

ВЛИЯНИЕ ПРИРОДНЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА РАЗВИТИЕ УДАЛЕННЫХ ОЗЕР ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ ЗА ПОСЛЕДНИЕ 200 ЛЕТ

А.П. Федотов¹, С.С. Воробьева¹, Н.А. Бондаренко¹, И.В. Томберг¹, Н.А. Жученко¹,
Н.П. Сезько¹, О.Г. Степанова¹, М.С. Мельгунов^{2,3}, В.Г. Иванов¹, Т.О. Железнякова¹,
Н.И. Шабурова⁴, Л.Г. Чечеткина⁵

¹ Лимнологический институт СО РАН, 664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3, Россия

² Институт геологии и минералогии им. В.С. Соболева СО РАН,
630090, Новосибирск, просп. Академика Коптюга, 3, Россия

³ Новосибирский государственный университет, 630090, Новосибирск, ул. Пирогова, 2, Россия

⁴ ФГБУ «Заповедное Прибайкалье», 664050, Иркутск, ул. Байкальская, 291б, Россия

⁵ ФГУ ГПЗ «Витимский», 666902, Бодайбо, ул. Иркутская, 4а, Россия

Проведен региональный анализ влияния антропогенного (кислотные выпадения) и природного (климатические изменения, эндогенный метан) факторов на гидрохимический состав и фитопланктон горных озер Восточной Сибири за последние 210 лет. Откликом диатомового сообщества озер на интенсивное выпадение кислотных дождей, приведшее в 1950—1985 гг. к закислению озер Европы и Северной Америки, было частичное замещение *Cyclotella*-complex более рН толерантными видами диатомовых водорослей: *Aulacoseira lirata*, *A. italica*, *Tabellaria flocculosa*. Однако эта антропогенная нагрузка была недраматична для экосистемы горного озера Орон. Диатомовые летописи показывают отчетливую тенденцию к снижению численности водорослей в озере с конца Малого ледникового периода. Мы предполагаем, что главной причиной снижения биопродуктивности Орона была нехватка питательных веществ, вызванная поставкой ультрапресных вод за счет таяния ледников, снежников и сезонного снежного покрова Кодарского хребта, в результате глобального увеличения температур в Северном полушарии. Изменения в экосистеме озера могли быть ускорены выбросами эндогенного метана.

Фитопланктон, донные осадки, диатомовые водоросли, гидрохимия, закисление, ледники, климат, оз. Орон, Восточная Сибирь.

THE EFFECT OF NATURAL AND ANTHROPOGENIC FACTORS ON THE EVOLUTION OF REMOTE LAKES IN EAST SIBERIA FOR THE LAST 200 YEARS

A.P. Fedotov, S.S. Vorobyeva, N.A. Bondarenko, I.V. Tomberg, N.A. Zhuchenko, N.P. Sezko, O.G. Stepanova,
M.S. Melgunov, V.G. Ivanov, T.O. Zheleznyakova, N.I. Shaburova, and L.G. Chechetkina

We performed a regional analysis of the effect of anthropogenic (acid precipitation) and natural (climatic changes, endogenous methane) factors on the hydrochemical composition and phytoplankton of mountain lakes in East Siberia for the last 210 years. The lacustrine diatom community responded to the intense acid precipitation that led to the acidification of lakes in Europe and North America in 1950–1985: *Cyclotella*-complex was partly replaced by more pH-tolerant species of diatoms, such as *Aulacoseira lirata*, *A. italica*, and *Tabellaria flocculosa*. This anthropogenic impact, however, was not dramatic for the ecosystem of mountain Lake Oron. The diatom records distinctly show a tendency for the reduction of lacustrine-alga population since the end of the Little Ice Age. We assume that the decrease in the Oron bioproductivity was mainly due to a deficit of nutrients caused by the inflow of ultrafresh waters from the thawing glaciers, snow patches, and seasonal snow cover of the Kodar Ridge during the global warming in the Northern Hemisphere. In addition, the changes in the lake ecosystem might have been accelerated by emissions of endogenous methane.

Phytoplankton, lake bottom sediments, diatoms, hydrochemistry, acidification, glaciers, climate, Lake Oron, East Siberia

ВВЕДЕНИЕ

Развитие биоценозов высокогорных озер в значительной степени зависит от изменения климатических параметров [Marchetto, 1998; Pugnetti, Bettinetti, 1999; Hinder et al., 1999; Fott et al., 1999; Wille et al., 1999; Tolotti, 2001; Catalan et al., 2002; Sommaruga, Kandolf, 2014]. Донные осадки таких озер наибо-

© А.П. Федотов[✉], С.С. Воробьева, 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. Чечеткина, 2016

[✉]e-mail: mix@lin.irk.ru

DOI: 10.15372/GiG20160208

лее пригодны для палеоклиматических реконструкций с разрешением в год-десятилетие [Evans et al., 2001; Jones et al., 2009; Gasiorowski, Sienkiewicz, 2010; Fedotov et al., 2012].

В течение последнего столетия многие озера испытывают антропогенную нагрузку. Например, широко известны процессы закисления озер в Северной Америке и Европе [Dillon et al., 1987; Ginn et al., 2007a; Battarbee et al., 2010]. В результате закисления происходят значимые изменения в видовом составе фитопланктона, бентосных беспозвоночных и рыб, что ведет к сокращению пищевой базы водоемов [Sienkiewicz et al., 2006; Ormerod, Durance, 2009; Lacoul et al., 2011]. Выявлена прямая взаимосвязь между региональными выпадениями с атмосферными осадками сульфатов, нитратов и экологическими показателями водоемов [Renberg, Hellberg, 1982; Flower, Battarbee, 1983; Bishop et al., 2008]. При этом фитопланктон наиболее чувствителен к изменению климатических параметров и уровню атмосферного загрязнения [Battarbee et al., 2002; Curtis et al., 2005; Muri et al., 2006]. На основе изменения в донных осадках видового состава диатомовых водорослей возможна реконструкция уровня закисления и pH вод [Battarbee et al., 1984; Birks et al., 1990; Sickman et al., 2013].

Многие исследования климата позднего голоцена сосредоточены на изучении разрезов из Европы и Северной Америки [Jones et al., 2009], а информации об изменениях климата и озерных экосистем Восточной Сибири все еще мало. Основные палеоклиматические реконструкции в регионе строятся на основе изучения донных осадков оз. Байкал [Коллектив..., 2000; BDP-99..., 2005] и озерно-торфяных разрезов Прибайкалья [Tarasov et al., 1994; Скляров и др., 2010; Fedotov et al., 2013; Птицын и др., 2014; Безрукова и др., 2014; Солотчина и др., 2014].

Объектом наших исследований являлось горное озеро Орон (Кодарский хребет) и мелкие озера района истока р. Лена (Байкальский хребет). Озеро Орон в 2002 г. было внесено в перечень объектов ЮНЕСКО, подлежащих изучению в Евразии, но до сих пор информация о нем довольно скудная. Первые данные о диатомовых, рыбных сообществах и гидрохимии Орона приведены в работах [Шульга, 1953; Томилов, 1954]. Позднее были опубликованы данные о количестве таксонов водорослей без приведения видового списка [Русанов, 2001; Толчин, Зиновьев, 2001]. Исследования летнего фитопланктона и гидрохимии озера в 2000—2003 гг. показали, что по сравнению с 1949—1952 гг. в озере произошли значительные изменения как в биопродуктивности, так и в составе воды [Матвеев и др., 2006].

В данной работе мы рассматриваем гипотезы антропогенного и природного влияния на экосистему Орона, в результате которого pH воды с 6.2 в 1949—1950 гг. [Томилов, 1954] снизился в 2000—2003 гг. до 4.7—5.1 [Матвеев и др., 2006]. Ранее в озере постоянно обитали 12 видов рыб [Томилов, 1954], но в настоящий момент рыба не обнаружена. Для оценки глобального и регионального вклада природных и антропогенных источников в изменение экосистем озер, удаленных от промышленных центров, мы сравнили полученные данные по гидрохимии оз. Орон с химическим составом воды группы высокогорных озер, расположенных на Байкальском хребте (западное побережье Байкала). В работе рассмотрены палеолетописи оз. Орон, охватывающие основные климатические перестройки последних столетий при переходе от Малого ледникового периода (МЛП) к современному потеплению (СП).

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Озеро Орон расположено в северной части Байкальской рифтовой зоны в отрогах Кодарского хребта на высоте 353 м над уровнем моря (ур. м.), примерно в 450 км от Байкала (рис. 1). Озеро имеет длину 24 км, ширину 6.5 км, максимальную глубину 184 м, площадь озера около 51.3 км², а водосборного бассейна 3570 км² [Матвеев и др., 2006]. Главными притоками озера являются реки Сыгыкта, Култушная, Каменная и Половинка (см. рис. 1). Сток из озера происходит через протоку 1 км длиной и 0.6 км шириной в р. Витим.

Озеро покрыто льдом с октября по июнь. Температура воды растет до второй половины августа, а потом снижается [Матвеев и др., 2006]. Климат региона относится к континентальному типу, средняя многолетняя температура января $-39\text{ }^{\circ}\text{C}$, а июля $+13.2\text{ }^{\circ}\text{C}$, в среднем на водосборный бассейн выпадает осадков 365 мм/год (60—75 % приходится на летние месяцы) (<ftp://ftp.ncdc.noaa.gov/pub/data>, <http://climate.geog.udel.edu/>). Однако в высокогорных районах Кодара июльская температура может падать до $+3\text{ }^{\circ}\text{C}$, а количество осадков возрастать до 850—1200 мм/год и выпадать в виде снега [Новикова, Гринберг, 1972; Shahgedanova et al., 2011; Осипов и др., 2012]. В настоящее время на Кодаре располагается порядка 35—40 ледников и снежников [Преображенский, 1960; Новикова, Гринберг, 1972; Пластинин и др., 1993; Stokes et al., 2013; Osipov, Osipova, 2014]. Большинство ледников находится в водосборном бассейне р. Сыгыкта.

Малые пресноводные ленские озера расположены на Байкальском хребте на высотах 1344—1466 м над ур. м., в истоке р. Лена, примерно в 21 км западнее побережья Байкала (см. рис. 1). Глубина этих озер не более 14 м, площадь до 0.03 км². Средняя температура января $-23\text{ }^{\circ}\text{C}$, а июля $+12\text{ }^{\circ}\text{C}$, среднегодовое количество осадков примерно 700 мм/год [Атлас..., 1993].

