

На правах рукописи



**Бессудова Анна Юрьевна**

**ЧЕШУЙЧАТЫЕ ХРИЗОФИТОВЫЕ  
В РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЕМАХ ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ**

03.02.01 – Ботаника

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Томск – 2018

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Лимнологическом институте Сибирского отделения Российской академии наук.

**Научный руководитель:** доктор биологических наук, профессор  
**Лихошвай Елена Валентиновна**

**Официальные оппоненты:**

**Габышев Виктор Александрович**, доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения Российской академии наук, лаборатория флористики, геоботаники и мерзлотного лесоведения, ведущий научный сотрудник

**Митрофанова Елена Юрьевна**, кандидат биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт водных и экологических проблем Сибирского отделения Российской академии наук, лаборатория водной экологии, старший научный сотрудник

**Ведущая организация:**

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук

Защита состоится 06 сентября 2018 года в 14 час. 00 мин. на заседании диссертационного совета Д 212.267.09, созданного на базе федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет», по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36 (Главный корпус ТГУ, аудитория 224).

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке и на официальном сайте федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет» [www.tsu.ru](http://www.tsu.ru).

Материалы по защите диссертации размещены на официальном сайте ТГУ:  
<http://www.ams.tsu.ru/TSU/QualificationDep/co-searchers.nsf/newpublicationn/BessudovaAYu06092018.html>

Автореферат разослан «\_\_\_» июня 2018 года.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук,  
доцент



Симакова Анастасия Викторовна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность работы.** Чешуйчатый панцирь из биогенного кремнезема формируют хризофитовые класса Chrysophyceae Pascher из семейств Chromulinaceae Engler, Paraphysomonadaceae Preisig & Hibberd, Mallomonadaceae Diesing и Synuraceae Lemmermann, всего ок. 250 видов и внутривидовых таксонов [Kristiansen, Škaloud, 2017]. Наряду с диатомовыми водорослями, хризофитовые – важнейший компонент фитопланктона пресноводных экосистем, в северных водоемах со средней и низкой продуктивностью их доля может составлять 60–80 % от общей численности и 50–70 % от общей биомассы фитопланктона [Rautio *et al.*, 2011; Charvet, Vincent, Lovejoy, 2012]. Обнаружение в пробах клеток чешуйчатых хризофитовых затруднено, поскольку при фиксации их панцири распадаются на отдельные чешуйки и шипы, поэтому при оценке продуктивности водоема и видового разнообразия фитопланктона они часто остаются не учтенными. Определение видовой принадлежности этих организмов стало возможным с развитием методов сканирующей и трансмиссионной электронной микроскопии (СЭМ и ТЭМ). С их помощью выявляются детали тонкой структуры кремнистых чешуек и шипов, которые соотносятся с известными видами. Кремнистые элементы панциря сохраняют свою структуру и после разрушения клеток, захораниваясь в донных отложениях водоемов. Поэтому чешуйчатые хризофитовые являются актуальными объектами исследований не только биоразнообразия, их роли в экосистемах, но и в плане эволюции и палеорекоkonструкций.

Ранее с использованием методов СЭМ и ТЭМ в Восточной Сибири были изучены чешуйчатые хризофитовые Хантайского водохранилища и прилегающих к нему водоемов [Балонов, Кузьмина, 1986], оз. Байкал [Воробьева и др., 1992], водоемов на п-ве Таймыр [Duff, 1994; Kristiansen, Duwel, Wegeberg, 1997] и оз. Фролиха [Gusev, Kulikovskiy, 2013; Гусев, 2016]. Всего было определено 30 видов, 3 разновидности и 3 формы.

Для выявления региональных особенностей флоры чешуйчатых хризофитовых важно изучить разнотипные водоемы, в том числе – в сезонной динамике. Район исследований относится к Восточной Сибири и включает зоны смешения речных и морских вод, речных и озерных, крупнейшее пресноводное озеро, мелкие термокарстовые озера, а также озера, расположенные в самой холодной точке Северного полушария. Полученные в результате работы данные могут иметь не только фундаментальное, но и прикладное значение для мониторинга водоемов региона.

**Цель работы:** Определение флоры, экологии и морфологии чешуйчатых хризофитовых в разнотипных водоемах Восточной Сибири.

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

1. С использованием методов СЭМ и ТЭМ провести анализ флоры чешуйчатых хризофитовых в разнотипных водоемах Восточной Сибири.

2. Выявить особенности пространственного распределения чешуйчатых хризофитовых в зонах смешения речных-морских вод, речных-озерных и установить основные факторы, влияющие на распределение отдельных видов в этих зонах.

3. Определить характер сезонного развития хризофитовых в районах исследования.

4. Уточнить аутэкологию отдельных видов хризофитовых и морфологическую изменчивость их чешуек.

**Методология и методы исследования.** В основе исследования лежат системный подход, методы полевого, морфологического, сравнительно-географического, сравнительно-аналитического и статистического анализов. В работе использованы методы подсчета численности и биомассы фитопланктона, определения сапробности вод по индикаторным видам, методы электронной микроскопии (СЭМ и ТЭМ) для определения видов чешуйчатых хризофитовых и их обилия.

**Защищаемые положения:**

1. Анализ видового состава чешуйчатых хризофитовых с применением методов электронной микроскопии расширил представления о разнообразии и вкладе этой группы в альгофлору планктонных водорослей в водоемах Восточной Сибири.

2. Распределение чешуйчатых хризофитовых в разнотипных водоемах Восточной Сибири, в том числе в зонах смешения вод, зависит от факторов среды обитания и аутэкологии видов.

3. Два пика (весенний и летне-осенний) в развитии чешуйчатых хризофитовых различаются по видовому составу.

**Научная новизна.** Расширен и существенно дополнен (57 видами и 5 разновидностями) список видов чешуйчатых хризофитовых водоемов Восточной Сибири. Расширена аутэкология 29 видов, 2 разновидностей и 2 форм. Впервые в водоемах России указано 17 видов и 2 разновидности чешуйчатых хризофитовых. На основании личных и литературных данных проведена таксономическая ревизия чешуйчатых хризофитовых в водоемах Восточной Сибири, список видов включает сведения о 90 видах, 5 разновидностях и 3 формах из 6 родов, относящихся к 4 семействам, 3 порядкам класса Chysoophyceae. Впервые выявлены особенности сезонной динамики чешуйчатых хризофитовых в крупных озерах Якутии (Лабынкыр и Ворота), в Богучанском водохранилище, в Байкальском регионе, включающем оз. Байкал, устье р. Баргузин и дельту р. Селенги, и показано их высокое разнообразие.

**Теоретическая и практическая значимость.** Представленные материалы значительно расширяют знания о видовой структуре, сезонной динамике и аутэкологии чешуйчатых хризофитовых в водоемах Восточной Сибири. Поскольку некоторые виды чешуйчатых хризофитовых чувствительны к изменениям таких факторов окружающей среды, как pH, температура,

удельная электропроводность и концентрация общего фосфора, их изучение параллельно с данными о параметрах окружающей среды лежат в рамках фундаментальной научной задачи биоразнообразия и экологии, а полученные данные имеют прикладное значение для мониторинга водоемов Восточной Сибири. Чешуйчатые хризофитовые имеют древнее происхождение, поэтому знания об их распределении и диапазонах параметров окружающей среды, при которых обнаружен тот или иной вид в современных водоемах, делает их ценными объектами в палеолимнологических и палеоклиматических реконструкциях.

Результаты исследования применялись автором и сотрудниками отдела ультраструктуры клетки ЛИН СО РАН в мониторинге фитопланктона Богучанского водохранилища. Изданная монография, содержащая оригинальные микрофотографии, данные о параметрах среды обитания и сводные данные с учетом литературы о встречаемости видов чешуйчатых хризофитовых и их аутоэкологии, служит пособием для альгологов.

**Степень достоверности полученных результатов.** Оценка степени достоверности научных результатов обосновывается современными методами анализа; факты обнаружения видов в исследованных водоемах подтверждены авторскими микрофотографиями.

**Апробация работы.** Основные результаты были доложены на научно-практической конференции с международным участием «Питьевая вода в XXI веке» (Иркутск, 2013), VI-м Всероссийском с международным участием Конгрессе молодых ученых-биологов «Симбиоз-Россия 2013» (Иркутск, 2013), 23-м Международном симпозиуме в Китае (Нанкин, 2014), Шестой международной Байкальской Верещагинской конференции (Иркутск, 2015), на 9-м Международном хризофитовом симпозиуме ICS (Ямагата, 2016), I-й Международной конференции «Озера Евразии: проблемы и пути решения» (Петрозаводск, 2017) и на заседании отделения Иркутского (Байкальского) отделения Всероссийского гидробиологического общества (Иркутск, 2017).

