



Пестрякова Людмила Агафьевна, д.г.н., г.н.с. ИЕН СВФУ, руководитель магистратуры по профилям «Геоэкология» и «Биоэкология»

Николаев Анатолий Николаевич, д.б.н., директор ИЕН СВФУ

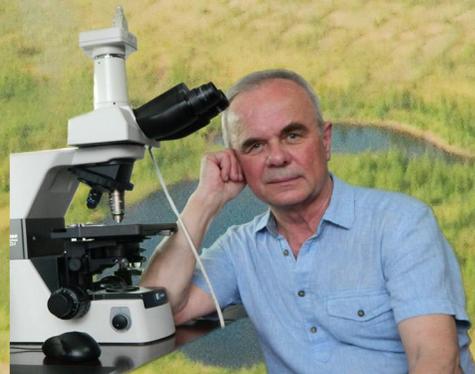
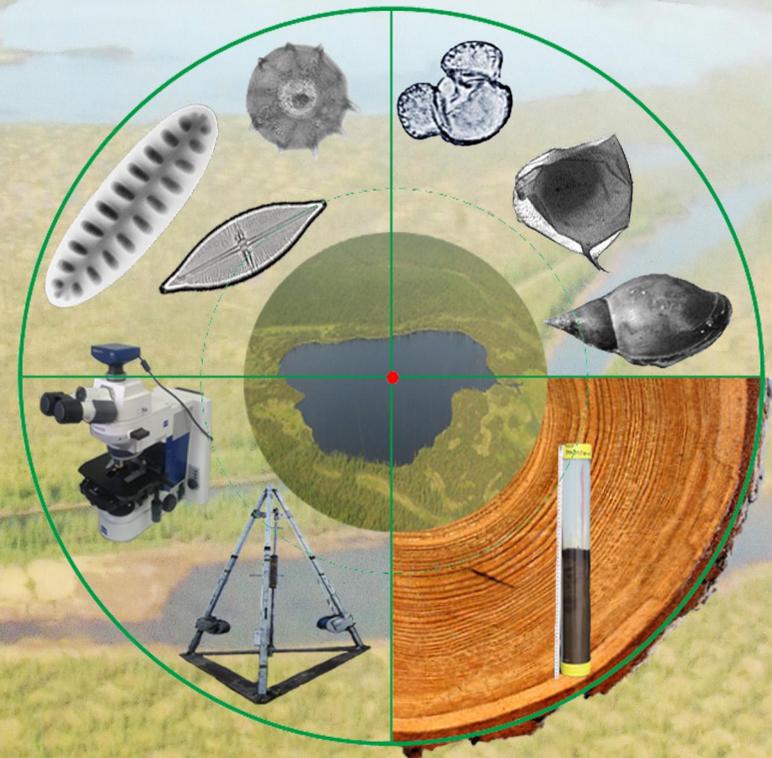
Л. А. Пестрякова
А. Н. Николаев
Д. А. Субетто
Л. А. Фролова
А. А. Бобров
Р. М. Городничев

ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПАЛЕОЭКОЛОГИИ



Субетто Дмитрий Александрович, д.г.н., директор Института водных проблем Севера КарНЦ РАН

Фролова Лариса Александровна, к.б.н., доцент кафедры зоологии и общей биологии ИФМиБ КФУ, руководитель НИЛ «Палеоклиматологии, палеоэкологии и палеомагнетизма» ИГиНГТ КФУ



Бобров Анатолий Александрович, д.б.н., профессор кафедры географии почв ПФ МГУ имени М. В. Ломоносова

Городничев Руслан Михайлович, к.б.н., зав. лаб. БиоМ кафедры экологии ИЕН СВФУ

Якутск - 2016

Министерство образования и науки Российской Федерации
Северо-Восточный федеральный университет имени М.К. Аммосова
Институт естественных наук
Кафедра экологии

ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ

Методологические основы палеоэкологии

Учебно-методическое пособие

Якутск
2016

УДК 574:556.55(075.8)

ББК 28.1я7

Рекомендовано к печати учебно-методической комиссией ИЕН

Рецензенты:

д.б.н. М.М. Черосов (Институт естественных наук СВФУ имени М.К. Аммосова)

д.г.н. Н.Г. Разжигаева (Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, г. Владивосток)

Пестрякова, Л.А.

Палеоэкология. Методологические основы палеоэкологии : учебно-методическое пособие / Л.А. Пестрякова, А.Н. Николаев, Д.А. Субетто и др. – Якутск : Издательский дом Северо-Восточного федерального университета, 2016. – 84 с.

ISBN 978-5-7513-2311-0

В пособии рассматриваются вопросы методологических основ палеоэкологии озерных экосистем, изложены методы изучения донных отложений озер, ризоподный и диатомовый анализы, анализ ветвистых ракообразных и дендрохронологический метод, методы отбора проб донных отложений, пробоподготовка образцов на конкретный метод и оформление результатов анализа.

Предназначено для магистрантов направлений 022000 «Экология и природопользование» по профилю «Геоэкология» и 060401 «Биология» по профилю «Биоэкология».