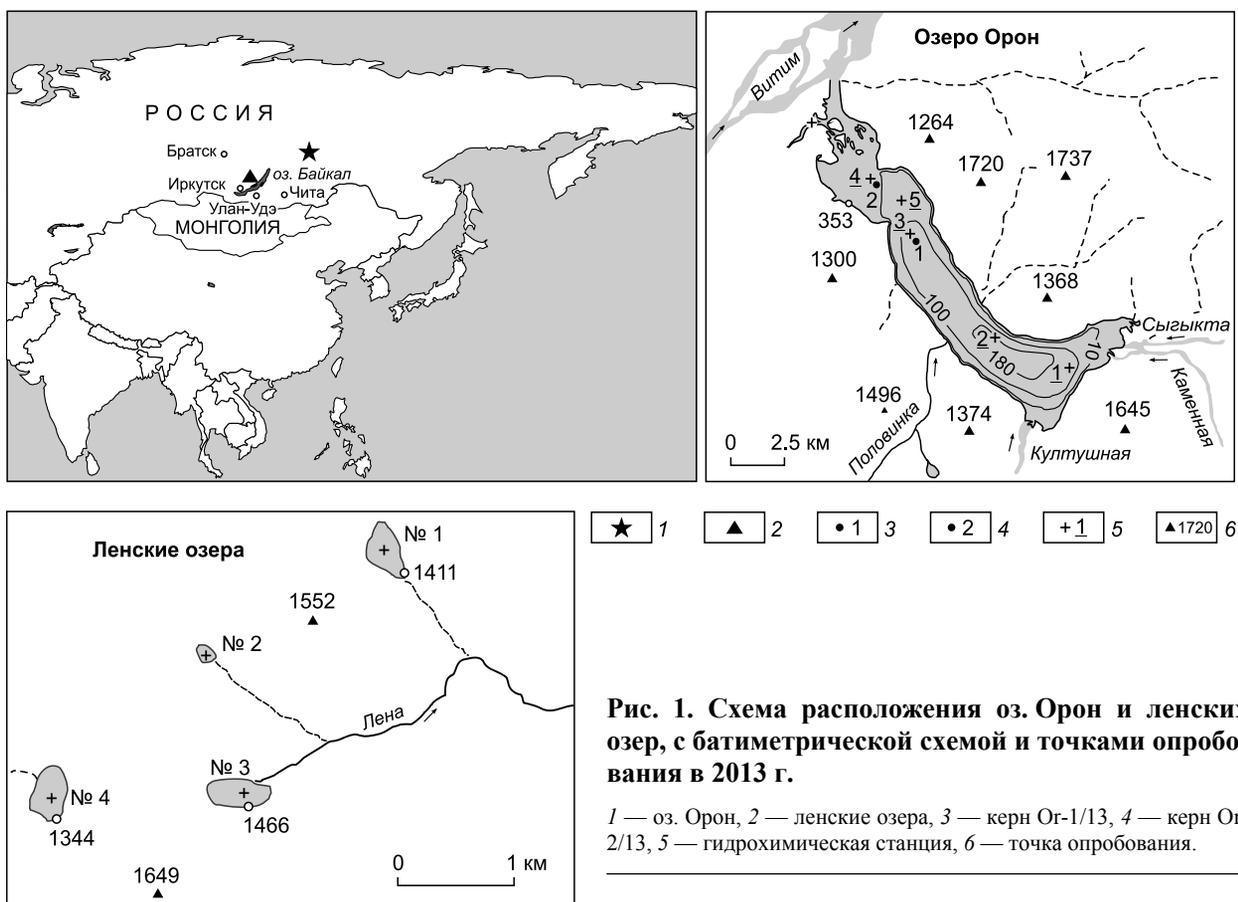


Рис. 1. Схема расположения оз. Орон и ленских озер, с батиметрической схемой и точками опробования в 2013 г.

1 — оз. Орон, 2 — ленские озера, 3 — ядро Og-1/13, 4 — ядро Og-2/13, 5 — гидрохимическая станция, 6 — точка опробования.

Исследуемые регионы очень чувствительны к изменению уровня влажности, поскольку северо-западный перенос и проникновение восточно-азиатских муссонов ослаблены. Зимний Сибирский антициклон блокирует все внешнее воздействие [Кузнецова, 1978; Ding, 1990]. Озеро Орон и ленские озера расположены на удалении 400—900 км от промышленных центров Восточной Сибири и Забайкалья (см. рис. 1).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Отбор проб в водной толще озер. Образцы воды отбирались с четырех станций на глубинах 1, 20 и 100 м в марте 2013 г. и двух станций с поверхности воды в августе 2013 г. (см. рис. 1). Четыре ленских озера были исследованы в августе 2013 г.

Гидрохимические исследования. Образцы воды были профильтрованы через поликарбонатные фильтры с размером пор 0.45 мкм. Определение химических компонентов проводили общепринятыми в гидрохимии поверхностных вод методами [Wetzel, Likens, 1991; Барам и др., 1999; Руководство..., 2009]. Катионы определяли атомно-абсорбционным методом, анионы — методом микроколочной ВЭЖХ. Измерения концентраций биогенных элементов выполняли колориметрическим методом: минерального фосфора с молибденово-кислым аммонием, нитритов с реактивом Грисса, аммонийного азота индофенольным методом, кремния по желтому кремнемолибденовому комплексу. Кислород титровали по методу Винклера. Содержание органического вещества (ОВ) определяли по перманганатной окисляемости. Фотосинтетическая активность фитопланктона определялась согласно [Wetzel, Likens, 1991].

Определение современного состава фитопланктона оз. Орон. Пробы фитопланктона отбирали на тех же станциях, что и гидрохимические. Отбирали как батиметрические, так и сетные формы (использовали сеть Джеди с размером ячеек 110 мкм), которые затем фиксировали раствором Утермеля и концентрировали методом седиментации. Концентрат просматривали в световом микроскопе Peraval (Carl Zeiss, Германия) в камере объемом 0.1 мл в двойной повторности. При увел. 720 учитывали и идентифицировали сетные формы и нанопланктон, увел. 1200 — пикопланктон. Определение фитопланктона велось согласно [Матвиенко, Литвиненко, 1977; Starmach, 1985; Царенко, 1990; Round et al., 1990; Глезер и др., 1992]. Биомасса водорослей определялась с учетом индивидуальных объемов их клеток [Макарова, Пичкилы, 1970].

Отбор кернов донных осадков. Образцы донных осадков отбирались бентосным пробоотборником UWITEC. КERN Or-01/13 (57°07'58" N, 116°29'30" E) длиной 18 см был взят с глубины в 127 м, а кERN Or-02/13 (57°09'14" N, 116°27'59" E) длиной 73 см — с глубины 9 м в марте 2013 г.

Глубинно-возрастная модель кернов. Модель строили на основе распределения активностей изотопов ^{210}Pb , ^{137}Cs , ^{238}U и ^{226}Ra . Для расчета возраста использовали CRS (Constant Rate of Supply) модель накопления ^{210}Pb [Binford, 1990], расчет доли неравновесного ^{210}Pb проводили по активностям ^{226}Ra .

Диатомовый анализ. Обилие створок диатомовых, цист золотистых водорослей и спикул губок в осадках определяли на световом микроскопе Amplival (Carl Zeiss, Германия) при увел. 800 и 2000 количественным методом с использованием постоянных препаратов. Приготовление препаратов и подсчет створок проводили по методике [Грачев и др., 1997]. Водоросли идентифицировали по определителям из работ [Забелина и др., 1951; Round et al., 1990; Глезер и др., 1992]. В силу того, что *Cyclotella tripartita* и *C. ocellata* имеют много промежуточных форм, трудных для точной видовой идентификации, мы объединили эти виды диатомей в *Cyclotella-complex*.

Определение концентрации метана в пробах воды из Орона осуществляли согласно методике [Большаков, Егоров, 1987] с помощью газового хроматографа Echo-EW, точность определения составляла $\pm 5\%$, минимальная регистрируемая концентрация 0.1 мг/л. Концентрации метана рассчитывали по методике [Wiessenburg, Guinasso, 1979].

Статистическую обработку распределения диатомовых водорослей в кернах Or-01/13, Or-02/13 осуществляли на основе метода главных компонент (PCA). Метод «ящика и усов» (a box and whiskers plot method) использовали при представлении данных по гидрохимическому составу озер.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидрохимический состав озер

Озеро Орон. Значения pH варьировали между 5.18 и 5.45 в марте 2013 г. и были около 4.52 в августе 2013 г. (табл. 1). Состав воды характеризовался низкой минерализацией с общим содержанием главных ионов не более 49.5 мг/л в марте и 35.6 мг/л в августе. Сульфат-ион доминировал (до 49 % экв/л) и его концентрация отчетливо снижалась с марта (30—38 мг/л) к августу (27 мг/л). Концентрация гидрокарбонат-иона была близка к нулю (около 1.9 мг/л) в марте. Содержание кислорода в водном столбе озера довольно высокое (10—15 мг/л). Концентрации биогенных элементов низкие ($\text{NH}_4^+ = 0.03\text{—}0.08$, $\text{NO}_3^- = 0.08\text{—}0.5$, $\text{PO}_4^{3-} = 0.08\text{—}0.23$ мг/л). Общее содержание органического вещества (перманганатная окисляемость) также низкое, 0.48—0.95 мгО/л (см. табл. 1).

Эксперимент по изучению фотосинтетической активности водорослей в марте 2013 г. показал, что процессы фотосинтеза в озере не регистрировались.

Ленские озера. Общая минерализация этих озер была ниже 88.4 мг/л. Все озера относились к гидрокарбонатно-кальциевому типу, исключая озеро № 4, являющееся сульфатно-кальциевым (см. табл. 1). Уровень pH поверхностной воды был близок к нейтральному 6.8—7.6. Концентрация органического вещества составила 1.2—1.6 мгО/л, однако в озере № 2 возрастала до 4.6 мгО/л. Концентрации питательных веществ были типичны для олиготрофных озер (см. табл. 1).

Фитопланктон оз. Орон

Лето 2000—2003 гг. В фитопланктоне озера зарегистрировано 73 видовых и внутривидовых таксона (табл. 2) из 7 отделов, 12 классов, 21 порядка, 29 семейств и 40 родов [Бондаренко и др., 2004; Матвеев и др., 2006]. Диатомовые были представлены 7 видами рода *Stephanodiscus*, 4 — рода *Aulacoseira*, 2 — *Cyclotella* и *Melosira varians*. Найдены водоросли, считающиеся байкальскими эндемиками: динофитовая *Gymnodinium baicalense* var. *minor* и диатомовая *Stephanodiscus meyeri* [Genkal, Bondarenko, 2006].