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано 16 работ, в том числе 3 статьи в журналах, включенных в Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук (из них 1 статья в зарубежном научном журнале, индексируемом Scopus), 1 коллективная монография, 4 статьи в научных журналах (из них 1 статья в зарубежном журнале, 1 статья в российском электронном журнале), 6 статей в сборниках материалов зарубежных международных симпозиумов, международных научных конференций, всероссийской с международным участием научно-практической конференции и всероссийского конгресса с международным участием, 1 статья в научно-популярном журнале, 1 методическое пособие.

**Структура работы.** Диссертация состоит из введения, 4 глав, заключения, списка литературы и приложений. Работа изложена на

151 странице, содержит 44 рисунка, включая 237 микрофотографий, и 7 таблиц. Список цитируемой литературы содержит 198 работ, из них 110 на английском языке.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе приводятся основные этапы изучения чешуйчатых хризобитовых, включая обзор ранее проведенных исследований в водоемах Восточной Сибири с помощью электронной микроскопии.

### ГЛАВА 2. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Даны географическая, экологическая и гидрохимическая характеристики исследованных водоемов. Район исследований включает географически удаленные и разнотипные водоемы Восточной Сибири – малые и крупные озера, эстуарий, дельту, устьевые зоны, водохранилище, отличающиеся параметрами среды обитания (рисунок 1).

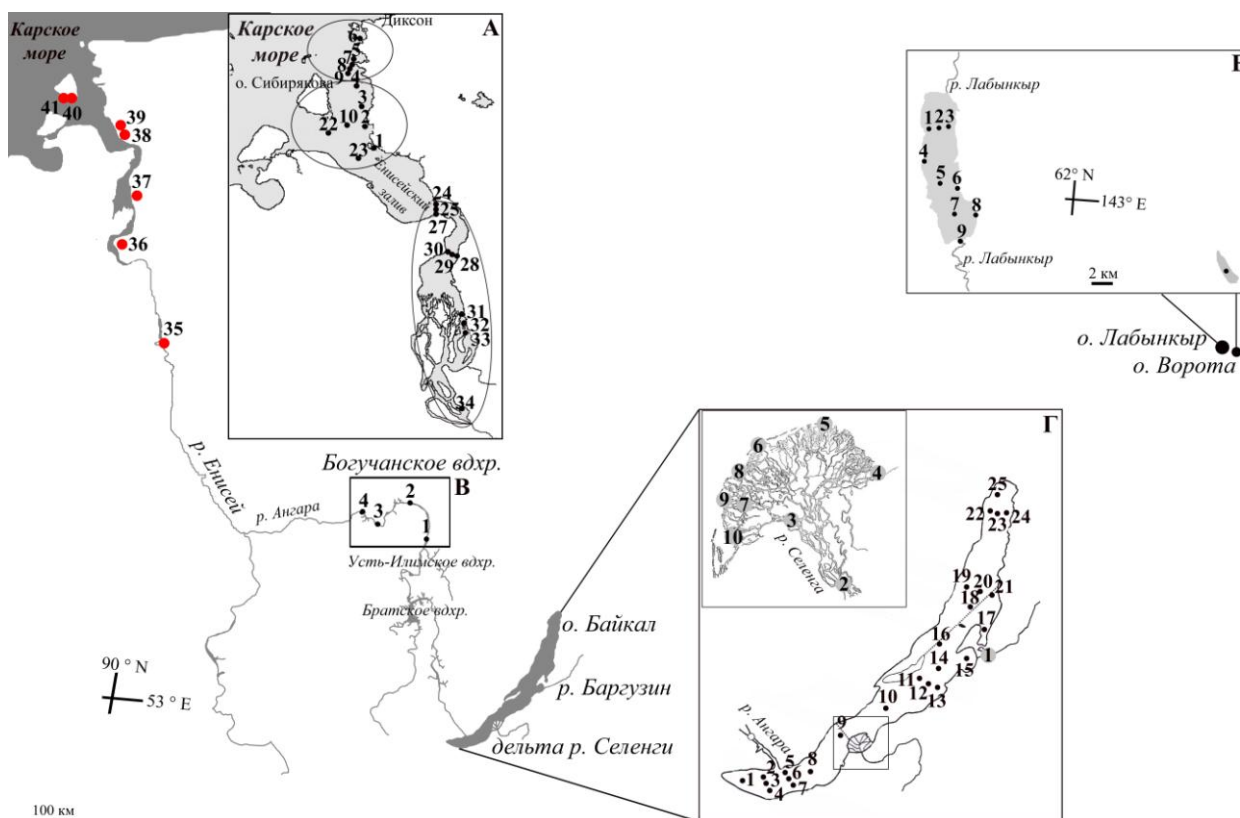
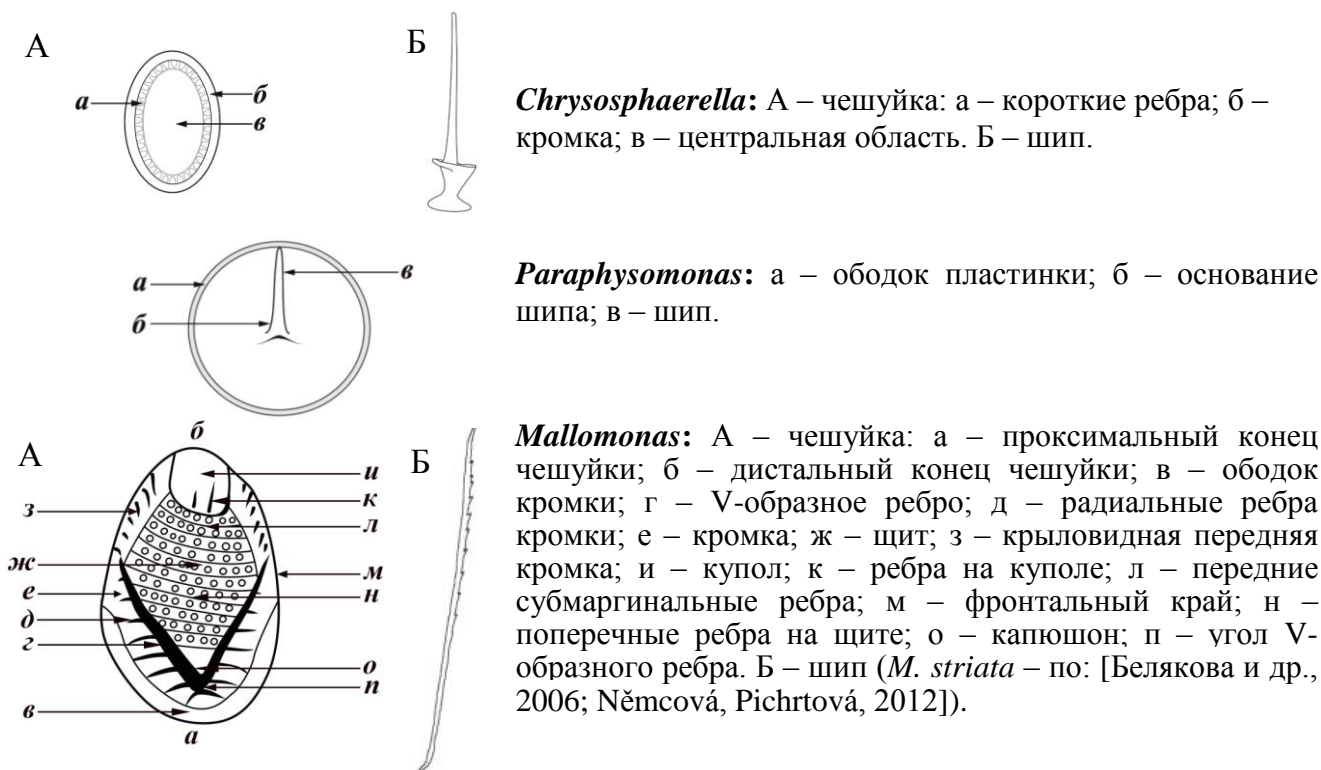


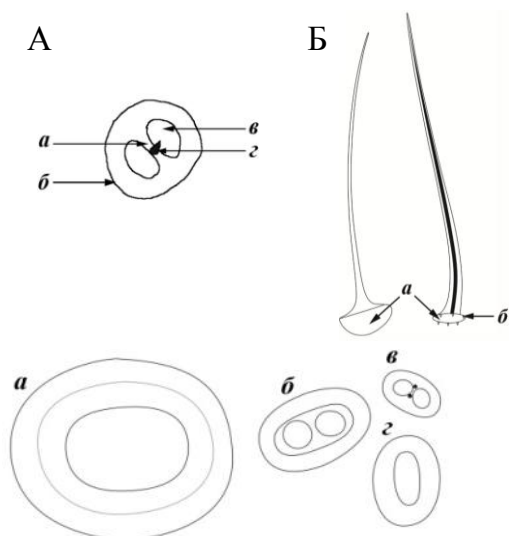
Рисунок 1 – Карта-схема отбора проб: А – нижняя часть р. Енисей, Енисейский залив, прибрежная часть Карского моря. Красными точками обозначены малые озера бассейна Нижнего Енисея: 35 – оз. вблизи устья р. Большая Денежкина, ледоминеральный комплекс, памятник природы Ледяная гора; 36 – оз. вблизи пос. Караул; 37 – оз. Белые пески, урочище Ладыгинские Яры, по прав. бер. р. Енисей выше устья р. Кокора; 38 – оз. Долган, пос. Сопочная Карга; 39 – оз. вблизи пос. Сопочная Карга; 40 – оз. Среднее, о. Сибирякова; 41 – оз. Большое, о. Сибирякова; Б – оз. Лабынкыр и оз. Ворота; В – Богучанское водохранилище; Г – оз. Байкал, устье р. Баргузин и дельта р. Селенга

### ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом изучения служили чешуйчатые хризофитовые класса Chrysophyceae, порядков Chromulinales, Paraphysomonadida, Mallomonadaceae и Synurales, родов: *Chrysosphaerella* Lauterborn, *Paraphysomonas* De Saedeleer, *Clathromonas* Scoble & Cavalier-Smith, *Spiniferomonas* Takahashi, *Mallomonas* Perty и *Synura* Ehrenberg. Материалом для исследования послужили 284 пробы, отобранные в период с 2009 по 2017 гг. в нижней части р. Енисей, Енисейском заливе, прибрежной части Карского моря и малых озерах бассейна Нижнего Енисея в осенний период, в озерах Республики Саха (Якутия) Лабынкыр и Ворота – в два сезона года, в Богучанском водохранилище, оз. Байкал, устье р. Баргузин и дельте р. Селенга – в три сезона года. Для определения видового разнообразия и обилия чешуйчатых хризофитовых пробы воды объемом 1,2 л отбирали с помощью батометра, фиксировали раствором Люголя [Utermöl, 1958] и просматривали с помощью СЭМ и ТЭМ. Биомассу фитопланктона вычисляли по методу определения «истинного объема» [Белых, Бессудова и др., 2011]. Состояние вод нижней части р. Енисей определяли на основании индексов сапробности по Пантле-Букку в модификации Сладечека [Sladecsek, 1973]. Индикаторную значимость отдельных видов водорослей оценивали по спискам сапробных организмов [Баринова, Медведева, Анисимова, 2006]. Видовую принадлежность чешуек определяли по признакам их тонкого строения (рисунок 2).

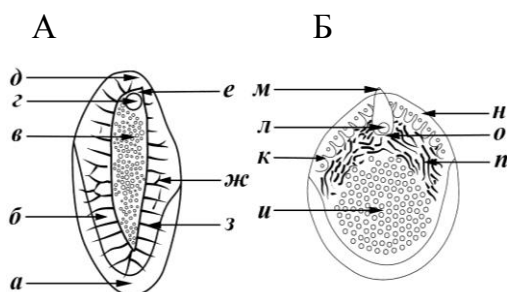






*Spiniferomonas*: А – чешуйка: а – мостик; б – кайма чешуйки; в – лакуна; г – узелковое утолщение. Б – шипы: а – базальный диск; б – зубчики по краю базального диска [по: Волошко, 2013].

*Spiniferomonas*: типы чешуек: а – крупная с одной лакуной; б – эллиптическая с двумя лакунами; в – эллиптическая с двумя лакунами и двумя выростами на поперечном мостике (*S. cornuta*); г – эллиптическая с одной лакуной [по: Siver, 1988a; Волошко, 2013].



*Synura*: А – *S. petersenii*; Б – *S. echinulata* [по: Asmund, 1968; Беляковой и др., 2006; Němcová, Pichrtová, 2012]: а – базальный загнутый край; б – перфорация; в – медиальный гребень; г – пора; д – проксимальный край; е – дистальный край; ж – продольные ребра; з – поперечные ребра; и – базальная пластинка или щит; к – радиальные ребра; л – пора шипа; м – зубец шипа; н – апикальная кромка; о – основание шипа; п – червеобразно извитые ребра.

Рисунок 2 – Основные признаки тонкого строения чешуек и шипов для родов хризофитовых, представители которых обнаружены в данном исследовании

Численность хризофитовых оценивали в соответствии со шкалой обилия. Одновременно с батометрическими пробами отбирали образцы объемом 11–15 мл на фильтры с диаметром пор 1 мкм «Whatman» (США), высушивали при комнатной температуре, напыляли золотом в установке «Balzers SCD 004» (Лихтенштейн) и анализировали с помощью микроскопа «Quanta 200» (FEI). Для более точного определения видов пробы просматривали с помощью ТЭМ «LEO 906E Carl Zeiss» (Германия).

#### ГЛАВА 4. ОБЩИЙ ОЧЕРК ФЛОРЫ ЧЕШУЙЧАТЫХ ХРИЗОФИТОВЫХ В РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЕМАХ ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

Всего в водоемах Восточной Сибири в результате таксономической ревизии и инвентаризации определено 90 видов, 5 разновидностей и 3 формы чешуйчатых хризофитовых, тем самым список видов чешуйчатых хризофитовых дополнен 57 видами и 5 разновидностями. В данном исследовании выявлено 85 видов, 4 разновидности и 4 формы. Среди них: *Chrysosphaerella* – 6, *Paraphysomonas* – 13, *Clathromonas* – 6, *Spiniferomonas* – 15, *Mallomonas* – 38 и *Synura* – 19 (рисунок 3).



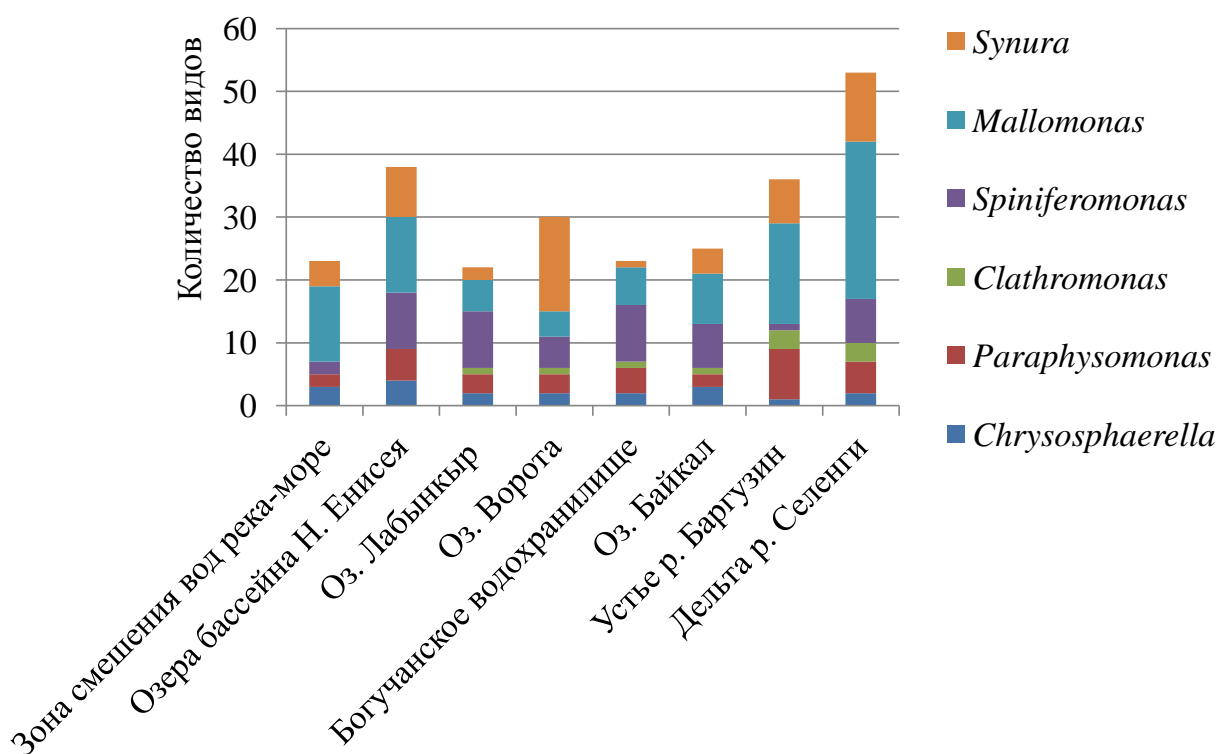


Рисунок 3 – Распределение видов чешуйчатых хризифитовых по родам в районах исследований

Впервые в водоемах России обнаружено 17 видов и 2 разновидности: *Chrysosphaerella* (1), *Paraphysomonas* (4), *Clathromonas* (1), *Spiniferomonas* (4), *Mallomonas* (6) и *Synura* (3) (рисунок 4).