УДК 574:556.55(075.8)

ББК 28.1я7

ISBN 978-5-7513-2311-0

© Северо-Восточный федеральный университет, 2016

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие.....	4
1. Организация и проведение полевых работ на озере.....	5
2. Методология изучения донных отложений озер.....	14
3. Ризоподный анализ.....	25
4. Анализ ветвистоусых ракообразных.....	29
5. Диатомовый анализ.....	36
6. Дендрохронологический метод.....	53
Список используемой литературы.....	65
Глоссарий.....	73
Микрофотографии диатомовых водорослей.....	78

Предисловие

В связи с современными климатическими изменениями и усилением влияния человека на природу возникает необходимость проведения оценки степени антропогенного влияния на окружающую среду и установления ее естественных изменений. Необходимо понять насколько сильно общество влияет на природу, и насколько отмечаемые изменения могут быть результатом естественных причин. Достаточно сильное давление социума на природную среду, по всей видимости, происходит в течение последних 2 столетий. Изучив «поведение» природы в более древние эпохи, сопоставив его с современным состоянием можно получить представление о роли человека в метаморфозах природы и о законах, которым она подчинена. Решению обозначенных выше проблем и служит палеоэкология. Под палеоэкологией понимают науку, направленную на выявление особенностей окружающей среды прошлого. Рассмотрению основ методики изучения озер и дендрохронологического анализа в рамках палеоэкологических исследований и посвящено данное учебно-методическое пособие.

Настоящая книга предназначена главным образом для обучающихся и преподавателей кафедры экологии Института естественных наук СВФУ, однако, она также может быть полезной для учащихся и педагогов высших и средних специальных учебных заведений, занимающихся вопросами палеоэкологии, палеолимнологии, озероведения, гидробиологии, гидрологии и других дисциплин, связанных с изучением водоемов и их водосборных бассейнов. Книга, которую Вы держите в руках, содержит рекомендации к проведению полевых работ на озерах, к материалам и приборам, необходимым для проведения палеоэкологических и палеолимнологических исследований. Основной упор изложения сделан на описание работы с материально-технической базой, широко используемой или имеющейся в наличии на кафедре экологии ИЕН СВФУ. Пособие содержит описания как традиционных методик проведения палеоэкологических исследований (диатомовый, кладоцерный, ризоподный анализы), так и сведения о методах дендроэкологии, позволяющих с высокой разрешающей способностью (с указанием на конкретные годы) рассмотреть изменения озер и их водосборных бассейнов в недавнем прошлом.

Авторы желают Дорогому Читателю успехов в обучении и исследовательской деятельности и надеются, что книга займет достойное место в научно-образовательном процессе.

1. Организация и проведение полевых работ на озере

Типовыми объектами для широкого спектра палеоэкологических исследований на территории Якутии являются небольшие водоемы (озера). Основным источником информации о прошлом озер выступают их донные отложения, они формируются из года в год, накапливаются на дне озерной котловины послойно. Изучая сведения, полученные из толщи отложений, можно установить много интересного об истории развития озера и окружающей его территории (узнать о составе растительных сообществ водосборной территории, о видах водорослей и беспозвоночных животных, останки некоторых отделов и типов которых хорошо сохраняются в течение тысячелетий др.). Далее по мере повествования палеоэкологические работы на озере будут нередко именоваться палеолимнологическими исследованиями (от греч. «palaios» – древний и «limne» – озеро).

Общие рекомендации к проведению полевых работ. Основными изучаемыми компонентами озера для палеоэкологических исследований являются вода и донные отложения. Следовательно, при проведении такого исследования необходимо отобрать пробы воды и донных отложений озера. В каждом отдельном случае перед исследователем могут стоять отдельные цели и задачи, которые определяют, насколько детально нужно исследовать тот или иной компонент. Ниже приведены краткие рекомендации к проведению «типового» палеоэкологического исследования на озере и перечень необходимого для его выполнения оборудования и материалов (табл. 1.1).

Таблица 1.1

Рекомендуемый перечень оборудования и материалов, необходимых для типовых палеоэкологических исследований на озере

№	Наименование оборудования и материалов	Назначение
1	Карта озера и прилегающей местности	Для ориентации на местности и измерения морфометрических параметров
2	Полевой блокнот (дневник), карандаш и измерительная линейка	Запись измерений портативного анализатора физико-химических параметров воды, значений максимальной глубины, прозрачности, даты исследования и примечаний
3	Фотокамера	Панорамное фото озера
4	Перманентный (водостойкий) маркер	Для маркировки проб

5	Резиновая лодка	Перемещение по озеру
6	Спасательные жилеты	Безопасность
7	GPS/ГЛОНАСС-навигатор	Ориентация на местности и запись координат исследуемых точек
8	Эхолот ручной	Измерение глубины, нахождение точки с максимальной глубиной
9	Веревка с промаркированной длиной и возможностью быстрого крепления и снятия приборов	Крепление приборов, определение глубины нахождения батометра
10	Диск Секки на веревке, размеченной по длине (глубине)	Определение прозрачности воды
11	Сеть Апштейна фитопланктонная с размером ячейки сита 5-7 мкм	Отбор проб фитопланктона
12	Сеть Апштейна зоопланктонная с размером ячейки сита 70-80 мкм	Отбор проб зоопланктона
13	Сито с ячейкой 0,25-0,5 мм	Процеживание и отбор мелких животных
14	Пинцет	Для отбора мелких животных из сита
15	Дночерпатель (например, дночерпатель типа Экмана-Берджи)	Отбор поверхностных проб донных отложений, отбор бентосных животных
16	Гравитационный бур ÜWITEC	Отбор колонок (кернов) донных отложений
17	Трубка (контейнер для пробы) гравитационного бура ÜWITEC с парой крышек	Хранение и транспортировка колонок донных отложений
18	Бутылка для пробы воды на химический анализ (0,5-2,5 л)	Хранение пробы воды для химических исследований
19	Бутылка для пробы фитопланктона (0,1-0,25 л)	Хранение пробы фитопланктона
20	Бутылка для пробы зоопланктона (0,1-0,25 л)	Хранение пробы зоопланктона
21	Бутылка для донных (бентосных организмов) (0,1-0,5 л)	Хранение пробы донных (бентосных организмов)
22	Пакет (или бутылка) для поверхностной пробы донных отложений	Хранение пробы донных отложений
23	Портативный измеритель физико-химических параметров воды WTW Multi-340i	Измерение значений pH, температуры воды, удельной электропроводности, концентрации кислорода
24	Батарейки для GPS/ГЛОНАСС-навигатора и эхолота	Для перезарядки GPS/ГЛОНАСС-навигатора и эхолота