Большую часть периода открытой воды пелагическая зона водоема в продукционном плане была достаточно бедной. В планктоне регистрировались единичные клетки и колонии водорослей, но в начале лета и осенью за счет интенсивного развития золотистых рода *Dinobryon* и *Chrysococcus biporus* биомасса возрастала до 300 мг/м³.

Лето 2007 г. В летнем планктоне пелагической зоны были встречены единичные клетки криптофитовых водорослей *Cryptomonas reflexa* и *Rhodomonas pusilla*, динофитовой *Peridinium bipes*, а также зеленых *Oocystis lacustris* и *Coenochloris polycocca*. Прибрежный планктон был более богат, здесь биомасса водорослей доходила до 200—300 мг/м³. *Tabellaria flocculosa* и диатомовые рода *Stephanodiscus* были найдены в местах впадения в озеро притоков.

Лето 2012 г. Только в прибрежной зоне были отмечены единичные клетки криптофитовых и зеленых водорослей, в планктоне пелагической зоны водоросли не были найдены.

Таблица 1.

Гидрохимический состав вод озера Орон и ленских озер

№ станции/ № озера	Глубина воды, м	рН	ЕС, мкСм·см ⁻¹	O ₂ , мг/л	HCO ₃ ²⁻	Cl	SO ₄ ²⁻	Na ⁺	K ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Si	NH ₄ ⁺	NO ₂ ⁻	PO ₄ ³⁻	NO ₃ ⁻	PO*
					мг/л												
Оз. Орон (март 2013 г.)																	
1	1	5.45	100.3	10.23	3.17	0.06	35.71	1.22	0.92	3.20	3.5	0.27	0.04	0	0.016	0.23	0.55
	20	5.25	84.82	11.75	2.20	0.04	30.30	0.73	0.65	3.15	3.0	0.15	0.03	0	0.014	0.15	0.48
	100	5.2	87.93	10.04	1.22	0.02	31.83	0.75	0.66	3.25	3.1	0.17	0.08	0.003	0.012	0.08	0.95
2	1	5.2	106.2	14.59	1.95	0.03	38.48	0.99	0.87	3.75	3.7	0.24	0.05	0.002	0.014	0.09	0.71
	20	5.18	84.97	11.89	1.83	0.02	30.72	0.73	0.65	3.12	2.9	0.14	0.03	0.002	0.018	0.07	0.67
3	1	5.21	101.6	15.38	1.95	0.03	38.56	0.96	0.84	3.55	3.6	0.27	0.05	0.002	0.015	0.12	0.67
4	1	5.22	102.6	14.87	1.71	0.08	37.98	0.98	0.85	3.4	3.7	0.30	0.04	0.002	0.016	0.12	0.55
Оз. Орон (август 2013 г.)																	
4	1	4.55	73.37	9.90	0.24	0.04	26.82	0.70	0.62	5.00	2.2	2.25	0	0.001	0	0.47	0.84
5	1	4.52	75.03	—	0.37	0.03	26.88	0.68	0.61	4.94	2.1	2.22	0	0.001	0	0.52	0.76
Ленские озера (август 2013 г.)																	
№ 1	1	7.18	28.76	—	9.27	0.106	5.76	0.34	0.08	4.16	0.45	1.37	0	0.001	0.021	0.10	1.60
№ 2	1	6.86	24.86	—	10.25	0.100	3.77	0.38	0.07	3.46	0.56	1.37	0.01	0.003	0.012	0.27	4.65
№ 3	1	7.25	41.97	—	10.98	0.150	9.28	0.49	0.10	5.40	0.82	1.15	0.01	0.001	0.003	0.05	1.22
№ 4	1	7.68	137.0	—	32.94	0.130	32.27	0.94	0.17	19.72	2.40	2.08	0.02	0.001	0.012	0.07	1.22

* Перманганатная окисляемость.

Таблица 2.

Состав фитопланктона оз. Орон в 2000—2013 г.

Отдел	2000—2003 гг.		2007 г.		2012—2013 гг.	
	Σ родов	Σ видов	Σ родов	Σ видов	Σ родов	Σ видов
Сyanophyta	7	8	3	4	1	1
»	2	7	2	6	2	6
»	7	16	3	4	3	4
Dinophyta	3	4	2	2	2	2
Bacillariophyta	10	22	8	15	7	12
Chlorophyta	10	15	5	6	4	5
Euglenophyta	1	1	1	1	3	3
Всего	40	73	23	33	22	33

Март 2013 г. В пелагической зоне единично встречены *Cryptomonas reflexa*, *Rhodomonas pusilla* и небольшое количество створок центрических диатомовых *Cyclotella*-complex, оставшихся в толще воды после вегетации. В августе 2013 г. в пробах воды из пелагической зоны водоросли не обнаружены.

Литолическое строение и глубинно-возрастная модель кернов

Керн Or-01/13. Донный осадок представлен мелкозернистыми алевропелитами с черными про- слоями мощностью до 0.5 мм. Следов перерыва или катастрофического осадконакопления не обнаруже- но. Активность неравновесного ²¹⁰Pb была 1—2 Бк/кг в интервале керна 8—9 см и имела негативное значение ниже 9 см (рис. 2). Согласно CRS-модели, интервал 7—8 см формировался в 1870—1872 гг., а интервал 2—3 см в 1985 г. Значимый пик активности ¹³⁷Cs в интервале 2—3 см может быть соотнесен с Чернобыльской катастрофой. Экстраполированный возраст для интервала 10 см соответствует 1800 г.

Керн Or-02/13. Верхняя часть керна (0—29 см) представлена мелкозернистыми оливково-корич- невыми алевропелитами. Нижняя часть (29—73 см) сложена светло-коричневыми алевропелитами с обильными включениями органического детрита, где остатки водного мха *Fontinalis* sp. были наиболее обильны. Хотя осадок, вскрытый керном, формировался в условиях мелководья, но глубинно-возраст- ная модель верхней части керна во многом схожа с керном Or-01/13. Согласно этой модели, интервалы 8—9 и 4—5 см формировались в 1867—1870 гг. и 1969 г. соответственно. Первый отчетливый пик активности ¹³⁷Cs обнаруживался в интервале 4—5 см, и этот пик может быть соотнесен с началом (1962— 1964 гг.) массового испытания ядерного оружия. Экстраполированный возраст интервала 10 см равен 1816 г.

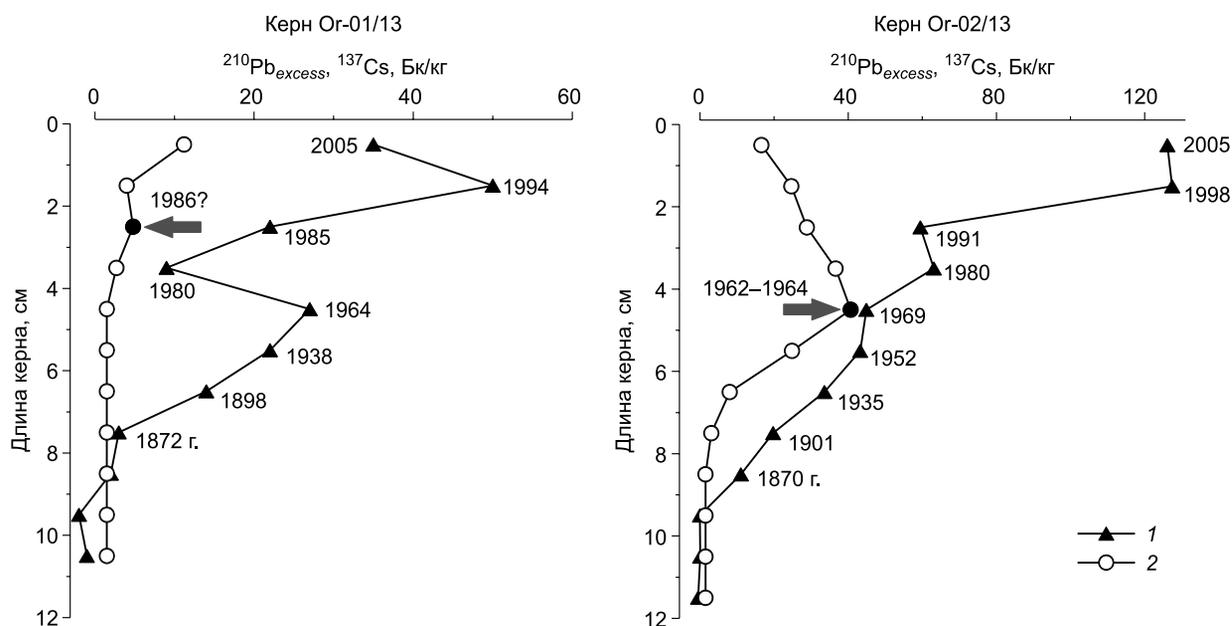


Рис. 2. Глубинно-возрастная модель кернов из оз. Орон на основе распределения активностей изотопов ^{210}Pb , ^{137}Cs , ^{238}U и ^{226}Ra .

Стрелками показаны максимумы активности ^{137}Cs , вероятнее всего, связанные с массовым испытанием ядерного оружия и Чернобыльской аварией. 1 — $^{210}\text{Pb}_{\text{excess}}$, 2 — ^{137}Cs .

Диатомовый анализ кернов

Керн Or-01/13. Диатомовые представлены 95 видами и 48 родами, из них двадцать один планктонный вид (табл. 3). Наибольшее число отмечено для родов *Aulacoseira* и *Cyclotella*. Другие роды в видовом отношении бедны. Присутствовали единичные створки переотложенных вымерших видов из родов *Actinocyclus*, *Aulacoseira*, *Miosira* (по 1 таксону). Доминирующее положение вдоль всего керна занимали створки *Cyclotella*-complex (5.6—63.6 %) и *Tabellaria flocculosa* (5.8—19.1 %) (рис. 3). Из рода *Aulacoseira* на отдельных горизонтах в массе встречались *A. lirata* и *A. italica*, а *A. islandica* (и ее споры) присутствовала постоянно во всех пробах. Остальные виды имели низкие показатели численности. По числу видов в осадках преобладали бентосные диатомеи — 74 таксона рангом ниже рода (78 % общего состава). Богатые видами роды: *Navicula* — 12 таксонов, *Eunotia* — 11, *Pinnularia* — 5, остальные представлены 1—2 видами. В массе встречались виды родов *Achnanthes*, *Eunotia*, *Hannaea*, *Navicula*, *Amphora* и *Pinnularia*. Численность бентосных форм в осадках достигала 2.4—13.8 млн ств./г (26.6—63.9 %), а планктонных — 3.4—18.8 млн ств./г (36.1—73.4 %). Общая численность створок диатомей в толще отложений изменялась в пределах 7.4—31.1 млн ств./г. Найдены цисты золотистых водорослей, 1.7—4.5 млн экз./г. Метод главных компонентов показал, что характер распределения вдоль керна планктонных и бентосных видов различен, при этом распределение *Cyclotella*-complex отлично от распределения других диатомовых (см. рис. 3).