### Нижняя часть р. Енисей, Енисейский залив и прибрежная часть Карского моря

Исследование качества вод в районе нижней части р. Енисей до выхода в Енисейский залив показало, что индексное значение имеют 66 % от общего числа обнаруженных видов фитопланктона. Основная часть таксонов относится к  $\beta$ -мезосапробам и  $\beta$ -мезо-олигосапробам (75 %), к  $\alpha$ - $\beta$ -мезосапробам и  $\alpha$ -олигосапробам относится 21 % и 4 % соответственно. Несмотря на близкие климатические условия исследованного участка Нижнего Енисея, станции в нем различаются по гидрологическим характеристикам, что влияет на пространственные изменения концентраций биогенных элементов, видовой состав и развитие фитопланктона. Индексы сапробности вод в нижней части р. Енисей варьируют от 2,1 (ст. 25) до 2,8 (ст. 32), что соответствует III–IV классу и характеризует воды как «умеренно загрязненные» и «загрязненные».

В нижней части р. Енисей, Енисейском заливе и прибрежной части Карского моря (см. рисунок 1 А) всего идентифицировано 22 вида и 1 разновидность чешуйчатых хризифитовых. В нижней части реки обнаружено

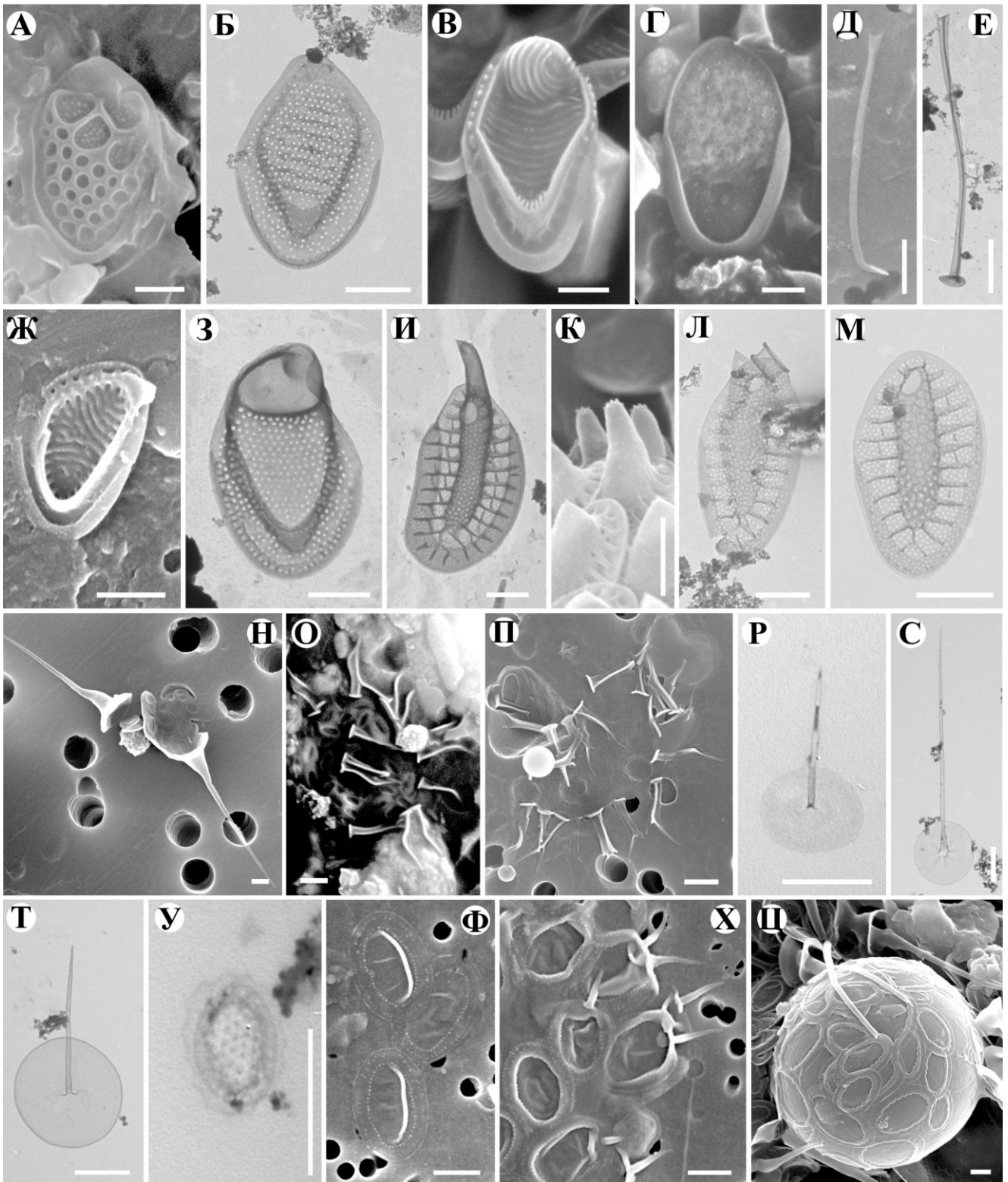


Рисунок 4 – Таксоны, впервые обнаруженные в водоемах России. СЭМ (А, В–Д, Ж, К, Н–П, Ф–Ц), ТЭМ (Б, Е, З, И, Л, М, Р–У). А – *Mallomonas multiunca* cf. var. *pocosinensis*; Б – *M. trummensis*; В – *M. flora* cf. var. *palermii*; Г, Д – *M.* cf. *pseudomatvienkoae*; Е – *Spiniferomonas abrupta*; Ж – *Mallomonas doignonii*; З – *M. corymbosa*; И, К – *Synura truttiae*; Л – *S. laticarina*; М – *S. heteropora*; Н – *Spiniferomonas conica*; О – *S. minuta*; П – *S. takahashii*; Р – *Paraphysomonas acuminata acuminata*; С – *P. uniformis hemiradia*; Т – *P. vulgaris*; У – *P. caelifrica*; Ф, Х – *P.* cf. *limbata*; Ц – *Chrysosphaerella rotundata*.  
Масштаб: У – 0,5 мкм; А–Т, Ф–Ц – 1 мкм

16 видов и 1 разновидность, среди которых преобладают клетки видов: *Mallomonas acaroides* Perty, *M. alpina* Pascher & Ruttner, *M. crassisquama* (Asmund) Fott и *Synura petersenii* Korshikov. В число постоянных компонентов фитопланктона входят *Spiniferomonas trioralis* Takahashi, *Paraphysomonas gladiata* Preisig & Hibberd и *P. vestita* (Stokes) De Saedeleer. Обнаружены редкие виды – *Synura punctulosa* Balonov и *Mallomonas multiunca* cf. var. *pocosinensis* Siver. Наибольшее видовое разнообразие чешуйчатых хризофитовых наблюдается на станциях, граничащих с Енисейским заливом (14 видов и 1 разновидность), а на станциях, расположенных выше по течению, – 11 видов. В Енисейском заливе идентифицировано 18 видов. Часто встречаются клетки видов: *Synura petersenii*, *Mallomonas acaroides*, *M. tonsurata* Teiling и *M. alpina*. Видовой состав чешуйчатых хризофитовых пополнился *Chryso-sphaerella coronacircumspina* Wujek & Kristiansen и *Mallomonas heterospina* Lund.

В прибрежном районе Карского моря зафиксировано 16 видов и 1 разновидность чешуйчатых хризофитовых. Все обнаруженные таксоны встречались в виде отдельных чешуек. Чаще остальных наблюдались чешуйки видов *Synura petersenii* и *Mallomonas crassisquama*. Обнаружена редкая разновидность – *Mallomonas multiunca* cf. var. *pocosiensis*.

Установлено, что повышенная соленость в зоне смешения речных и морских вод ограничивает развитие большего числа видов чешуйчатых хризофитовых. Литературные данные [Kristiansen, 1992; Ikävalko, 1994; Němcová et al., 2015] и результаты нашего исследования показывают, что среди чешуйчатых хризофитовых встречаются виды, которые индифферентны по отношению к солености, к ним относятся: *Synura petersenii*, *Mallomonas alpina*, *M. acaroides* и *M. tonsurata*. Они переносят соленость от 1 до 3,8 ‰, при этом в пробах отмечаются в виде целых клеток, а не отдельных чешуек.