25	Резиновые сапоги	Защита от влаги
26	Пятиточечник – коврик, крепящийся к ягодицам и защищающий от влаги и холода	Защита от влаги
27	ПВХ-плащ	Защита от влаги

Обычно исследования проводятся в летний период (период жидкой фазы воды). При изучении озера необходимо с берега сделать его фото (желательно панорамное), которое в дальнейшем может выступать ценным источником информации о размерах, форме озера, характере берегов, водной и околосредовой растительности, представителях животного мира и погоде. Координаты точки берега, откуда производится фотографирование, фиксируются при помощи GPS/ГЛОНАСС-навигатора.

Отбор проб и транспортировка по озеру осуществляются на надувной резиновой лодке. Первое, что необходимо сделать, перемещаясь на лодке, это определить глубину озера и найти точку с максимальной глубиной. Именно в точке с максимальной глубиной обычно производится отбор всех основных видов проб палеолимнологического исследования (донные отложения, поверхностные пробы воды на химический анализ, пробы фито- и зоопланктона). Измерение глубины можно производить классическим способом (груз, привязанный к размеченной по глубине веревке) или с использованием современных ручных портативных эхолотов.

Примечание: Все приборы, опускаемые в воду, прикреплены к веревкам, которые заранее размечены визуально (узелками, клейкой лентой и др.) через фиксированные промежутки длины. Это необходимо, чтобы знать на какой глубине находится прибор (дночерпатель, батометр, бур и др.).

Для того чтобы зафиксировать лодку в точке максимальной глубины, следует использовать заранее подготовленный якорь (камень в мешке, к которому прикреплена веревка, тяжелый предмет с веревкой, дночерпатель и др.). После того, как движение лодки прекращено, необходимо записать координаты точки ее местоположения (с помощью GPS/ГЛОНАСС-навигатора). Далее в этой точке производится отбор поверхностной пробы воды на химический анализ. Для этих целей используется стерильная пластиковая бутылка емкостью 0,5-2 л. Бутылка опускается в воду до глубины примерно 30 см. Также в этой точке можно отобрать пробы воды с различной глубины (у дна, в середине столба воды, через каждые 1-2 метра глубины и др.). Для этого используется батометр – емкость определенного объема (обычно около 1-2 л), опускаемая на веревке и способная закрываться или открываться по желанию

исследователя, что позволяет отбирать пробы воды на любой глубине.

После отбора пробы воды на химический анализ (либо одновременно с ним) при помощи портативного многопараметрового измерителя (обычно используется WTW Multi-340i или аналог) осуществляется измерение таких физико-химических параметров воды как: рН, температура, концентрация кислорода, удельная электропроводность (рис. 1.1). Данные параметры необходимо измерять непосредственно в воде, опуская сенсоры (электроды) прибора в воду. Не допускается сначала набирать воду в бутылку, а затем проводить измерения «в бутылке», так как полученные значения об исследуемых параметрах в этом случае обычно существенно отличаются. Все измеренные значения записываются в блокнот сразу, здесь же указывается название точки, дата (число, месяц, год, время), значение максимальной глубины (в метрах, с точностью до десятых долей) и координаты точки.