Керн Or-02/13. В керне обнаружено 108 бентосных видов из 55 родов и 28 планктонных из 12 родов. Роды *Aulacoseira* и *Cyclotella* имели наибольшее число видов (см. табл. 3). Планктонные и бентосные водоросли были найдены в количестве 1.7—68.2 млн ств./г (29.6—69.6 %) и 3.4—48 млн ств./г (30.4—70.3 %) соответственно. Отмечено обилие цист золотистых водорослей (0.2—9.7 млн экз./г), присутствовали спикулы губок (10—20 тыс. экз./г). Планктонные виды *Cyclotella*-complex, *Tabellaria flocculosa*, *Aulacoseira lirata* и *A. italica* были доминантами (рис. 4). Отмечалось присутствие древних переотложенных видов родов *Miosira*, *Actinocyclus*, *Lobodiscus* и *Aulacoseira* в количествах 0.01—0.27 млн ств./г. Общее содержание диатомовых вдоль керна изменялось от 5.3 до 111.6 млн ств./г, при этом планктонных в нижней части керна (29—73 см) больше, чем в верхней (0—29 см).

Согласно результатам метода главных компонентов, наиболее значимые изменения в видовом составе диатомей могут быть описаны следующими условными группами: *Cyclotella*-complex, *Tabellaria flocculosa* и цисты; *Navicula*, *Pinnularia* и *Surirella*; *Achnanthes* и *Eunotia*; виды рода *Aulacoseira* (см. рис. 4).

Таблица 3.

Видовой состав планктонных диатомей оз. Орон

Диатомовые виды	Донные осадки		Вода озера 2000—2007 гг.*
	кern Or-02/13	кern Or-1/13	
1. <i>Aulacoseira ambigua</i>	1	1	0
2. <i>A. baicalensis</i>	1	1	0
3. <i>A. granulata</i>	1	0	1
4. <i>A. islandica</i>	2	2	0
5. <i>A. italica</i>	3	3	2
6. <i>A. lirata</i>	3	3	2
7. <i>A. valida</i>	2	2	3
8. <i>A. sp.</i>	1	1	0
9. <i>Melosira varians</i>	1	1	2
10. <i>Cyclotella ocellata</i>	3	3	3
11. <i>C. tripartita</i>	3	3	3
12. <i>C. baicalensis</i>	0	1	0
13. <i>C. meneghiniana</i>	1	1	1
14. <i>C. sp.</i>	0	1	0
15. <i>C. sp.1</i>	1	0	0
16. <i>Cyclostephanos dubius</i>	1	1	1
17. <i>Pliocaenicus costatus</i>	1	1	0
18. <i>Ellerbeckia arenaria</i>	1	0	0
19. <i>E. arenaria</i> var. <i>teres</i>	1	0	0
20. <i>Stephanodiscus meyeri</i>	1	1	2
21. <i>St. sp.</i>	1	0	0
22. <i>St. sp.1</i>	1	0	0
23. <i>Orthoseira dendroteres</i>	1	0	0
24. <i>Asterionella formosa</i>	1	1	3
25. <i>Tabellaria fenestrata</i>	2	2	2
26. <i>T. flocculosa</i>	3	3	3
27. <i>Diatoma elongatum</i>	1	0	1
28. <i>Ulnaria acus</i>	2	1	2
29. <i>U. ulna</i>	1	0	1
30. <i>U. ulna</i> var. <i>danica</i>	1	1	0

Примечание. 0 — не обнаружены, 1 — < 1 %; 2 — 1—5 %; 3 — > 5 %.

* Согласно [Матвеев и др., 2006; Генкал и др., 2011].

Концентрация метана

Концентрация метана в поверхностной воде при переходе от глубоководной части озера к мелководной была 229.9 (ст. 5) и 250.6 (ст. 4) нмоль/л.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

За последние 14 лет проявился отчетливый тренд на снижение видового разнообразия фитопланктона, количество таксонов снизилось в 2 раза (см. табл. 2). В настоящее время *Gloeocapsopsis chroococoides*, *Bitrichia chodatii*, *Dinobryon korshikovii* и другие виды, типичные для горных озер Северного полушария, исчезли из планктона оз. Орон. Только в небольших количествах фитопланктон регистрируется в местах впадения в озеро рек Сыгыкта и Култушная. Хорошо известно, что большинство водорослей предпочитают поступление питательных веществ пульсирующими добавками [Sommer, 1985]. Низкое видовое разнообразие фитопланктона свойственно озерам Европы, подвергшимся закислению [Marchetto, 1998; Pugnetti, Bettinetti, 1999; Fott et al., 1999; Catalan et al., 2002]. Например, в подледный период в озерах Итальянских Альп количественно развиты 4—5 видов золотистых и 1—2 динофитовых, а сразу после вскрытия озер в планктоне бурно развиваются криптофитовые, особенно виды рода *Rhodomonas*, летом и осенью доминируют зеленые жгутиконосцы [Fott et al., 1999; Pugnetti, Betti-

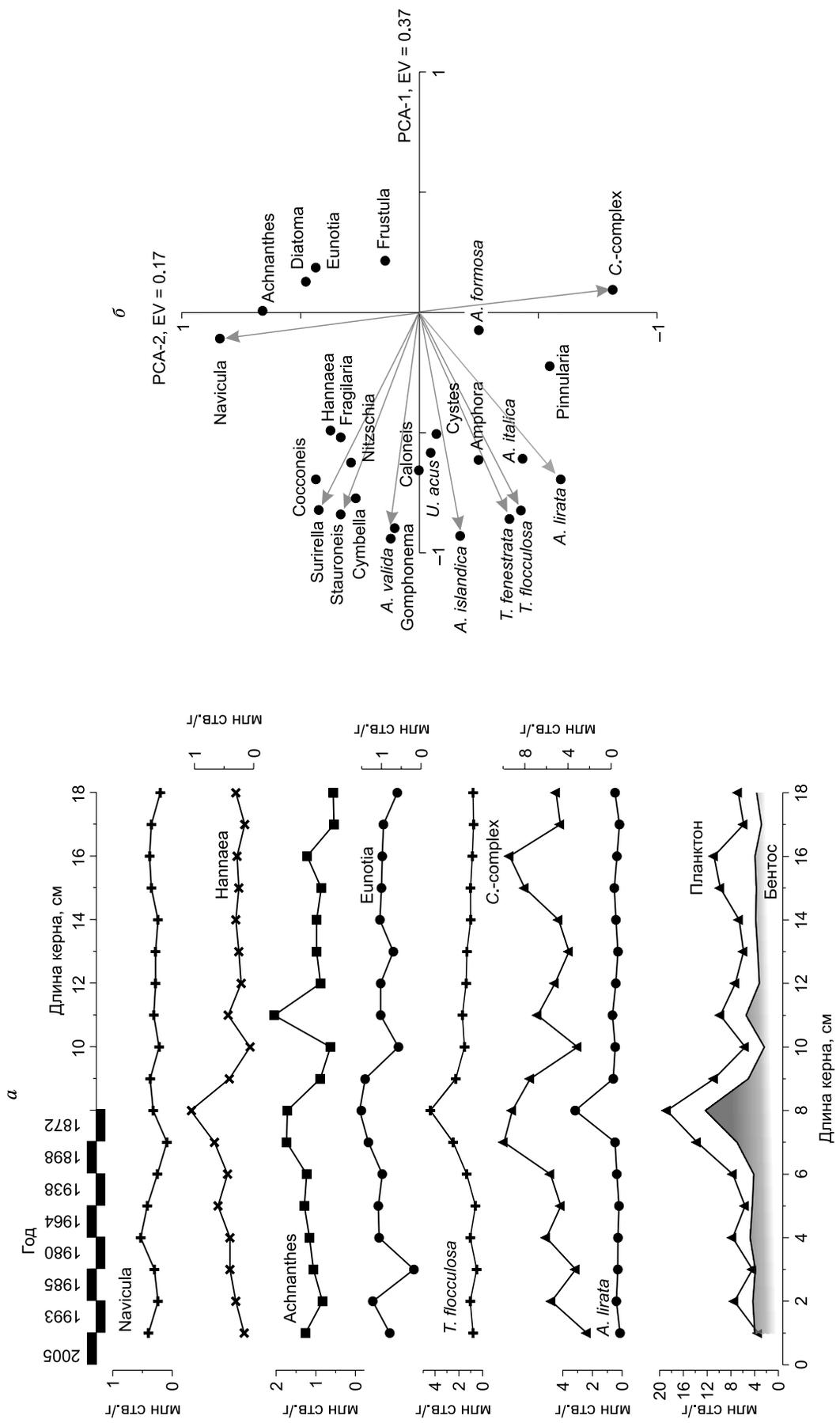


Рис. 3. Распределение доминирующих диатомовых видов вдоль ядра От-01/13 (а) и результаты анализа метода главных компонент (PCA) (б).