### Малые озера бассейна Нижнего Енисея

Всего в малых озерах бассейна Нижнего Енисея (см. рисунок 1 А) обнаружено 30 видов, 2 разновидности и 4 формы чешуйчатых хризофитовых: *Chryso-sphaerella* – 4; *Paraphysomonas* – 5; *Spiniferomonas* – 9; *Mallomonas* – 12 и *Synura* – 8. В двух озерах № 38 и № 41 чешуйчатых хризофитовых не обнаружено. Высокое обилие и видовое разнообразие чешуйчатых хризофитовых (22 вида, 1 разновидность и 2 формы) зафиксировано в озере № 39, на фильтре (по данным СЭМ) они достигают 65 % от общей численности микроводорослей. В пробе доминируют *Chryso-sphaerella longispina* Lauterborn, *S. coronacircumspina*, *Mallomonas akrokomos* Ruttner и *M. crassisquama*. Обнаружены редкие таксоны хризофитовых: *Spiniferomonas trioralis* f. *cuspidata* Balonov, *S. minuta* Nicholls, *Synura mollispina* (Petersen & Hansen) Péterfi & Momeu, *S. leptorrhabda* Asmund и *S. punctulosa*. В озере № 37 обнаружено 14 видов, 1 разновидность и 1 форма чешуйчатых хризофитовых.

Обнаруженные в озере таксоны встречаются в виде отдельных чешуек. Низкое обилие хризофитовых в озере № 37 может быть связано с доминированием здесь цианобактерий. Среди редких таксонов хризофитовых в озере обнаружены: *Mallomonas crassisquama* var. *papillosa* Siver & Skogstad, *S. truttae* (Siver) Skaloud & Kynclová и *S. trioralis* f. *cuspidata*. В озере № 35 обнаружено 11 видов, 1 разновидность и 2 формы чешуйчатых хризофитовых. Видовой состав характеризуется разнообразием и обилием видов рода *Spiniferomonas* (на фильтре они достигают 70 % от общей численности микроводорослей). Среди обнаруженных видов встречаются редкие – *Spiniferomonas cornuta* Balonov, *S. crucigera* Takahashi и *S. triangularis* Siver. В озере № 40 видовой состав чешуйчатых хризофитовых бедный – 9 видов. В данном озере доминируют представители цианобактерий и зеленых водорослей, что возможно создает конкуренцию для развития хризофитовых и влияет на их развитие. Среди чешуйчатых хризофитовых преобладают *Mallomonas heterospina* и *Synura leptorrhabda*, эти виды встречаются в виде целых клеток. Также бедный видовой состав чешуйчатых хризофитовых наблюдается в озере № 36 – 5 видов и 1 форма. Обнаруженные в озере таксоны встречаются в виде отдельных чешуек. В составе фитопланктона озера № 36 преобладают представители диатомовых и зеленых водорослей.

При поиске взаимосвязи между видовым составом и обилием чешуйчатых хризофитовых и гидрохимическими параметрами среды методом корреляционного анализа установлено, что положительные значения коэффициентов корреляции в малых озерах бассейна Нижнего Енисея в период исследований имели концентрация кремния и сумма главных ионов. Величина рН, концентрация фосфатов, сумма минерального азота и электропроводность в пределах исследованных озер имеют отрицательную корреляцию.

В целом, флора чешуйчатых хризофитовых в нижней части р. Енисей, Енисейского залива, прибрежной части Карского моря и в малых озерах в осенний период составила 36 видов, 3 разновидности и 4 формы. Разнообразная и местами обильная флора чешуйчатых хризофитовых указывает на их важную роль в планктоне водоемов арктического региона. Большинство обнаруженных видов являются космополитами и широкораспространенными видами, однако отмечены и редкие представители. Впервые на территории России обнаружено 5 таксонов: *Spiniferomonas minuta*, *Mallomonas flora* cf. var. *palermii* Vigna, *M. multiunca* cf. var. *pocosinensis*, *M.* cf. *pseudomatvienkoae* Jo, Shin, Boo, Kim & Siver и *Synura truttae* (см. рисунок 4).

### Озера Лабынкыр и Ворота

В оз. Лабынкыр (см. рисунок 1 Б) обнаружено 20 видов, 1 разновидность и 1 форма чешуйчатых хризофитовых. В оз. Ворота выявлено 13 видов, 1 разновидность и 1 форма чешуйчатых хризофитовых. В подледный период (март) в этих озерах встречаются отдельные чешуйки хризофитовых, среди

которых по численности преобладают виды *Clathromonas takahashii* (Cronberg & Kristiansen) Scoble & Cavalier-Smith и *Paraphysomonas gladiata*.

Первый пик развития чешуйчатых хризофитовых в обоих озерах приходится на май, когда вегетация диатомовых водорослей еще не началась. В этот период чешуйчатые хризофитовые являются доминирующей группой, достигающей на фильтрах до 70 % от общего числа клеток фитопланктона. Несмотря на сходство в сезонности развития хризофитовых в этих озерах, доминирующие комплексы видов несколько различаются: в оз. Лабынкыр по количеству обнаруживаемых клеток преобладают виды *Spiniferomonas trioralis* f. *cuspidata*, *S. cornuta* и *Mallomonas crassisquama*; в оз. Ворота помимо перечисленных видов также часто встречаются клетки вида *Paraphysomonas* cf. *limbata* Preisig & Hibberd.

Второй пик развития хризофитовых приходится на период окончания вегетации диатомового комплекса, когда происходит постепенное осаждение их клеток. В июле в поверхностном горизонте в обоих озерах доминируют два вида – *Spiniferomonas trioralis* f. *cuspidata* и *S. cornuta*.

В оз. Лабынкыр и оз. Ворота обнаружены чешуйки видов, морфологически отличающиеся от типовых: *Paraphysomonas* cf. *limbata* (см. рисунок 4 Ф, Х), *Spiniferomonas bourrellyi* Takahashi (рисунок 5 Г, Е) и *M. crassisquama* var. *papillosa*.

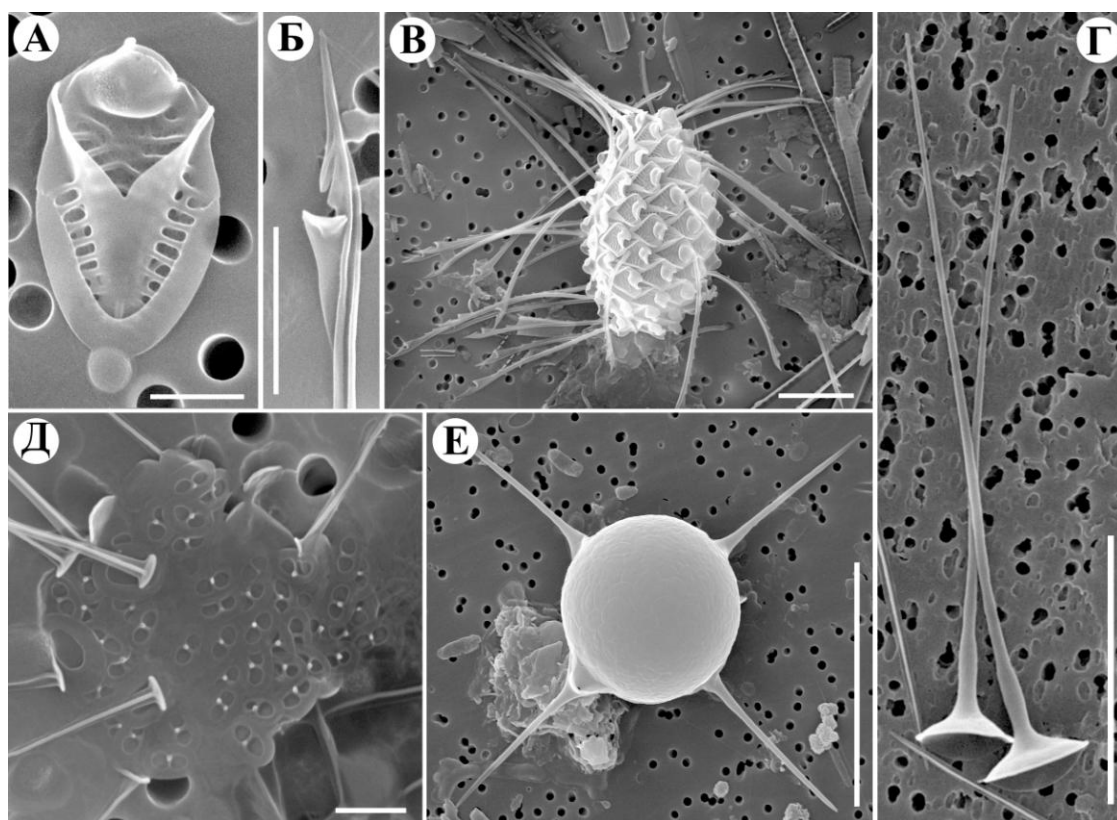


Рисунок 5 – Виды, по морфологии кремнистых чешуек отличающиеся от описаний: А–В – *Mallomonas acaroides*; Г, Е – разные варианты шипов *Spiniferomonas bourrellyi*; Д – *S. cornuta*. СЭМ. Масштаб: А, Б, Д – 2 мкм; Г – 7 мкм; В, Е – 10 мкм

Обнаружены редкие таксоны хризофитовых: *Mallomonas crassisquama* var. *papillosa*, *M. kuzminii* Gusev & Kulikovskiy, *Paraphysomonas* cf. *limbata*, *Spiniferomonas abrupta* Nielsen и *S. conica* Takahashi. Последние три вида встречаются впервые в водоемах России. Несмотря на отдаленность озер друг от друга (23 км), в обоих ядрах флоры, в зависимости от сезона, являются одни и те же виды чешуйчатых хризофитовых.