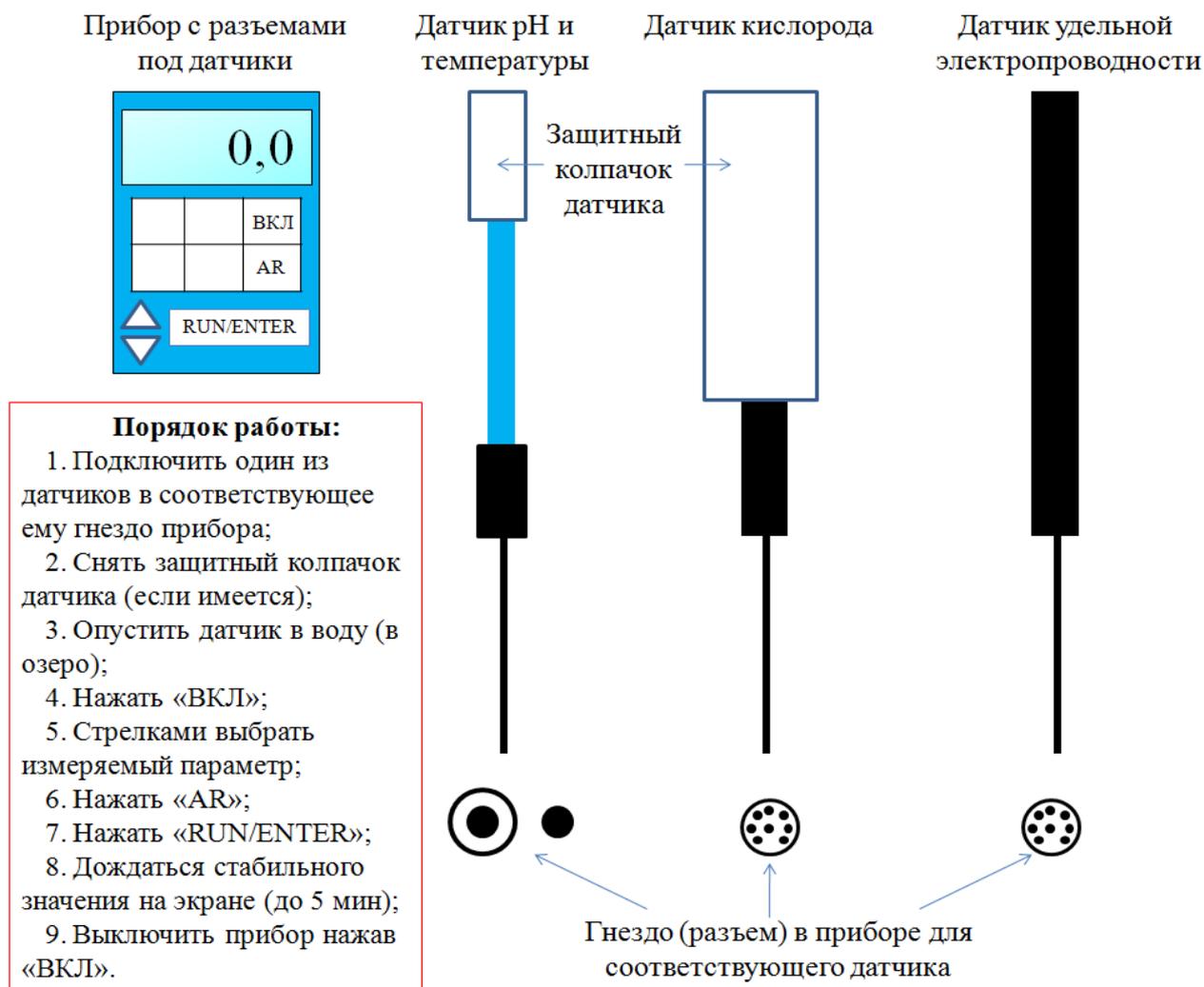


Рис. 1.1. Работа с портативным измерителем физико-химических параметров ВОДЫ

Далее производится измерение прозрачности воды (рис. 1.2). Для этих целей используют диск Секки, который представляет собой металлический круг диаметром 20 см, обычно белого цвета (реже белый с черными полосами или сегментами), привязанный к веревке, на которой через каждые пять-десять сантиметров сделаны метки глубины погружения диска. Диск опускается в воду (с теневой стороны лодки) до тех пор, пока не исчезнет из вида. Для определения прозрачности нужно измерить с помощью диска 2 глубины. Первая – глубина, на которой диск исчезает из вида, вторая – на которой диск снова становится видимым. Среднее арифметическое между двумя этими значениями и является прозрачностью воды.