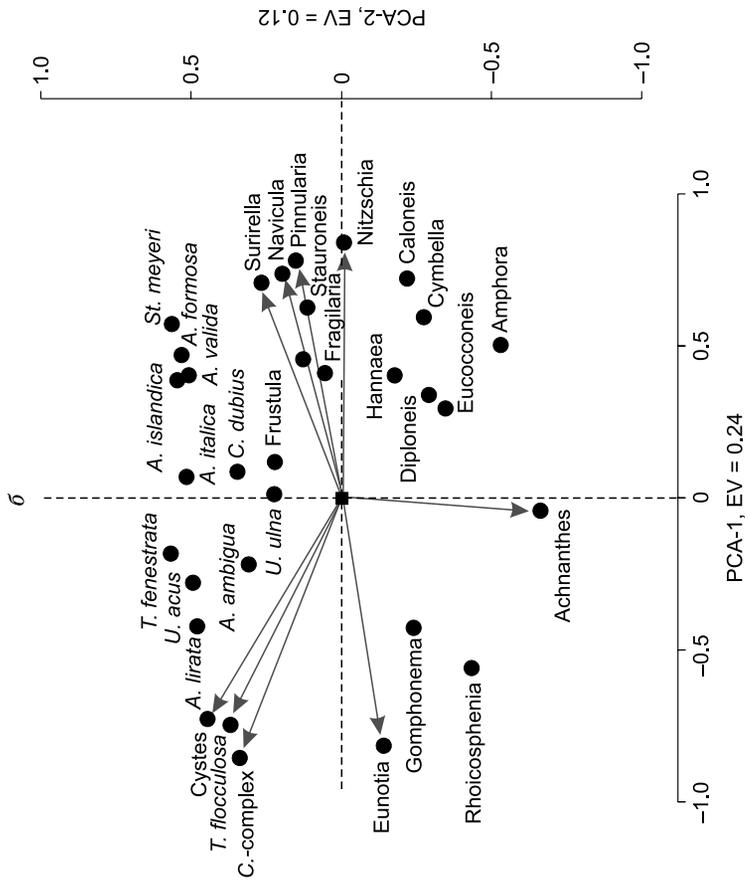
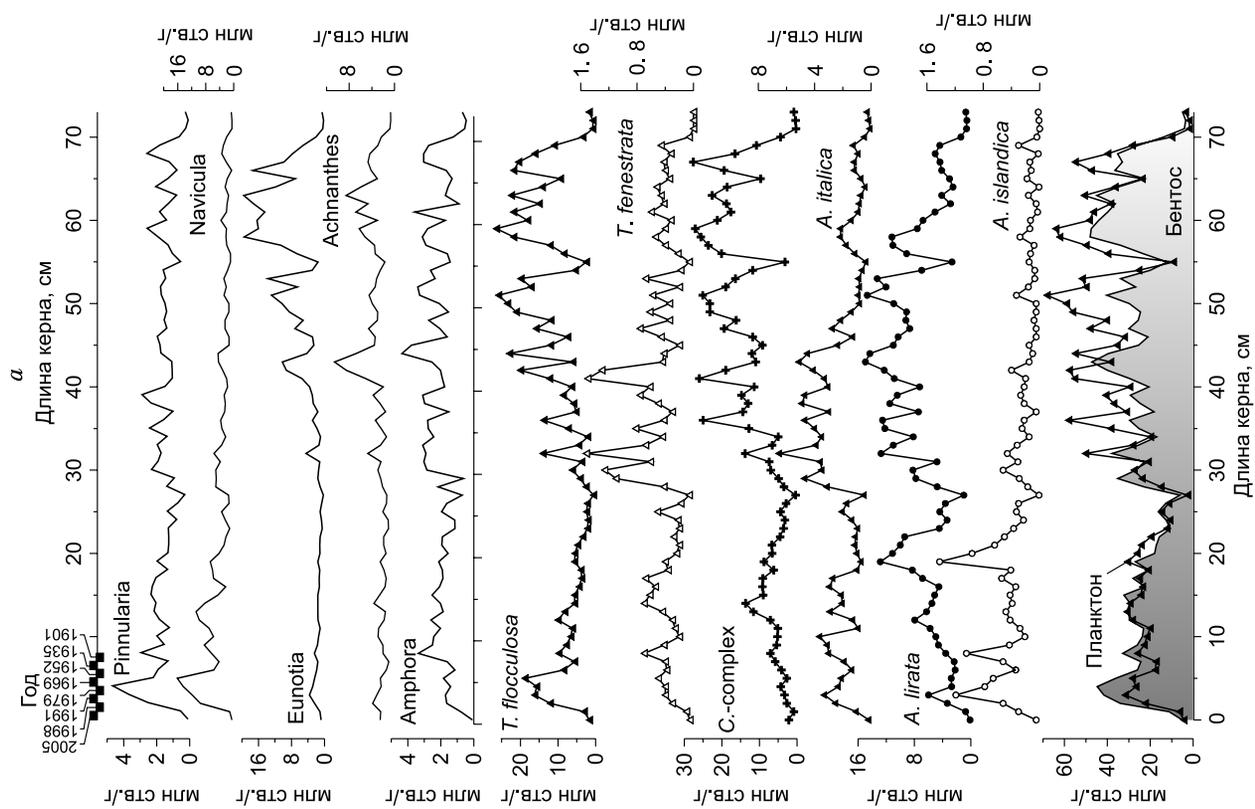


Рис. 4. Распределение доминирующих диатомовых видов вдоль кер-на Or-02/13 (а) и результаты анализа метода главных компонент (PCA) (б).



Рис. 5. Вариации некоторых гидрохимических показателей оз. Орон и его притоков.

Данные до 2013 г., согласно [Томилов, 1952; Матвеев и др., 2006]), ленских озер и талых вод ледников Кодара [Чебыкин, Осипов, 2010; Осипов и др., 2012] за последние 80 лет. 1 — среднее значение, 2 — среднее значение \pm SD, 3 — среднее значение \pm 1.96SD.

netti, 1999; Hinder et al., 1999]. В закисленных озерах Татр зеленым жгутиковым сопутствуют динофитовые родов *Peridinium*, *Woloszynskia* и *Katodinium* [Fott et al., 1999].

Диатомовые чувствительны ко многим факторам окружающей среды, таким как ионный состав, уровень pH, содержание растворенного органического углерода и питательных веществ. Более того, по сравнению с другими водорослями развитие диатомей наиболее близко соотносится с изменением химического состава и качеством воды [Давыдова, 1985; Potapova et al., 2004; Kelly et al., 2008; Генкал и др., 2011]. Диатомовая летопись Орона показывает, что в последние 25 лет численность диатомовых стала экстремально низкой. В последние десятилетия из озера исчезла и рыба. Для объяснения столь существенных изменений в экосистеме озера нами рассматривается несколько гипотез.

Гипотеза — закисление озера. Хорошо известно, что структура диатомовых сообществ является индикатором уровня закисления и pH вод, а цикл развития диатомей нарушается при низких pH [Goldman et al., 1982; Трифонова, 1990; Корнева, 1996; Lopez-Archilla et al., 2001; Баринаева и др., 2006]. Согласно некоторым авторам, наиболее значимая перестройка диатомовых сообществ происходит при pH < 6.0—5.5, когда доля диатомовых класса *Centrophyceae* резко снижается, а доля стенобионтных видов увеличивается [Battarbee et al., 1984; Dixit et al., 1988; Корнева, 1996].

Отметим, что Орон не всегда имел низкие значения pH воды, как сейчас. Например, в 1949 г., pH = 6.2, а его главных притоков в 1930—1960 гг. 6.0—6.8 (рис. 5). Двенадцать видов рыб постоянно обитало в озере в 1940—1950 гг. [Томилов, 1954], что может являться показателем его высокой биопродуктивности в прошлом. Деграция рыбного сообщества отмечается во многих озерах, подверженных закислению [Schindler et al., 1985].

Можно предположить, что снижение pH и, как следствие, деграция биопродуктивности озера были вызваны глобальным антропогенным фактором — закислением водоема. Имеется множество свидетельств из различных точек Европы, что в 1950—1990 гг. резко возросло содержание сульфатов в атмосферных осадках, в результате этого многие пресноводные водоемы были закислены [Charles et al., 1989; Marchetto, 1998; Bishop et al., 2008; Moldan et al., 2013; Battarbee et al., 2014]. Очевидно, что диатомовая летопись Орона также имеет следы этого глобального процесса, так как в Восточной Сибири преобладает влагоперенос из Северной Атлантики через Европу.

Мы предполагаем, что частичное замещение *Cyclotella*-complex видами *Aulacoseira lirata*, *A. italica*, *Tabellaria flocculosa*, которое случилось в 1950—1985 гг. (см. рис. 3, 4, 6), может быть откликом на

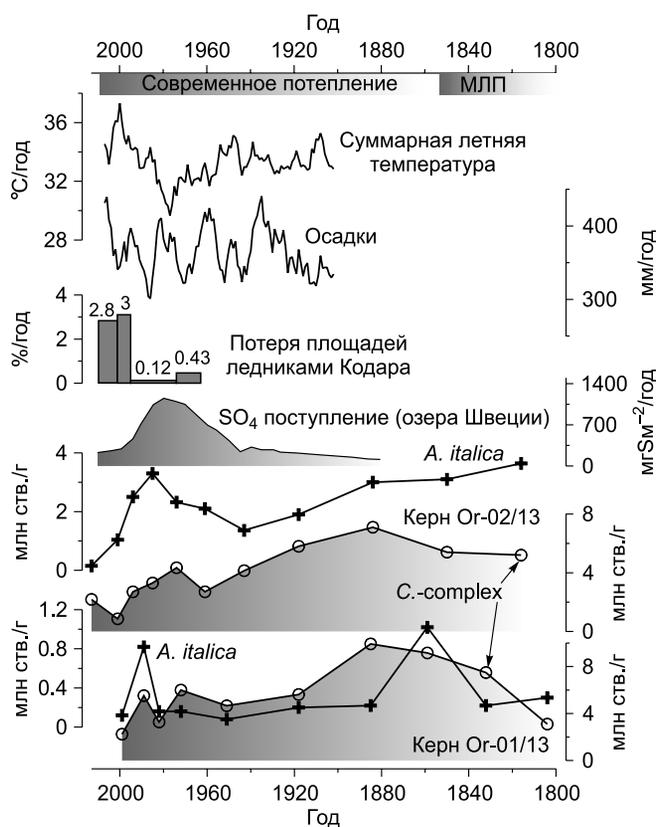


Рис. 6. Сопоставление диатомовых записей из оз. Орон с закислением озер Швеции [Moldan et al., 2013], флуктуацией ледников и снежников Кодара [Stokes et al., 2013] и региональных климатических параметров (<http://climate.geog.udel.edu>).

закисление озер. Диатомеи *Cyclotella*-complex очень часто встречаются в пресных озерах Восточной Сибири [Генкал, Бондаренко, 2004; Генкал и др., 2011], но водоросли этого рода часто отсутствуют в озерах, подвергшихся закислению [Rühland et al., 2008; Smol, Stoermer, 2010]. В то же время некоторые представители родов *Aulacoseira* и *Tabellaria* более толерантны к низкому уровню pH [Ginn et al., 2007b]. Метод главных компонентов для ядра Or-01/13 отчетливо показывает, что в глубоководной части озера *Cyclotella*-complex развивается в других условиях, чем *Aulacoseira lirata*, *A. italica* и *Tabellaria flocculosa* (см. рис. 3).

За последние 20—25 лет уровень сульфатных выпадений в Европе резко сократился, и экосистемы многих озер начали восстанавливаться от закисления [Evans et al., 2001; Moldan et al., 2013]. Ленские озера расположены ближе к индустриальным центрам Восточной Сибири,

чем Орон (см. рис. 1), но средняя величина pH в них равна 7.4, а концентрация сульфатов невысокая (около 8 мг/л). Концентрация сульфатов в притоках Орона также невысокая (см. рис. 5). После 1990-х годов в глобальном плане выпадения атмосферного сульфата резко снизились, но в Ороне его концентрация была по-прежнему высокой (18—32 мг/л), что выше среднего значения для Восточной Сибири (6—9 мг/л), а среднее значение pH стало < 5.5. В это же время количество центрических видов водорослей и общее число диатомей сократилось в 2 и > 3 раза соответственно (см. рис. 5, 6). Основываясь на этом, мы предполагаем, что фактор глобального закисления не играл ключевой роли в экологическом коллапсе оз. Орон.