### Богучанское водохранилище

В Богучанском водохранилище (см. рисунок 1 В) обнаружен 21 вид, 1 разновидность и 1 форма чешуйчатых хризофитовых. В подледный период (март), когда интенсивное развитие диатомовых водорослей еще не началось, в планктоне преобладают клетки хризофитовых из родов *Paraphysomonas* и *Clathromonas*. Второй пик развития чешуйчатых хризофитовых в Богучанском водохранилище наблюдается в июле. В этот период видовое разнообразие и обилие чешуйчатых хризофитовых варьируют в большом диапазоне в зависимости от участка водохранилища. Наблюдающийся спад интенсивного развития диатомовых водорослей на станциях, подверженных наибольшему влиянию Усть-Илимского водохранилища и притоков реки, способствует увеличению обилия и разнообразия чешуйчатых хризофитовых по сравнению с нижележащими станциями. В летний период видовой состав хризофитовых разнообразнее, чем в подледный, и представлен, в основном, видами родов *Spiniferomonas* и *Mallomonas*. Виды рода *Paraphysomonas*, преобладавшие в марте, в июле встречаются единично. В пробах, отобранных в октябре, хризофитовых не обнаружено. Во флоре чешуйчатых хризофитовых Богучанского водохранилища обнаружены редкие виды: *Spiniferomonas abrupta* Nielsen, *S. silverensis* Nicholls, *S. trioralis* f. *cuspidata* и *Mallomonas crassisquama* var. *papillosa*.

Охарактеризованный видовой состав, сезонная динамика и особенности пространственного распределения чешуйчатых хризофитовых на первых этапах формирования Богучанского водохранилища могут иметь прикладное значение для его дальнейшего мониторинга.

### Озеро Байкал

В результате настоящего исследования дополнен видовой состав чешуйчатых хризофитовых оз. Байкал (см. рисунок 1 Г) 12 видами и 2 формами. Таким образом, в оз. Байкал обитают 23 вида, 1 разновидность и 1 форма. Рассматриваются морфологические особенности видов *Mallomonas acaroides*, *Spiniferomonas cornuta* (см. рисунок 5) и *Chrysosphaerella baicalensis* Popovskaya. Анализируется распределение обнаруженных в оз. Байкал редких или имеющих ограниченное распространение видов: *Spiniferomonas abrupta*, *S. takahashii* Nicholls, *S. septispina* Nicholls и *Mallomonas striata* var. *getseniae*

Voloshko. Впервые в водоемах России обнаружены виды – *Spiniferomonas abrupta* и *S. takahashii* (см. рисунок 4). Наибольшее разнообразие чешуйчатых хризофитовых отмечено в Южном и Среднем Байкале.

В весенне-летний период (май-июнь), когда, как правило, происходит интенсивное развитие крупных видов диатомовых водорослей, чешуйчатые хризофитовые в озере малочисленны. Однако в пробах, отобранных в мае-июне 2017 г., когда в Среднем и Северном Байкале доминировала золотистая водоросль *Dinobryon cylindricum* Imhof, также часто встречались клетки *Chrysosphaerella brevispina* Korshikov. Ярко выраженную приуроченность в развитии к этому периоду имеют: *Chrysosphaerella baicalensis*, *C. brevispina*, *Clathromonas takahashii*, *Mallomonas alpina* и *M. tonsurata*. Эти виды встречаются в виде целых клеток наиболее часто. Пик развития хризофитовых в Байкале приходится на осенний период (сентябрь), когда вегетация крупных диатомовых снижается, а температура воды остается относительно высокой. В сентябре часто встречаются клетки видов: *Chrysosphaerella coronacircumspina*, *Spiniferomonas bourrellyi*, *S. septispina*, *S. cornuta* и *Mallomonas acaroides*, доминируют *Spiniferomonas trioralis* и *S. trioralis* f. *cuspidata*. Таким образом, наибольшее обилие и видовое разнообразие чешуйчатых хризофитовых в оз. Байкал наблюдается в осенний период.

#### Устье р. Баргузин и дельта р. Селенги

Всего в устье р. Баргузин и дельте р. Селенга (см. рисунок 1 Г) обнаружено 63 вида, 1 разновидность и 1 форма чешуйчатых хризофитовых. В исследуемом районе по численности доминируют клетки видов: *Chrysosphaerella brevispina*, *Mallomonas acaroides*, *M. corymbosa* Asmund, *M. striata* Asmund, *M. tonsurata*, *Synura glabra* Korshikov. Количество таксонов на разных станциях варьирует от 2 до 35.

В пробах, отобранных в марте 2016 г., ни на одной из станций чешуйчатые хризофитовые не обнаружены. В мае, июле и сентябре чешуйчатые хризофитовые отсутствовали на трех станциях – р. Селенга пос. Мурзино, устье протоки Харауз и устье протоки Левобережная, при этом гидрохимические параметры на этих станциях близки с таковыми на других станциях, на которых хризофитовые были обнаружены. В устье р. Баргузин и некоторых протоках дельты р. Селенги в мае наблюдались видоизмененные чешуйки *Mallomonas striata* (рисунок 6). Изменение морфологии чешуек могло быть спровоцировано высоким содержанием фосфора, максимальные концентрации которого в воде наблюдаются весной, во время половодья. В это время в р. Баргузин концентрация общего фосфора равна 96 мкг Р/л, в протоке Лобановская – 91 мкг Р/л, в протоке Северная – 67 мкг Р/л. Критический уровень концентрации  $P_{\text{общ.}}$ , означающий переход водоема в эвтрофное состояние, составляет 25 мкг Р/дм<sup>3</sup> [Vollenweider, Rast, Kerekes, 1980], по этому показателю воды устья р. Баргузин и дельты р. Селенги могут быть отнесены к высокоэвтрофным.



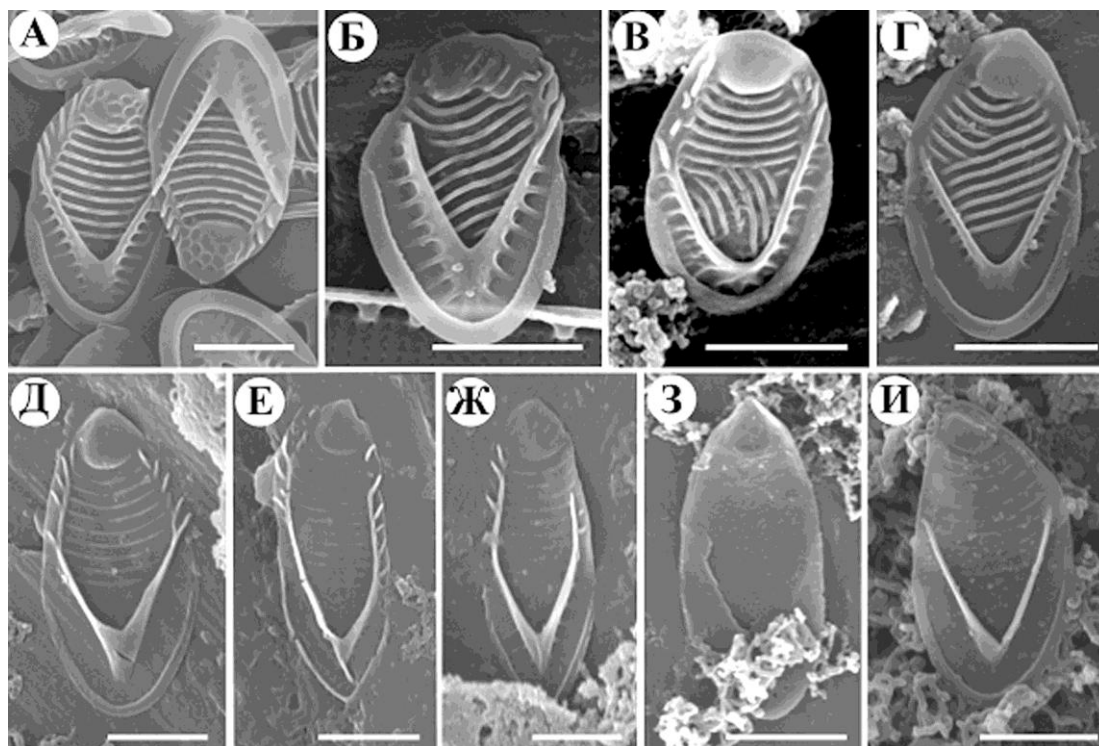


Рисунок 6 – Изменчивость структуры чешуек *Mallomonas striata* из проб разных станций района исследования в мае: А – типичная чешуйка *M. striata* из проб устья протоки Лобановская дельты р. Селенга; Б–Г – видоизмененные чешуйки *M. striata* из проб устья р. Баргузин; Д–И – видоизмененные чешуйки из устья протоки Северная дельта р. Селенга. СЭМ. Масштаб – 3 мкм