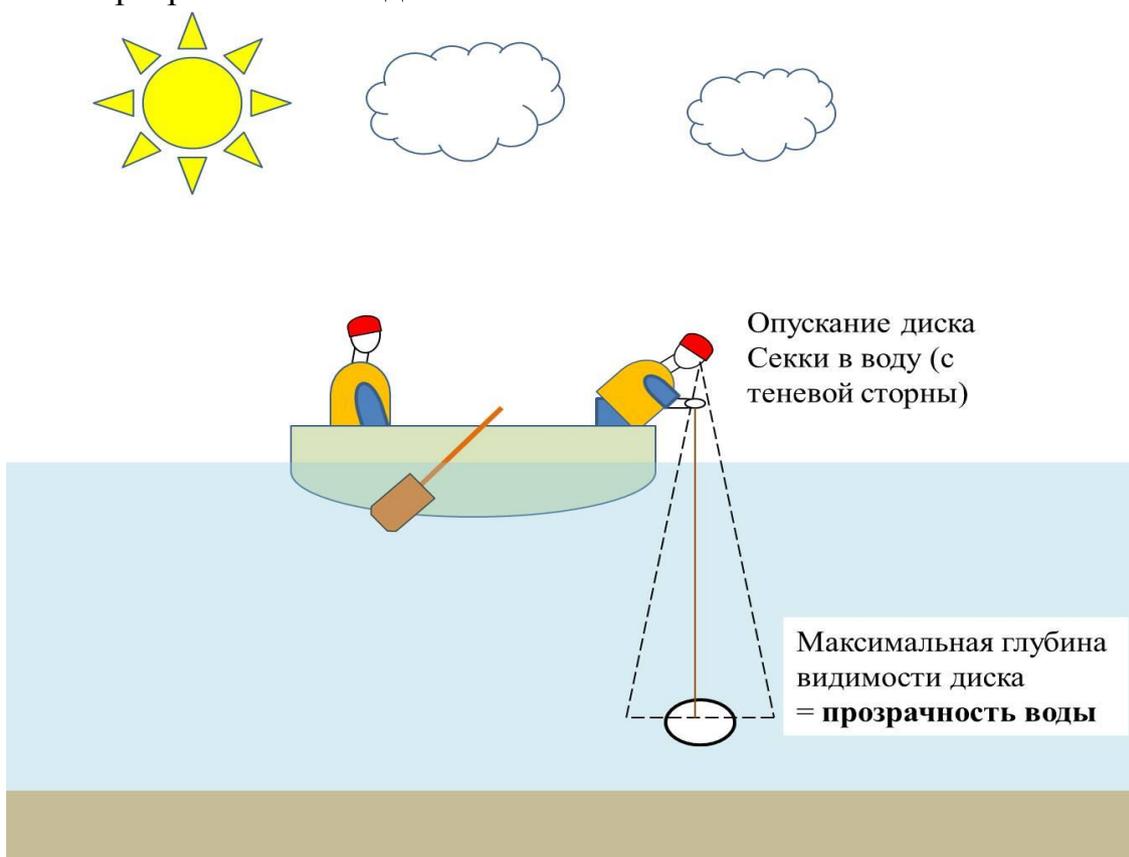


Рис. 1.2. Измерение прозрачности воды при помощи диска Секки

Сбор фито- и зоопланктона. Далее переходят к отбору проб фитопланктона и зоопланктона. Для этих целей используют специальные пробоотборники – сети Апштейна с размером ячейки сита 5-7 (для фитопланктона) и 80 (для зоопланктона) мкм. Размеры ячейки сита могут варьировать (в зависимости от производителя). Сеть Апштейна представляет собой специальный прибор, выполненный в виде сети конической формы. В узкой нижней части конуса закреплена бутылочка (объем в среднем 200 мл), в которой аккумулируются (невидимые глазу) планктонные организмы.

Работают с сетью Апштейна следующим образом (рис. 1.3): через нее пропускается определенный фиксированный объем воды, для этих целей удобно пользоваться ведром (5-10 л). Вода свободно проходит через сеть, а микроорганизмы в ней оседают с некоторым количеством воды, оставшейся в бутылочке. Далее «жидкая» проба фито- или зоопланктона переливается из бутылочки сети Апштейна в стерильную емкость (бутылка для отбора проб), где она будет в дальнейшем храниться. Для количественного учета проб зоопланктона через сеть обычно пропускают 50-100 л воды, для фитопланктона – 1-2 л.

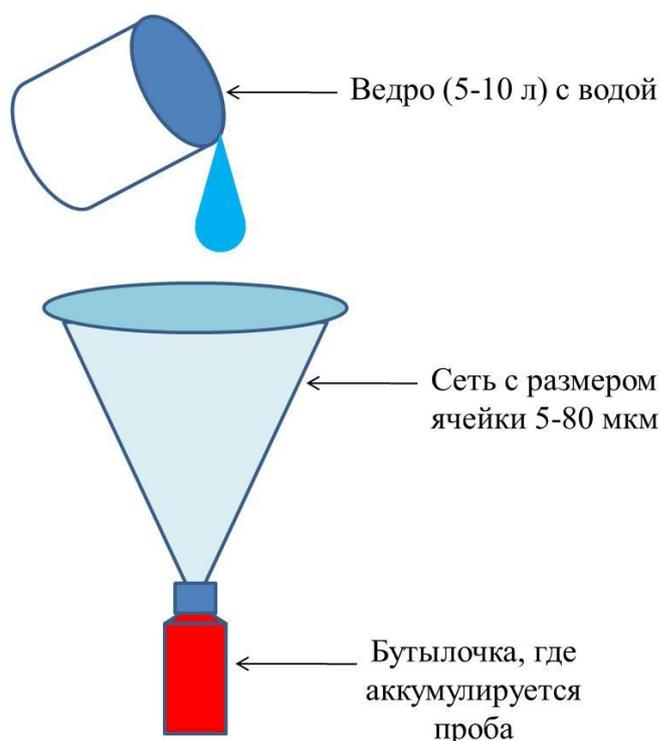


Рис. 1.3. Использование сети Апштейна

Отбор проб донных отложений. После проведения всех вышеуказанных манипуляций переходят к отбору донных отложений. Отбор донных отложений делается в последнюю очередь, чтобы избежать загрязнения воды поднимаемыми со дна частицами грунта. Для отбора донных отложений обычно используются 2 основных типа приборов: дночерпатели (рис. 1.4) и буры (рис. 1.5), которые закрепляются на веревке и опускаются в воду. Дночерпатели служат для отбора поверхностного слоя донных отложений, а буры – для получения более мощных колонок грунта.

Дночерпатели обычно представляют собой металлическую коробку (размером 20x20x20 см), которая погружается в грунт, после чего днище коробочки закрывается, и донные отложения остаются внутри. Далее

днoчepпaтeль извлекaется из вoды, и дoннe прoбы пoмещaются в бyтылoчки или пaкeты (зaрaнee пoдписaннe).

Грунтoвыe бyры пo фoрмe нaпoминaют мeтaлличecкyю тpyбy. Oни пoгрyжaются в гpyнт вepтикaльнo, тaк чтoбы внyтри oкaзaлacь кoлoнкa (кepн) дoннoй oтлoжeний, гдe coхpaняeтcя нeнapyшeннoй вcя их вepтикaльнaя cтpyктyрa. Пocлe чeгo кoлoнкa oтлoжeний aккyрaтнo извлекaется и yпaкoвывaeтcя тaк, чтoбы cтpyктyрa oтлoжeний нe былa нapyшeнa. Пpи этoм нeoбxoдимo oбoзнaчить вepхнюю и нижнюю чacть кoлoнки. Oбычнo c лoдки oтбpивaютcя кoлoнки c вepтикaльнoй мoщнocтью нe бoлee 1 м (рeжe дo 2 м).