Гипотеза — ледник, снежники и сезонный снежный покров. Водосборные бассейны притоков Орона расположены в высокогорной части Кодарского хребта (2500—2800 м над ур. м.), где находятся ледники, снежники и часты выпадения снега в летнее время [Преображенский, 1960; Новикова, Гринберг, 1972; Пластинин, 1993; Stokes et al., 2013; Osipov, Osipova, 2014]. pH кодарских ледников и снега равен 5.2—6.2 (см. рис. 5). В начале 2000-х годов величина pH воды рек Култушная и Половинка снизилась по сравнению с 1949 г. (см. рис. 5). Отметим, что диатомеи начинают строить свои створки, если уровень растворенного кремния в воде больше 0.2 мг/л [Wetzel, Likens, 1991]. Между тем содержание растворенного кремния (0.18—0.78 мг/л) в талой воде ледников и снежников зачастую близко к этому лимиту [Чебыкин, Осипов, 2010]. Мы предполагаем, что низкое содержание питательных веществ (в частности, кремния) и низкое значение pH воды в Ороне могли быть, вероятнее всего, индуцированы поставкой ультрапресных талых вод ледниками, снежниками и сезонным снежным покровом, когда интенсивность их таяния была высокой.

Согласно глубинно-возрастной модели кернов, донный осадок формировался в течение МЛП и СП. Результаты диатомового анализа показывают, что диатомовые более успешно развивались в течение МЛП, чем в СП (см. рис. 3, 4, 6). Палеоклиматические реконструкции показывают, что в Восточной Сибири температура воздуха в МЛП была на 1.5—2.0 °C ниже по сравнению с 1961—1990 гг. [Briffa et al., 2001; Osborn, Briffa, 2006]. Вероятнее всего, в условиях Кодарского хребта этот градиент был еще больше, а ледники и снежники имели положительный баланс в течение МЛП. В Северном полушарии переход от МЛП к СП пришелся примерно на 1850—1860 гг. [Moberg et al., 2005; Osborn, Briffa, 2006]. Наши данные показывают, что диатомовые, в частности, *Cyclotella*-complex, начали деградировать начиная с 1880-х годов. Эта деградация проходила на фоне высоких летних региональных температур (см. рис. 6), и, вероятнее всего, в течение 1880—1958 гг. ледники и снежники Кодара начали таять. Этот сценарий можно проиллюстрировать взаимоотношением между климатическими параметрами и диато-

мовыми сообществами в 1960—1980 гг. В это время происходило снижение среднелетних температур, но количество атмосферных осадков было высоким, и, очевидно, в горах они выпадали в виде снега. Как результат этих климатических условий, кодарские ледники и снежники таяли неактивно до 1995 г. [Stokes et al., 2013]. Следовательно, поставка в озеро ультрапресных вод была низкой, и численность диатомей *Cyclotella*-комплекс незначительно увеличилась (см. рис. 6).

Начиная с 1980-х годов глобальные и региональные температуры значительно возросли [Brohan et al., 2006; Wilson et al., 2007], как результат площадь ледников и снежников Кодара сократилась в среднем на 40 % с 1995 г., а некоторые ледники потеряли более 93 % своей площади [Stokes et al., 2013]. При этом за последнюю декаду среднегодовой уровень атмосферных осадков был высоким (см. рис. 6), и интенсивность поставки ультрапресных вод при таянии сезонного снежного покрова также была высока. Мы предполагаем, что драматическое снижение количества диатомовых после 1990-х годов было вызвано интенсивным притоком талых вод, обедненных питательными компонентами.

Гипотеза — эндогенный фактор. По нашему мнению, концентрации метана в Ороне в 229.9 и 250.6 нмоль/л могут подтверждать эту гипотезу. Для примера, средняя концентрация метана в воде Байкала равна 4 нмоль/л, однако в местах разгрузки газовых гидратов его концентрация возрастает до 100—1000 нмоль/л [Schmid et al., 2007]. В большинстве случаев высокая концентрация метана в малых озерах может быть вызвана высоким содержанием органической компоненты в осадке вследствие или высокой биопродуктивности озера, или притока поверхностных вод, обогащенных органической составляющей [Walter et al., 2007; Pimenov et al., 2010]. Однако оз. Орон было олиготрофным озером, по крайней мере, последние 60 лет [Томилов, 1954; Матвеев и др., 2006], а большая часть водосборного бассейна расположена в горном ландшафте со слабо развитым почвенным слоем. Мы предполагаем, что регистрируемый метан имеет эндогенное происхождение. Подтверждением этого может являться тот факт, что один из малых притоков Орона, берущий начало из источника, расположенного в непосредственной близости от береговой линии озера, имеет концентрацию сульфат-иона в 22 мг/л [Томилов, 1954], что выше концентраций сульфат-иона, регистрируемых в других притоках озера и атмосферных выпадениях (см. рис. 5). При этом концентрация сульфат-иона малого притока близка к концентрации сульфат-иона в Ороне (см. рис. 5). Интересно, что повышенная концентрация сульфат-иона регистрировалась и в ленском озере № 4 в 2013 г. (см. табл. 1). На наш взгляд, высокая вероятность, что повышенное содержание сульфат-иона в Ороне и ленском озере № 4 объясняется разгрузкой подземных вод. Согласно батиметрической схеме Орона, озеро формировалось вдоль глубинных разломов, и метан, и сульфат-ион могут поступать в озеро вдоль этих разломов. Повышенная эмиссия эндогенного метана вследствие сейсмической активности региона, видимо, могла индуцировать короткие экологические катастрофы, следами которых могут являться эпизоды резкого сокращения численности диатомей практически до нулевых значений после 1990 гг. и на горизонтах 27 и 55 см керна Or-02/13. В Байкале схожие массовые «заморы» голомянки также связывают с разгрузкой эндогенного метана.

Взаимодействие между антропогенными и натуральными факторами. Исходя из всех полученных результатов, мы предполагаем, что приток в озеро талых вод из ледников, снежников и сезонного снега был главным фактором, вызвавшим деградацию биопродуктивности озера, при этом изменения в поступлении питательных веществ более важны, чем снижение уровня pH. Для примера, диатомей родов *Cyclotella* и *Aulacoseira* начинают расти весной в интерстициальной ледовой воде, т.е. являются ледовыми водорослями, и этот тип вегетации характерен для горных озер Восточной Сибири [Cremer, Wagner, 2003; Bondarenko, Genkal, 2006; Bondarenko et al., 2006]. Однако концентрация растворенного кремния в Ороне в этот период крайне низкая (см. табл. 1), что тормозит развитие диатомовых. Изменения в первичной пищевой цепочке приводят к тому, что нарушается кормовая база рыб, и они также деградируют. Снижение численности фитопланктона, в свою очередь, приводит к повышению содержания CO₂ в воде, и, как следствие, pH снижается.

Диатомовое сообщество приспособилось к антропогенной нагрузке в 1950—1985 гг. через замещение видами, более толерантными к pH, и это воздействие на экосистему озера было не критичным. Поставка эндогенного метана в результате тектонической активности могла значительно ускорить процесс деградации первичной продукции озера.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведены результаты изучения биологической и гидрохимической составляющих горных озер Восточной Сибири, расположенных вдали от промышленных центров. Для того чтобы понять причины резкого изменения в экосистеме оз. Орон, были рассмотрены изменения в гидрохимическом составе, фитопланктоне, а также в донных осадках. Диатомовые летописи показали отчетливую тенденцию к снижению численности диатомовых водорослей в озере с конца Малого ледникового периода. Мы предполагаем, что главной причиной снижения биопродуктивности Орона была нехватка питательных

веществ в озере, связанная с поставкой ультрапресных вод за счет таяния ледников, снежников и сезонного снежного покрова Кодарского хребта в результате глобального увеличения температур в Северном полушарии. Активный сброс талых вод в озеро начался с середины 1990-х годов, что вызвало изменение рН с 6.2 до 4.2—5.2 и снижение видового разнообразия фитопланктона. В результате разрушения первичной пищевой цепочки в озере исчезла рыба. Изменения в сообществах озера могли быть ускорены выбросами эндогенного метана.

За помощь в проведении экспедиционных работ на оз. Орон выражаем свою благодарность И.В. Енущенко (ЛИН СО РАН), В.А. Исаеву, М.А. Рогову, С.В. Никишину (ФГУ ГПЗ «Витимский»), а на ленских озерах С.Ю. Петухову и Н.В. Потапской (ЛИН СО РАН).

Работы выполнены при поддержке ИП СО РАН № 50, программы ФАНО № VIII.76.1.6 (0345-2014-0008).

ЛИТЕРАТУРА

Атлас озера Байкал / Ред. Г.И. Галазий. М., Федеральная служба геодезии и картографии России, 1993, 160 с.

Барам Г.И., Верещагин А.Л., Голобокова Л.П. Применение микроколоночной высокоэффективной жидкостной хроматографии с УФ-детектированием для определения анионов в объектах окружающей среды // Аналитическая химия, 1999, т. 54, № 9, с. 962—965.

Баринова С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей — индикаторов окружающей среды. Тель-Авив, Pilies Studio, 2006, 498 с.

Безрукова Е.В., Белов А.В., Летунова П.П., Кулагина Н.В. Отклик природы Ангаро-Ленского плато на глобальные изменения климата в голоцене // Геология и геофизика, 2014, т. 55 (4), с. 594—604.

Большаков А.М., Егоров А.В. Об использовании методики фазово-равновесной дегазации при газометрических исследованиях // Океанология, 1987, т. 27, вып. 5, с. 861—862.

Бондаренко Н.А., Шевелева Н.Г., Рожкова Н.А., Кравцова Л.С., Слугина З.И., Ситникова Т.Я., Матвеев А.Н., Самусенок В.П., Юрьев А.Л., Вокин А.И., Евстигнеева Т.Д. Биоразнообразие гидробионтов оз. Орон (Витимский государственный природный заповедник) // Труды кафедры зоологии позвоночных. Иркутск, Изд-во Иркут. ун-та, 2004, т. 2, с. 164—177.

Генкал С.И., Бондаренко Н.А. Bacillariophyta планктона горных озер бассейна реки Лены. 1. Centrophuseae // Ботанический журнал, 2004, № 10, с. 1588—1593.

Генкал С.И., Бондаренко Н.А., Щур Л.А. Диатомовые водоросли озер юга и севера Восточной Сибири. Рыбинск, Рыбинский дом печати, 2011, 71 с.