Район исследования отличается разнообразием редких видов чешуйчатых хризофитовых. В мае в протоке Лобановская обнаружен редкий вид *Chrysosphaerella rotundata* Škaloudová & Škaloud, описанный ранее из небольшого озера в Финляндии [Škaloudová, Škaloud, 2013]. Среди редких видов рода *Synura* обнаружены *S. punctulosa*, *S. biseriata* Balonov и *S. multidentata* (Balonov & Kuzmin) Péterfi & Momeu. В разряд редких видов рода *Clathromonas* входят: *C. butcheri* (Pennick & Clarke) Scoble & Cavalier-Smith, *C. homolepis* (Preisig & Hibberd) Scoble & Cavalier-Smith, *C. cf. diademifera* (Takahashi) Scoble & Cavalier-Smith, *C. subrotacea* (Thomsen) Scoble & Cavalier-Smith и *C. poteriphora* (Moestrup & Kristiansen) Scoble & Cavalier-Smith. Среди редких видов рода *Paraphysomonas* встречаются: *Paraphysomonas caelifrica* Preisig et Hibberd, *P. corynephora* Preisig & Hibberd и *P. punctata* Preisig & Hibberd.

Впервые в водоемах России обнаружено 8 видов чешуйчатых хризофитовых: *Chrysosphaerella rotundata*, *Synura laticarina* Skaloud, Skaloudová, Procházková & Nemcová, *Mallomonas trummensis* Cronberg, *M. corymbosa*, *M. doignonii* Bourrelly, *Clathromonas poteriphora*, *Paraphysomonas a. acuminata* Scoble & Cavalier-Smith и *P. vulgaris* Scoble & Cavalier-Smith (см. рисунок 4).

Исследование чешуйчатых хризофитовых в протоках дельты р. Селенги и устье р. Баргузин показало значительное отличие видового состава в этих водотоках. Наибольшее количество видов в одной пробе (35) зафиксировано в

устье р. Баргузин в мае, при этом 13 из этих 35 видов не были обнаружены в протоках дельты р. Селенги. Наибольшее количество видов в дельте р. Селенги зафиксировано в протоке Лобановская (23 вида, 1 разновидность и 1 форма) и в оз. Заверняиха (22 вида и 1 форма). Из общего количества видов чешуйчатых хризофитовых, обнаруженных в протоках дельты р. Селенги (49 видов, 1 разновидность и 1 форма), 24 вида не встречаются в устье р. Баргузин. Возможно, что эти различия в видовом составе обусловлены особенностями условий формирования водного стока.

Реки Селенга и Баргузин являются главными реками, впадающими в оз. Байкал. Они несут в озеро более 50 % водного стока [Сорокикова и др., 2005] и могут оказывать влияние на его биологическое разнообразие. В результате настоящего исследования показано, что из 23 видов, 1 разновидности и 1 формы чешуйчатых хризофитовых, обнаруженных в оз. Байкал, 18 видов и 1 форма отмечены в дельте р. Селенги и устье р. Баргузин, а 47 таксонов привнесенных этими крупными реками в Байкале не развиваются.

Таким образом, в зоне смешения речных и озерных вод изменяются температура воды и гидрохимический состав, т.е. изменяется среда обитания, что и обуславливает выпадение из состава фитопланктона большей части видов, поступающих в Байкал с водами дельты р. Селенги и устья р. Баргузин. Как следствие, происходит перестройка видового состава и формирование комплекса видов, характерных для холодных олиготрофных вод озера.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате обобщения материалов, полученных в ходе экспедиционных работ, проходивших в период с 2009 по 2017 гг. в разнотипных водоемах Восточной Сибири, проведен анализ флоры чешуйчатых хризофитовых в нижней части р. Енисей, Енисейском заливе, прибрежной части Карского моря и малых озерах бассейна Нижнего Енисея, а также изучены особенности сезонной динамики в крупных озерах Якутии (Лабынкыр и Ворота), в Богучанском водохранилище, оз. Байкал, в устье р. Баргузин и дельте р. Селенги. Данные о видовом составе, морфологической изменчивости и сезонной динамике чешуйчатых хризофитовых в водоемах Восточной Сибири позволяют более достоверно оценить вклад хризофитовых в продуктивность водоемов и в видовое разнообразие фитопланктона, что важно для мониторинга водоемов региона и последующих палеолимнологических и палеоклиматических реконструкций. По результатам проведенного исследования можно сделать следующие выводы:

1. Очерк флоры чешуйчатых хризофитовых разнотипных водоемов Восточной Сибири включает сведения о 90 видах, 5 разновидностях и 3 формах из 6 родов: *Chrysosphaerella* (6), *Paraphysomonas* (13), *Clathromonas* (6), *Spiniferomonas* (15), *Mallomonas* (39) и *Synura* (19); 4 семейств: Chromulinaceae,

Paraphysomonadaceae, Mallomonadaceae и Synuraceae; 3 порядков: Chromulinales, Paraphysomonadida и Synurales класса Chrysophyceae.

2. Впервые для водоемов России приведено 17 видов и 2 разновидности чешуйчатых хризофитовых, обнаружены редкие виды. Описаны особенности морфологии кремнистых чешуек, отличающие их от типичной структуры, для *Paraphysomonas* cf. *limbata*, *Mallomonas acaroides*, *M. striata*, *Spiniferomonas bourrellyi* и *S. cornuta*.

3. Развитие чешуйчатых хризофитовых в водоемах Восточной Сибири имеет два пика – весенний и летне-осенний, совпадающих с окончанием вегетации крупноклеточных видов диатомовых водорослей. Установлена сезонная приуроченность в развитии ряда видов. В весенний период по количеству клеток преобладают: *Clathromonas takahashii*, *Mallomonas akrokomos*, *Paraphysomonas* cf. *limbata*, *Chrysosphaerella baicalensis* и *C. brevispina*; в летне-осенний – *Spiniferomona trioralis* f. *cuspidata*, *S. trioralis*, *S. cornuta*, *S. septispina*, *Mallomonas crassisquama*, *M. crassisquama* var. *papillosa*, *M. acaroides* и *Synura glabra*.

4. Наибольшее влияние на видовое разнообразие и обилие чешуйчатых хризофитовых в зоне смешения вод р. Енисей и Карского моря оказывает соленость. К индифферентным по отношению к солености относятся: *Synura petersenii*, *Mallomonas alpina*, *M. acaroides* и *M. tonsurata*. Они встречаются при повышенной солености от 1 до 3,12 ‰.

5. Расширена аутоэкология по одному-двум параметрам среды обитания (рН и температура воды) для 33 видов и разновидностей хризофитовых, относящихся к родам: *Chrysosphaerella* (3), *Paraphysomonas* (4), *Clathromonas* (2), *Spiniferomonas* (13), *Mallomonas* (4) и *Synura* (7).

6. Влияние вод р. Селенги и р. Баргузин на флору чешуйчатых хризофитовых оз. Байкал ограничено из-за различия условий обитания. Большое разнообразие, выявленное в мелководных, богатых биогенами и более прогретых водотоках, существенно сокращается (с 65 до 19 таксонов) при попадании в олиготрофное холодное озеро. Установлено, что из 25 таксонов, зарегистрированных в озере, 6 не встречаются в дельте р. Селенги и устье р. Баргузин.

7. В районе, охватывающем оз. Байкал, протоки дельты р. Селенги и устье р. Баргузин в целом, обнаружена богатая флора чешуйчатых хризофитовых – 69 видов, 2 разновидности и 1 форма, то есть этот район является «горячей точкой» («hot spot») разнообразия чешуйчатых хризофитовых, наряду с тремя районами – Большеземельская тундра, водоемы Финляндии и район Аквитания (Франция), выделенными в мире ранее.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

*Статьи в журналах, включенных в Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук, в том числе статья в зарубежном научном журнале, индексируемом Scopus:*

1. **Бессудова А. Ю.** Чешуйчатые хризифитовые (Chrysophyceae) Богучанского водохранилища / А. Ю. Бессудова, Е. В. Лихошвай // Современная наука: актуальные проблемы теории и практики. Серия «Естественные и технические науки». – 2017. – № 11. – С. 4–11. – 0,42 / 0,21 а.л.

2. **Бессудова А. Ю.** Современное состояние вод нижнего участка реки Енисей / А. Ю. Бессудова, Л. М. Сороковикова, А. Д. Фирсова, И. В. Томберг // География и природные ресурсы. – 2014. – № 3. – С. 93–99. – 0,36 / 0,09 а.л.