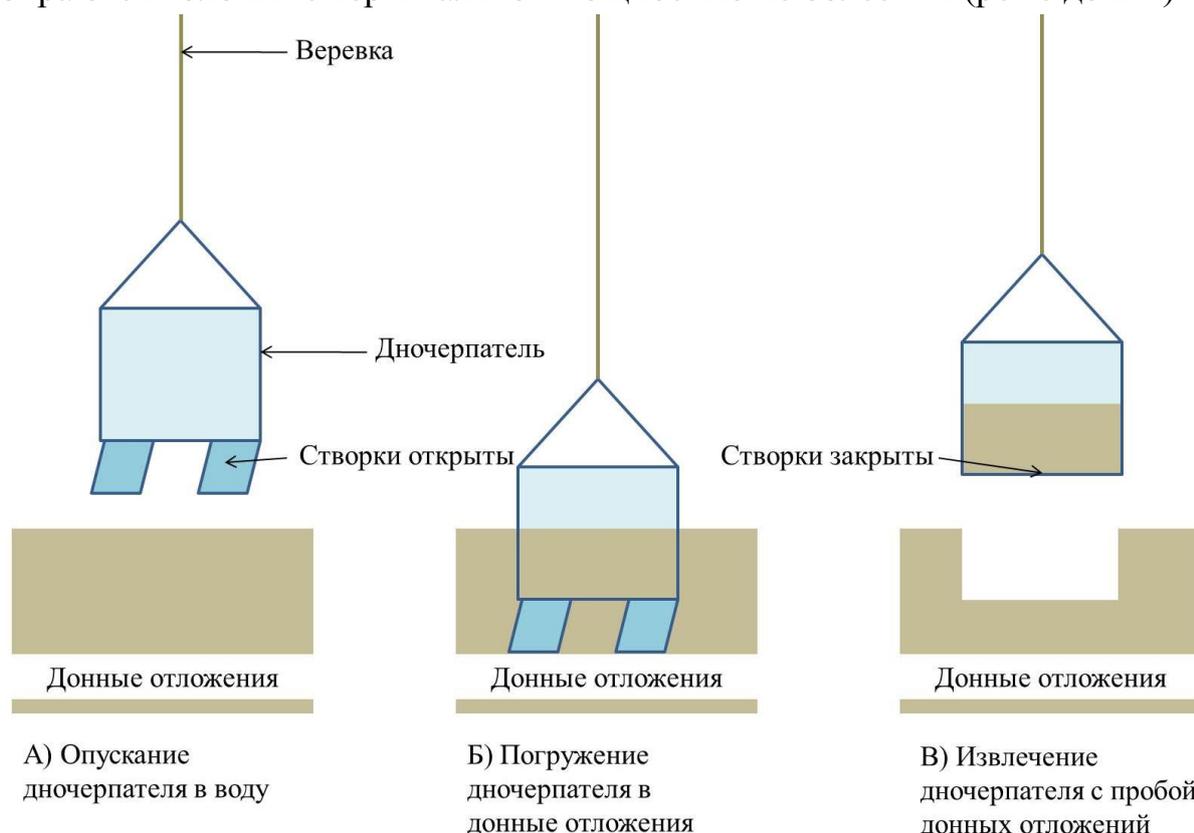


Рис. 1.4. Пpинцип paбoты днoчepпaтeля

Грунтoвыe бyры cyщecтвyют pазных типoв для oтбopа кepнoв pазнoй мoщнocти. C лoдки yдoбнo пoльзoвaтьcя тaк нaзывaeмым «гpaвитaциoнным» бyрoм ÜWITEC, кoтopый пo cтpoениy нeскoлькo нaпoминaет бoльшoй мeдицинский шпpиц (рис. 1.5). B нeгo зaрaнee ycтaнaвливaeтcя пpозpaчные плacтикoвыe тpyбки (диaмeтp 6 см, длинa 60-150 см), в кoтopыe oтбpивaeтcя пpобa, и кoтopыe cлyжaт кoнтeйнepoм для ee xpaнeния. Гpaвитaциoнный бyр oпyскaeтcя из лoдки, в peзyльтaтe cвoбoднoгo пaдeния втыкaeтcя вepтикaльнo в гpyнт, пocлe чeгo aвтoмaтичecки cpaбaтывaeт мeхaнизм, зaкpывaющий нижнee oтвepcтиe тpyбки, чтo пpeпятcтвyeт вытeкaнию дoннoй oтлoжeний. Дaлee

оператор вытягивает бур за веревку вверх на лодку, после чего осуществляется аккуратная транспортировка бура с пробой на берег, где проводится извлечение трубки из бура и ее упаковка.

Для гравитационного бура ÜWITEC трубки (трубы) выступают в качестве расходных материалов. К трубкам для транспортировки поставляются специальные пластиковые крышечки, плотно одевающиеся с обоих концов трубы. Перед упаковкой колонки (керна) донных отложений необходимо обрезать излишек трубы ножом для водопроводных труб. После одевания крышек нужно прямо на упакованной трубке написать, с какой стороны находится верхняя, а с какой нижняя часть колонки.

