone D.M., Müller B., Rautio M., Šiško M., Sorvari S., Šporka F., Strunecký O., Toro M. Seasonal ecosystem variability in remote mountain lakes: implications for detecting climatic signals in sediment records. *J. Paleolimn.*, 2002, no. 28, pp. 25-46. <https://doi.org/10.1023/A:1020315817235>

Frenette J., Demers S., Legendre L., Boule M. Size-related photosynthetic characteristics of phytoplankton during periods of seasonal mixing and stratification in an oligotrophic multibasin lake system. *J. Plankton Res.*, 1996, vol. 18, no. 1, pp. 45-61. <https://doi.org/10.1093/plankt/18.1.45>

Sørensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons. *Biologiske Skrifter*, 1948, no. 5, pp. 1-34.

Spaulding S.A., Ward J.V., Baron J. Winter phytoplankton dynamics in a subalpine lake, Colorado, U.S.A. *Arch. Hydrobiol.*, 1993, vol. 129, no. 2, pp. 179-198. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/129/1993/179>

Starmach K. Chrysophyceae-zlotowiciowce oraz wiciowce bezbarwne – zooflagellata wolnozyjace. *Flora sladkowodna Polski*, Bd. 5. Warszawa, Panstwowe wydaw. naukowe, 1968, 598 p.

Starmach K. Chrysophyceae und Haptophyceae. *Subwasserflora von Mitteleuropa*. Bd. 1. Jena: Gustav Fischer Verl., 1985. 515 p.

Bondarenko N.A., Timoshkin O.A., Roepstorf P., Melnik N.G. The under-ice and bottom periods in the life cycle of *Aulacoseira baicalensis*, a principal Lake Baikal alga. *Hydrobiologia*, 2006, no. 568, pp. 107-109. <http://doi.org/10.1007/s10750-006-0325-7>

Tolotti M. Phytoplankton and littoral epilithic diatoms in high mountain lakes of the Adamello-Brenta Regional Park (Trentino, Italy) and their relation to trophic status and acidification risk. *J. Limnol.*, 2001, vol. 60, no. 2, pp. 171-188. <http://doi.org/10.4081/jlimnol.2001.1.171>

Uehlinger U., Bloesch J. Primary production of different phytoplankton size classes in an oligo-mesotrophic Swiss lake. *Arch. Hydrobiol.*, 1989, vol. 116, no. 1, pp. 1-21.

Бондаренко Нина Александровна
доктор биологических наук,
главный научный сотрудник
Лимнологический институт СО РАН
Россия, 664033, г. Иркутск,
ул. Улан-Баторская, 3
e-mail: nina@lin.irk.ru

Bondarenko Nina Aleksandrovna
Doctor of Science (Biology), Chief Research
Scientist
Limnological Institute SB RAS
3, Ulan-Batorskaya st., Irkutsk, 664033,
Russian Federation
e-mail: nina@lin.irk.ru

Дата поступления: 28.4.2021

Received: April, 28, 2021