3. **Bessudova A. Yu.** Changes in phytoplankton community composition along a salinity gradient from the lower Yenisei River to the Kara Sea, Russia / A. Yu. Bessudova, L. M. Sorokovikova, A. D. Firsova, A. Ye. Kuz'mina, I. V. Tomberg, Ye. V. Likhoshway // Botanica Marina. – 2014. – Vol. 57, is. 3. – P. 225–239. – DOI : 10.1515/bot-2013-0102. – 0,84 / 0,21 а.л. (*Scopus*).

*Монография:*

4. **Бессудова А. Ю.** Чешуйчатые золотистые водоросли бассейна Нижнего Енисея и заливов Карского моря с элементами аутэкологии / А. Ю. Бессудова, А. Д. Фирсова, Л. М. Сороковикова, И. В. Томберг. – Иркутск : Изд-во Института географии им. В. Б. Сочавы СО РАН, 2016. – 110 с. – 6,6 / 1,6 а.л.

*Статьи в научных журналах:*

5. **Бессудова А. Ю.** Гидрохимия и альгофлора термокарстовых озер арктической части бассейна Нижнего Енисея [Электронный ресурс] / А. Ю. Бессудова, Л. М. Сороковикова, Ю. С. Букин, Е. В. Родионова, А. В. Минаев, А. Д. Фирсова, И. В. Томберг, Т. В. Ходжер, Е. В. Лихошвай // Синергия наук. – 2017. – № 16. – С. 1175–1199. – URL : <http://synergy-journal.ru/archive/article1113> (дата обращения: 05.02.2018). – 1,45 / 0,18 а.л.

6. Фирсова А. Д. Новые данные о стоматоцистах хризифитовых из озера Байкал [Электронный ресурс] / А. Д. Фирсова, **А. Ю. Бессудова**, Е. В. Лихошвай // Acta Biologica Sibirica. – 2017. – Vol. 3, is. 4. – P. 113–122. – DOI: 10.14258/abs.v3i4.3637. – 0,54 / 0,18 а.л.

7. **Bessudova A.** Silica-scaled chrysophytes of Lake Baikal [Электронный ресурс] / A. Yu. Bessudova, V. M. Domysheva, A. D. Firsova, Y. V. Likhoshway // Acta Biologica Sibirica. – 2017. – Vol. 3, is. 3. – P. 47–56. – DOI: 10.14258/abs.v3i3.3615. – 0,54 / 0,13 а.л.

8. Firsova A. D. The diversity of chrysophycean algae in an arctic zone of river and sea water mixing, Russia / A. D. Firsova, **A. Yu. Bessudova**, L. M. Sorokovikova, I. V. Tomberg, Ye. V. Likhoshway // American Journal of Plant Sciences. – 2015. – Vol. 6, is. 15. – P. 2439–2452. – DOI: 10.4236/ajps.2015.615246. – 0,78 / 0,15 а.л.

*Публикации в сборниках материалов конференций:*

9. Томберг И. В. Гидрохимия и фитопланктон озер Лабынкыр и Ворота (Республика Саха) / И. В. Томберг, Л. И. Копырина, **А. Ю. Бессудова**, А. Д. Фирсова, М. В. Башенхаева, Ю. Р. Захарова, Е. О. Горина // Озера Евразии : проблемы и пути их решения : материалы 1-й Международной конференции. Петрозаводск, 11–15 сентября 2017 г. – Петрозаводск, 2017. – С. 426–432. – 0,36 / 0,05 а.л.

10. **Бессудова А. Ю.** Качество вод нижней части реки Енисей / А. Ю. Бессудова, Л. М. Сороковикова, А. Д. Фирсова, И. В. Томберг // Шестая Международная Байкальская Верещагинская конференция. Иркутск, 07–12 сентября 2015 г. – Иркутск, 2015. – С. 58–59. – 0,06 / 0,01 а.л.

11. **Бессудова А. Ю.** Качество вод нижней части реки Енисей / А. Ю. Бессудова, Л. М. Сороковикова, А. Д. Фирсова, И. В. Томберг // Питьева вода в XXI веке : материалы научно-практической конференции с международным участием. Иркутск, 23–28 сентября 2013 г. – Иркутск, 2013. – С. 13–15. – 0,12 / 0,03 а.л.

12. **Бессудова А. Ю.** Золотистые водоросли нижней части реки Енисей, Енисейского залива, прибрежной части Карского моря и Гыданской губы / А. Ю. Бессудова, Л. М. Сороковикова, А. Д. Фирсова, И. В. Томберг // Симбиоз-Россия : сборник тезисов VI Всероссийского с международным участием конгресса молодых ученых-биологов. Иркутск, 19–23 августа 2013 г. – Иркутск, 2013. – С. 133–134. – 0,06 / 0,01 а.л.

13. Firsova A. Variation of diatoms composition in the area of the Yenisey River income into Kara Sea depending on salinity / A. Firsova, **A. Bessudova**, I. Tomberg, A. Kuzmina // The 23rd International Diatom Symposium : abstract. China, Nanjing, September 12–17, 2014. – Nanjing, 2014. – P. 50. – 0,06 / 0,01 а.л.

14. **Bessudova A.** Silica-scaled chrysophytes in lakes Labynkyr and Vorota, Yakutia, Russia / A. Bessudova, I. Tomberg, A. Firsova, L. Kopyrina, E. Likhoshway // 9th International Chrysophyte Symposium : abstract. Japan, Yamagata, September 11–15, 2016. – Yamagata, 2016. – P. 27. – 0,06 / 0,01 а.л.

*Статья в научно-популярном журнале:*

15. Фирсова А. Д. Золотистые в Арктике / А. Д. Фирсова, **А. Ю. Бессудова** // Наука из первых рук. – 2017. – Т. 76, № 5/6. – С. 100–107. – 0,42 / 0,21 а.л.

*Методическое пособие:*

16. Белых О. И. Руководство по определению биомассы видов фитопланктона пелагиали озера Байкал / О. И. Белых, **А. Ю. Бессудова**, А. С. Гладких, А. Е. Кузьмина, Г. В. Помазкина, Г. И. Поповская, Е. Г. Сороковикова, И. В. Тихонова, М. В. Усольцева, А. Д. Фирсова. – Иркутск: Изд-во ИГУ, 2011. – 51 с. – 3 / 0,34 а.л.

**Благодарности.** Работа выполнена в рамках темы гос. задания № 0345–2014–0001 «Исследование генетических, молекулярных, эволюционных и экологических аспектов представителей царства Chromista как основных продуцентов биогенного кремнезема и участников круговорота биогенных элементов водных экосистем». Пробы из Нижнего Енисея и Карского моря отобраны в рамках программы Президиума РАН «Комплексные исследования Арктического шельфа», проект 20.7. Автор глубоко признателен своему научному руководителю заведующей отделом ультраструктуры клетки, доктору биологических наук, профессору Е.В. Лихошвай за постановку темы и руководство в работе над диссертацией, сотрудникам лаб. гидрохимии и химии атмосферы ЛИН СО РАН за предоставленные данные по гидрохимии, а именно кандидату географических наук Л.М. Сорокиной, кандидату географических наук И.В. Томберг, научному сотруднику Н.А. Жученко и кандидату географических наук В.М. Домышевой, сотруднику лаборатории геносистематики ЛИН СО РАН кандидату биологических наук Ю.С. Букину – за помощь в анализе данных с помощью многомерной статистики, сотрудникам отдела ультраструктуры клетки ЛИН СО РАН кандидату биологических наук А.Д. Фирсовой, кандидату биологических наук Ю.Р. Захаровой и ведущему инженеру М.В. Башенхаевой – за предоставление проб, отобранных во время экспедиций в районы исследования. Работа выполнена в отделе ультраструктура клетки на приборах ЦКП «Электронная микроскопия», входящем в ОП ЦКП «Ультрамикрoанализ» ЛИН СО РАН; благодарю за помощь в работе главных специалистов В.И. Егорова, А.П. Лопатина и К.Ю. Арсентьева, ведущего инженера М.М. Масленникову за помощь в работе на приборах, а также главного специалиста Г.И. Филиппову за поиск литературы по теме диссертации. Автор благодарен сотруднику лаб. биологии водных беспозвоночных, доктору биологических наук Н.А. Бондаренко, сотруднику лаб. палеоолиминологии, кандидату биологических наук С.С. Воробьевой ЛИН СО РАН и заведующую лаб. альгологии, доктору биологических наук Л.М. Волошко БИН РАН за полезные замечания по ходу работы.

Подписано в печать 14.05.2018 г.  
Формат 60x84 1/16. Печ л. 0,75, усл.-печ. л. 0,69.  
Отпечатано на оборудовании, «Центр Печати С+»  
634050, г. Иркутск, ул. Лермонтова, 128,  
тел. (3952) 506-461, +7950-149-88-51.  
E-mail: s.plus.proto@gmail.com  
Заказ № 007. Тираж 130 экз.