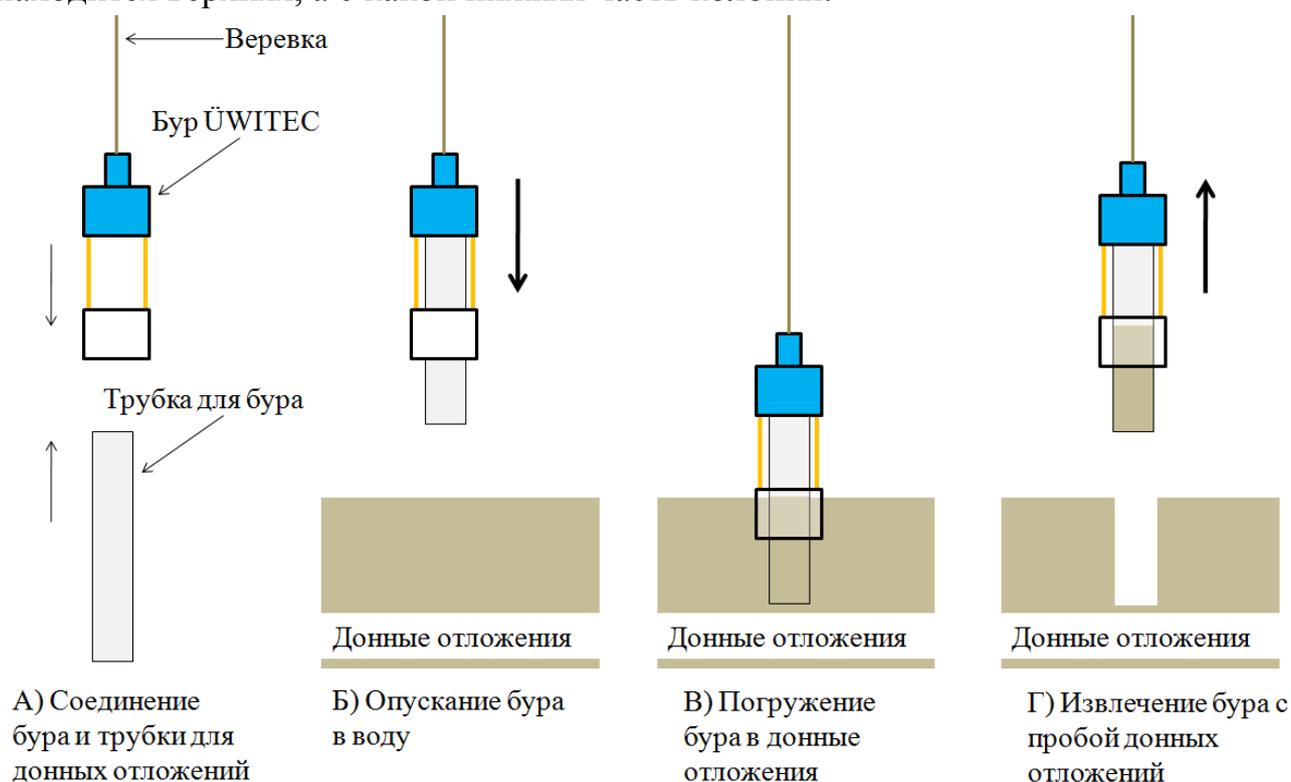


Рис. 1.5. Принцип работы гравитационного бура

Прочие манипуляции. Далее непосредственно на берегу производят консервацию проб фито- и зоопланктона путем добавления в нее формалина (4 % раствор) или спирта (70 % раствор). Помимо указанных работ на озере также можно производить исследование фито- и зоопланктона близ берега, заходя в воду в болотных сапогах. С берега можно изучить качественный состав водных беспозвоночных животных, исследуя грунт, водную растительность, используя для этих целей сито (диаметр 1 мм и более) и пинцет. Все организмы отбираются в небольшую емкость (бутылку) с водой и фиксируются спиртом или формалином. Также можно отобрать дночерпателем поверхностные пробы донных отложений из различных частей озера (например, в точках с глубиной,

соответствующей значению прозрачности воды), промыв данные пробы при помощи сита и пинцета извлечь всех донных животных (зообентос) для дальнейших лабораторных исследований.

Все отобранные на озере пробы должны быть хорошо упакованы, храниться при температуре (+4 °С – температура стандартного бытового холодильника). Пробы на химический анализ воды могут быть профильтрованы с использованием шприца и целлюлозно-ацетатных шприцевых фильтров. Фильтрация осуществляется из бутылки с отобранной пробой в чистые стерильные бутылочки, обычно меньших размеров.

Ряд компонентов химического состава воды (концентрация, гидрокарбонатов, общего железа, кремния, фосфатов, общая жесткость и др.) могут быть определены титрованием в полевых условиях с использованием переносных лабораторий (например, лабораторные наборы Крисмас+). Общим требованием ко всем гидрохимическим пробам является скорейшая их доставка в лабораторию и проведение химических анализов. Также в полевых условиях можно определить значения таких основных морфометрических параметров озера (помимо глубины, о которой говорилось ранее) как длина и максимальная ширина водного зеркала.

Примечание: Обычно измеряя морфометрические параметры озера, его водную поверхность именуют водным зеркалом.

Для установления значений длины и максимальной ширины озера могут быть использованы карты достаточно высокого разрешения с известным масштабом (например, 1:50000) или космические снимки и измерительная линейка. Космические снимки открытого доступа можно получить из информационных порталов Google, Yandex и др. Под длиной озера подразумевают кратчайшее расстояние между двумя наиболее удаленными точками береговой линии проводимое по его водной поверхности. Максимальная ширина – линия перпендикулярная длине, соединяющая наиболее удаленные точки противоположных берегов. Измерив линейкой длину и максимальную ширину в сантиметрах, умножаем полученное значение на масштаб карты и переводим получившийся результат в километры. Определение морфометрических параметров может быть осуществлено как до отбора проб, так и после.

В целом, следует сказать, что выше приведена типовая схема работ на озере, которая может меняться в зависимости от целей и задач исследования с учетом возможностей исследователей и наличия соответствующих материалов и оборудования. Кратко рекомендуемая схема работ приведена на рисунке 1.6.

Основы безопасности: Полевые исследования на озере необходимо проводить с соблюдением правил техники безопасности. Исследователи, находящиеся в лодке обязательно должны быть в спасательных жилетах, рассчитанных на массу их тела с учетом снаряжения. Категорически запрещается находиться в лодке в болотных резиновых сапогах, привязанных на стропах или резиновых жгутах к брючному ремню или же зафиксированных иным образом, затрудняющим их снятие. Запрещается крепить к себе снаряжение или экипировку, которые в случаях падения в воду мешают удерживать тело на плаву или тянут ко дну.