Глезер С.И., Макарова И.В., Моисеева А.И., Николаев В.А. Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. II (2). СПб., Наука, 1992, 125 с.

Грачев М.А., Лихошвай Е.В., Воробьева С.С., Хлыстов О.М., Безрукова Е.В., Вейнберг Е.В., Гольдберг Е.Л., Гранина Л.З., Корнакова Е.Г., Лазо Ф.И., Левина О.В., Летунова П.П., Отинов П.В., Пирог В.В., Федотов А.П., Яскевич С.А., Бобров В.А., Сухоруков Ф.В., Резчиков В.И., Федорин М.А., Золотарев К.В., Кравчинский В.А. Сигналы палеоклиматов верхнего плейстоцена в осадках озера Байкал // Геология и геофизика, 1997, т. 38 (5), с. 957—980.

Давыдова Н.Н. Диатомовые водоросли — индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л., Наука, 1985, 244 с.

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

Коллектив участников проекта «Байкал-бурение». Позднекайнозойская палеоклиматическая запись в осадках озера Байкал (по результатам исследования 600-метрового керна глубокого бурения) // Геология и геофизика, 2000, т. 41 (1), с. 3—32.

Корнева Л.Г. Влияние кислотности на планктонные диатомовые водоросли в слабоминерализованных лесных озерах северо-запада России // Биология внутренних вод, 1996, № 1, с. 33—42.

Кузнецова Л.П. Перенос влаги в атмосфере над территорией СССР. М., Наука, 1978, 91 с.

Макарова И.В., Пичкилы Л.О. К некоторым вопросам методики вычисления биомассы фитопланктона // Ботанический журнал, 1970, т. 55, № 10, с. 1788—1494.

Матвеев А.Н., Самусенок В.П., Рожкова Н.А., Бондаренко Н.А., Кравцова Л.С., Шевелева Н.Г., Слугина З.В., Юрьев А.Л. Биота Витимского заповедника: структура биоты водных экосистем. Новосибирск, Академ. изд-во «Гео», 2006, 255 с.

Матвієнко О.М., Литвиненко Р.М. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. III. Частина 2. Пірофітові водорості — Ruggophyta. Київ, Наук. думка, 1977, 385 с.

Новикова З.С., Гринберг А.М. Кодарский хребет (бассейны рек Чары и Витима). Каталог ледников СССР: Лено-Индигирский район. Т. 17 (2). Л., Гидрометеиздат, 1972, 43 с.

Осипов Э.Ю., Осипова О.П., Голобокова Л.П. Оценка современного состояния южного Сыгыттинского ледника — одного из крупнейших ледников хр. Кодар // Лед и снег, 2012, № 2, с. 51—58.

Пластинин Л.А., Плюснин В.М., Чернышов Н.И. Ландшафтно-аэрокосмические исследования экзогенного рельефообразования в Кодаро-Удоканском горном районе. Иркутск, Изд-во Иркут. ун-та, 1993, 200 с.

Преображенский В.С. Кодарский ледниковый район (Забайкалье). М., Изд-во АН СССР, 1960, 74 с.

Птицын А.Б., Чу Г., Дарьин А.В., Замана Л.В., Калугин И.А., Решетова С.А. Скорость седиментогенеза в озере Арахлей (Центральное Забайкалье) по радиогеохимическим и палинологическим данным // Геология и геофизика, 2014, т. 55 (3), с. 473—480.

Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. Ч. 1 / Ред. Л.В. Боева. Ростов-на-Дону, РосГидромет, 2009, 1044 с.

Русанов В.В. Современное состояние гидробиоценоза озера Орон // Тезисы докладов VIII съезда Гидробиологического общества РАН. Калининград, 16—23 сентября 2001 г. Калининград, Атлант НИРО, Т. 1, 2001, с. 263—264.

Скляр Е.В., Солотчина Е.П., Вологина Е.Г., Игнатова Н.Г., Изох О.П., Кулагина Н.В., Склярова О.А., Солотчин П.А., Столповская В.Н., Ухова Н.Н., Федоровский В.С., Хлыстов О.М. Детальная летопись климата голоцена из карбонатного разреза соленого озера Цаган-Тырм (Западное Прибайкалье) // Геология и геофизика, 2010, т. 51 (3), с. 303—328.

Солотчина Е.П., Скляр Е.В., Солотчин П.А., Вологина Е.Г., Склярова О.А. Минералогия и кристаллохимия карбонатов голоценовых осадков озера Киран (Западное Забайкалье): связь с палеоклиматом // Геология и геофизика, 2014, т. 55 (4), с. 605—618.

Толчин С.В., Зиновьев Е.А. Экологическая оценка оз. Орон (Витимский заповедник) // Тезисы докладов Всероссийской конференции, Томск, 14—16 ноября 2001 г. Томск, Изд-во Том. ун-та, 2001, с. 75—77.

Томилов А.А. Материалы по гидробиологии некоторых глубоководных озер Олекмо-Витимской горной страны // Труды Иркут. ун-та. Сер. биол., 1954, т. 11, с. 1—86.

Трифонова И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л., Наука, 1990, 180 с.

Царенко П.М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев, Наук. думка, 1990, 208 с.

Чебыкин Е.П., Осипов Э.Ю. Элементный состав снежно-фирновой толщи ледника Советских Географов и смежных с ним гидрологических объектов (Кодарский хребет) // Лед и снег, 2010, № 4, с. 30—40.

Шульга Е.Л. О зоопланктоне озера Орон // Труды Иркут. ун-та. Иркутск, Иркут. кн. изд-во, 1953, т. VII, вып. 1—2, с. 135—144.

Battarbee R.W., Thrush B.A., Clymo R.S., Le Cren E.D., Goldsmith P., Mellanby K., Bradshaw A.D., Chester P.F., Howells G.D., Kerr A. Diatom analysis and the acidification of lakes // Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B, 1984, v. 305, p. 451—477.

Battarbee R.W., Grytnes J.-A., Thompson R., Appleby P.G., Catalan J., Korhola A., Birks H.J.B., Heegaard E., Lami A. Comparing palaeolimnological and instrumental evidence of climate change for remote mountain lakes over the last 200 years // J. Paleolimnol., 2002, v. 28, p. 161—179.

Battarbee R.W., Charles D.F., Bigler C., Cumming B.F., Renberg I. Diatoms as indicator of lake-water acidity // The diatoms: applications for the environmental and earth sciences / Eds. E.F. Stoermer, J.P. Smol. Cambridge, Cambridge University Press, 2010, p. 98—121.

Battarbee R.W., Simpson G.L., Shilland E.M., Flower R.J., Kreiser A., Hong Yang, Gina Clarke. Recovery of UK lakes from acidification: An assessment using combined paleoecological and contemporary diatom assemblage data // Ecol. Indic., 2014, v. 37, p. 365—380.

BDP-99 (Baikal Drilling Project Members). A new Quaternary record of regional tectonic, sedimentation and paleoclimate changes from drill core BDP-99 at Posolskaya Bank, Lake Baikal // Quat. Int., 2005, v. 136, p. 105—121.

Binford M.W. Calculation and uncertainty analysis of ^{210}Pb dates for PIRLA project cores // J. Paleolimnol., 1990, v. 3, p. 253—267.

Birks H.J.B., Line J.M., Juggins S., Stevenson A.C., ter Braak C.J.F. Diatoms and pH reconstruction // Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B, 1990, v. 327, p. 263—278.

Bishop K., Rapp L., Köhler S., Korsman T. Testing the steady-state water chemistry model predictions of pre-industrial lake pH with paleolimnological data from northern Sweden // *Sci. Total. Environ.*, 2008, v. 407, № 1, p. 723—729.

Bondarenko N.A., Genkal S.I. Diatoms in mountain and alpine lakes of East Siberia // The 19th International Diatom Symposium, Listvyanka, 28 August — 3 September, 2006. Irkutsk, V.B. Sochava Institute of Geography, SB RAS, 2006, p. 20.

Bondarenko N.A., Timoshkin O.A., Roepstorff P., Melnik N.G. The under-ice and bottom periods in the life cycle of *Aulacoseira baicalensis*, a principal Lake Baikal alga // *Hydrobiologia*, 2006, v. 568 (S), p. 107—109.

Briffa K.R., Osborn T.J., Schweingruber F.H., Harris I.C., Jones P.D., Shiyatov S.G., Vaganov E.A. Low-frequency temperature variations from a northern tree ring density network // *J. Geophys. Res.*, 2001, v. 106, p. 2929—2941.

Brohan P., Kennedy J.J., Harris I., Tett S.F.B., Jones P.D. Uncertainty estimates in regional and global observed temperature changes: a new dataset from 1850 // *J. Geophys. Res.*, 2006, v. 111, D12106, doi:10.1029/2005JD006548.

Catalan J., Ventura M., Brancelj A., Granados I., Thies H., Nickus U., Korhola A., Lotter A.F., Barbieri A., Stuchlík E., Lien L., Bitušík E., 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. Paleolimnol.*, 2002, v. 28, p. 25—46.

Charles D.F., Battarbee R.W., Renberg I., van Dam H., Smol J.P. Palaeoecological analysis of diatoms and chrysophytes for reconstructing lake acidification trends in North America and Europe // *Soils, aquatic processes and lake acidification. Acid precipitation. V. 4* / Eds. S.A. Norton, S.E. Linberg, A.L. Page. New York, Springer-Verlag, 1989, p. 207—276.

Cremer H., Wagner B. The diatom flora in the ultra-oligotrophic Lake El'gygytyn, Chukotka // *Polar Biol.*, 2003, v. 26, № 2, p. 105—114.

Curtis C.J., Botev I., Camarero L., Catalan J., Cogalniceanu D., Hughes M., Kernan M., Kopáček J., Korhola A., Psenner R., Rogora M., Stuchlík E., Veronesi M., Wright R.F. Acidification in European mountain lake districts: a regional assessment of critical load exceedance // *Aquat. Sci.*, 2005, v. 67, p. 237—251.

Dillon P.J., Reid R.A., De Grosbois E. The rate of acidification of aquatic ecosystems in Ontario, Canada // *Nature*, 1987, v. 329, p. 45—48.

Ding Y.H. Buildup, air-mass transformation and propagation of Siberian High and its relations to cold surge in East Asia // *Meteorol. Atmos. Phys.*, 1990, v. 44, № 1—4, p. 281—292.

Dixit S., Dixit A., Evans R. Sedimentary diatom assemblages and their utility in computing diatom-inferred pH in Sudbury Ontario lakes // *Hydrobiologia*, 1988, v. 169, № 2, p. 293—306.

Evans C.D., Cullen J.M., Alewell C., Kopáček J., Marchetto A., Moldan F., Prechtel A., Rogora M., Veselý J., Wright R. Recovery from acidification in European surface waters // *Hydrol. Earth. Syst. Sci.*, 2001, v. 5, № 3, p. 283—297.

Fedotov A.P., Trunova V.A., Zvereva V.V., Maksimovskaya V.V., Melgunov M.S. Reconstruction of glacier fluctuation (East Siberia, Russia) during the last 160 years based on high-resolution geochemical proxies from proglacial lake bottom sediments of the Baikalsky Ridge // *Int. J. Environ. Stud.*, 2012, v. 69, № 5, p. 806—815.

Fedotov A.P., Phedorin M.A., Enuschenko I.V., Vershinin K.E., Krapivina S.M., Vologina E.G., Petrovskii S.K., Melgunov M.S., Sklyarova O.A. Drastic desalination of small lakes in East Siberia (Russia) in the early twentieth century: inferred from sedimentological, geochemical and palynological composition of small lakes // *Environ. Earth Sci.*, 2013, v. 68, p. 1733—1744.

Flower R.J., Battarbee R.G. Diatom evidence for recent acidification of two Scottish lochs // *Nature*, 1983, v. 305, p. 130—133.

Fott J., Blazo M., Stuchlík E., Strunecký O. Phytoplankton in three Tatra Mountain lakes of different acidification status // *J. Limnol.*, 1999, v. 58, p. 107—116.

Gasiorowski M., Sienkiewicz E. 20th century acidification and warming as recorded in two alpine lakes in the Tatra Mountains (South Poland, Europe) // *Sci. Total Environ.*, 2010, v. 408, p. 1091—1101.

Genkal S.I., Bondarenko N.A. Are Lake Baikal diatoms endemic? // *Hydrobiologia*, 2006, v. 568 (S), p. 143—153.

Ginn B.K., Cumming B.F., Smol J.P. Long-term acidification trends in high- and low-sulphate deposition regions from Nova Scotia, Canada // *Hydrobiologia*, 2007a, v. 586, p. 261—275.

Ginn B.K., Cumming B.F., Smol J.P. Diatom-based environmental inferences and model comparisons from 494 northeastern North American lakes // *J. Phycol.*, 2007b, v. 43, p. 647—661.

- Goldman I.C., Riley C.B., Dennett M.R.** The effect of pH in intensive microalgal cultures. I. Biomass regulation // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, 1982, v. 57, № 1, p. 1—13.
- 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, v. 59, p. 152—161.
- Jones P.D., Briffa K.R., Osborn T.J., Lough J.M., van Ommen T.D., Vinther B.M., Luterbacher J., Wahl E., Zwiars F.W., Mann M.E., Schmidt G.A., Ammann C.M., Buckley B.M., Cobb K.M., Esper J., Goose H., Graham N., Jansen E., Kiefer T., Kull C., Küttel M., Mosley-Thompson E., Overpeck J.T., Riedwyl N., Schulz M., Tudhope A.W., Villalba R., Wanner H., Wolff E., Xoplaki E.** High-resolution paleoclimatology of the last millennium: a review of current status and future prospects // *Holocene*, 2009, v. 19, p. 3—49.
- Kelly M.G., King L., Jones R.I., Barker P.A.** Validation of diatoms as proxies for phytobenthos when assessing ecological status in lakes // *Hydrobiologia*, 2008, v. 610, p. 125—129.
- Lacoul P., Freedman B., Clair T.** Effects of acidification on aquatic biota in Atlantic Canada // *Environ. Rev.*, 2011, v. 19, p. 429—460.
- Lopez-Archilla A.L., Marin I., Amils R.** Microbial community composition and ecology of an acidic aquatic environment: the Tinto River, Spain // *Microbiol. Ecol.*, 2001, v. 41, p. 20—35.
- Marchetto A.** The study of high mountain lakes in the activity of the Istituto Italiano di Hidrobiologia // *J. Limnol.*, 1998, v. 57, p. 1—10.
- Moberg A., Sonechkin D.M., Holmgren K., Datsenko N.M., Karlen W.** Highly variable Northern Hemisphere temperatures reconstructed from low- and high-resolution proxy data // *Nature*, 2005, v. 433, p. 613—617.
- Moldan F., Cosby B.J., Wright R.F.** Modeling past and future acidification of Swedish lakes // *AMBIO*, 2013, v. 42, p. 577—586.
- Muri G., Wakeham S.G., Rose N.L.** Records of atmospheric delivery of pyrolysis-derived pollutants in recent mountain lake sediments of the Julian Alps (NW Slovenia) // *Environ. Pollut.*, 2006, v. 139, p. 461—468.
- Ormerod S.J., Durance I.** Restoration and recovery from acidification in upland Welsh streams over 25 years // *J. Appl. Ecol.*, 2009, v. 46, p. 164—174.
- Osborn T.J., Briffa K.R.** The spatial extent of 20th century warmth in the context of the past 1200 years // *Science*, 2006, v. 311, p. 841—844.
- Osipov E.Y., Osipova O.P.** Mountain glaciers of southeast Siberia: current state and changes since the Little Ice Age // *Ann. Glaciol.*, 2014, v. 55, № 66, p. 167—176.
- Pimenov N.V., Kallistova A.Yu., Rusanov I.I., Yusupov S.K., Montonen L., Jurgens G., Münster U., Nozhevnikova A.N., Ivanov M.V.** Methane formation and oxidation in the meromictic oligotrophic Lake Gek-Gel (Azerbaijan) // *Microbiology*, 2010, v. 79, № 2, p. 247—252.
- Potapova M.G., Charles D.F., Ponader K.C., Winter D.M.** Quantifying species indicator values for trophic diatom indices: a comparison of approaches // *Hydrobiologia*, 2004, v. 517, p. 25—41.
- Pugnetti A., Bettinetti R.** Biomass and species structure of the phytoplankton of a high mountain lake (Lake Paione Superiore, Central Alps, Italy) // *J. Limnol.*, 1999, v. 58, № 2, p. 127—130.
- Renberg I., Hellberg T.** The pH history of lakes in southwestern Sweden, as calculated from the subfossil diatom flora of the sediments // *Ambio*, 1982, v. 11, p. 30—33.
- Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G.** The diatoms. Biology and morphology of the genera. Cambridge, Cambridge University Press, 1990, 747 p.
- Rühland K.M., Paterson A.M., Smol J.P.** Hemispheric-scale patterns of climate-related shifts in planktonic diatoms from North American and European lakes // *Glob. Change Biol.*, 2008, v. 14, p. 2740—2754.
- Schindler D.W., Mills K.H., Malley D.F., Findlay D.L., Shearer J.A., Davies I.J., Turner M.A., Lindsey G.A., Cruikshank D.R.** Long-term ecosystem stress: the effects of years of experimental acidification on a small lake // *Science*, 1985, v. 228, № 4706, p. 1395—1401.
- Schmid M., De Batist M., Granin N.G., Kapitanov V.A., McGinnis D.F., Mizandrontsev I.B., Obzhairov A.I., Wüest A.** Sources and sinks of methane in Lake Baikal: A synthesis of measurements and modeling // *Limnol. Oceanogr.*, 2007, v. 52, № 5, p. 1824—1837.
- Shahgedanova M., Popovnin V., Aleynikov A., Stokes C.R.** Geodetic mass balance of the Azarova Glacier, Kodar Mountains, eastern Siberia, and its links to the observed and projected climatic changes // *Ann. Glaciol.*, 2011, v. 52, № 58, p. 129—137.
- Sickman J.O., Bennett D.M., Lucero D.M., Whitmore T.J., Kenney W.F.** Diatom-inference models for acid neutralizing capacity and nitrate based on 41 calibration lakes in the Sierra Nevada, California, USA // *J. Paleolimnol.*, 2013, v. 50, p. 159—174.

- Sienkiewicz E., Gašiorowski M., Hercman H.** Is acid rain impacting the Sudetic lakes? // *Sci. Total Environ.*, 2006, v. 369, p. 139—149.
- Smol J.P., Stoermer E.F.** The diatoms: applications for the environmental and earth sciences. 2nd ed. Cambridge, Cambridge University Press, 2010, 667 p.
- Sommaruga R., Kandolf G.** Negative consequences of glacial turbidity for the survival of freshwater planktonic heterotrophic flagellates // *Sci. Rep.*, 2014, v. 4, p. 4113, doi: 1038/srep04113.
- Sommer U.** Comparison between steady state and non-steady state competition: Experiments with natural phytoplankton // *Limnol. Oceanogr.*, 1985, v. 30, p. 335—346.
- Starmach K.** Chrysophyceae und Haptophyceae // *Subwasserflora von Mitteleuropa Jena*, VEB Gustav Fischer Verlag, Bd. 1, 1985, 515 p.
- Stokes C.R., Shahgedanova M., Evans I.S., Popovnin V.V.** Accelerated loss of alpine glaciers in the Kodar Mountains, south-eastern Siberia // *Global Planet. Change*, 2013, v. 101, p. 82—96.
- Tarasov P.E., Harrison S.P., Saarse L., Pushenko M.Ya., Andreev A.A., Aleshinskaya Z.V., Davydova N.N., Dorofeyuk N.I., Efremov Yu.V., Khomutova V.I., Sevastyanov D.V., Tamosaitis J., Uspenskaya O.N., Yakushko O.F., Tarasova I.V.** Lake status records from the former Soviet Union and Mongolia: Data Base documentation. Boulder, Colorado, USA, 1994, 274 p.
- 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, v. 60, № 2, p. 171—188.
- Walter K.M., Smith L.C., Chapin III F.S.** Methane bubbling from northern lakes: present and future contributions to the global methane budget // *Phil. Trans. R. Ser. A*, 2007, v. 365, p. 1657—1676.
- Wetzel R.G., Likens G.E.** Limnological analyses. New York, Springer-Verlag, 1991, 391 p.
- Wiessenburg D.A., Guinasso N.L.** Equilibrium solubility of methane, carbon dioxide, and hydrogen in water and sea water // *J. Chem. Eng. Data*, 1979, v. 24, № 4, p. 356—360.
- 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, v. 58, № 2, p. 117—126.
- Wilson R., D'Arrigo R., Buckley B., Büntgen U., Esper J., Frank D., Luckman B., Payette S., Vose R., Youngblut D.** A matter of divergence: Tracking recent warming at hemispheric scales using tree ring data // *J. Geophys. Res.*, 2007, v. 112, D17103, doi: 10.1029/2006JD008318.

*Рекомендована к печати 4 марта 2015 г.
М.И. Кузьминым*

*Поступила в редакцию
1 октября 2014 г.*