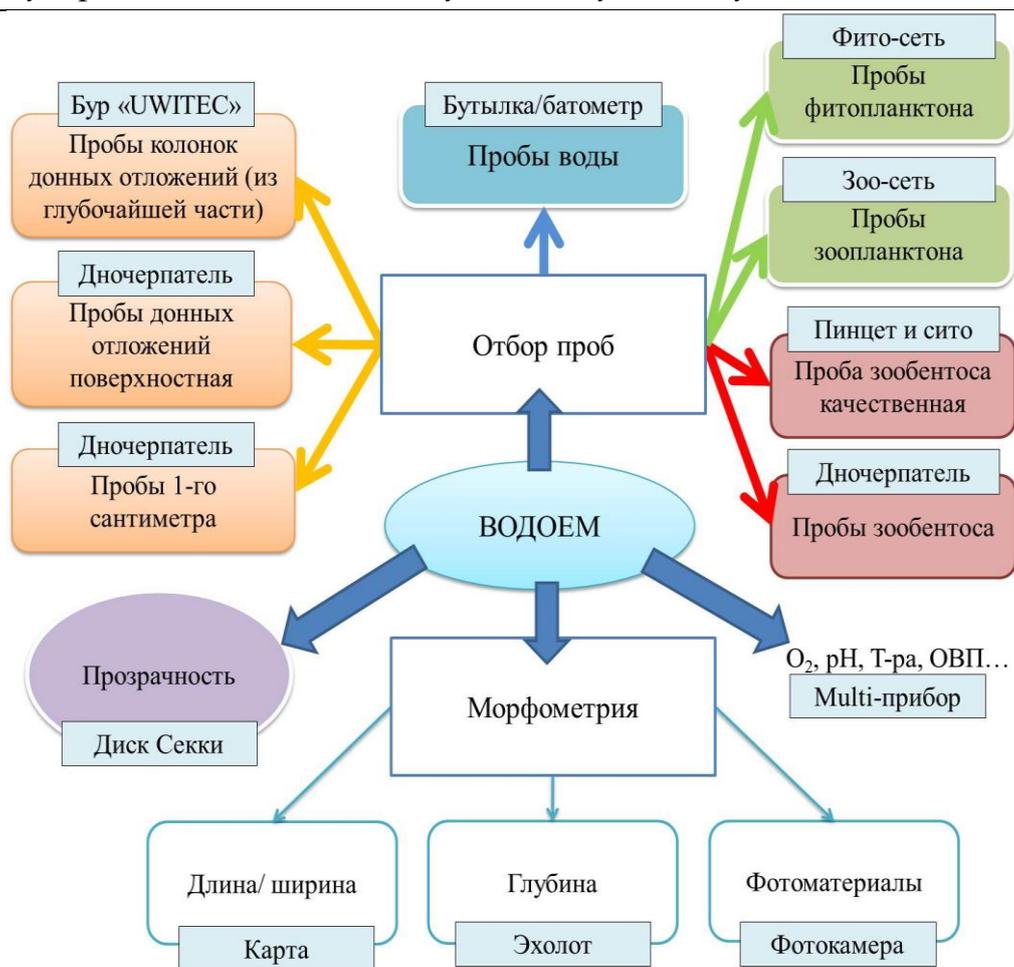


Рис. 1.6. Схема программы полевых исследований водоемов

2. Методология изучения донных отложений озера

Краткие сведения об извлечении донных отложений озера приведены в предыдущем разделе. Данный параграф раскрывает методику полевых и лабораторных работ по исследованию донных отложений более подробно.

Полевые работы должны включать следующие мероприятия:

1. Подбор озера для изучения (зависти от цели и задач);
2. Выбор оборудования и материалов для отбора проб и плавательных средств: буры различных модификаций, дночерпатели, грунтовые трубки (рис. 2.1);
3. Привязка на местности: координаты, высота над уровнем моря;
4. Определение морфометрических и гидрологических параметров озера на месте и с помощью топографических карт;
5. Отбор проб донных отложений на крупных озерах целесообразно проводить в период открытой воды с помощью различных плавучих средств, на относительно малых озерах в зимнее время года можно осуществлять отбор донных отложений со льда;
6. Измерение мощности донных отложений, литостратиграфическое описание колонок донных отложений, отбор проб.

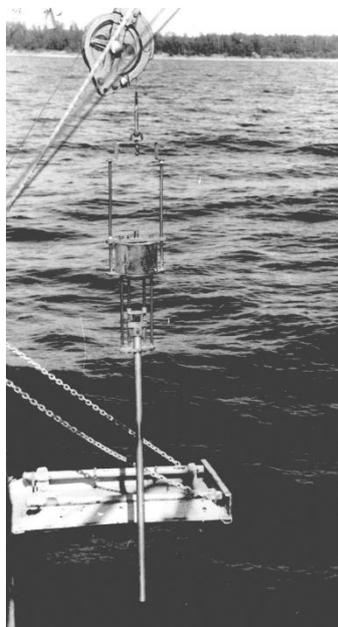
Сеть точек отбора проб донных отложений необходимо заранее запланировать. Для небольших озер, как было описано в предыдущем разделе, достаточно взять пробы только в точке максимальной глубины (точка максимальной мощности осадков). Для крупных озер нужно учитывать морфометрические особенности строения озерной котловины: распределение глубин, очертания и изрезанность береговой линии, расположение устьев основных притоков и стока, а также динамические процессы в водной толще. Обычно разрезы располагают перпендикулярно к продольной оси озера.

Точки пробоотбора на разрезах намечаются на равном расстоянии друг от друга, а для озер с уже известным характером распределения различных типов осадков – в зависимости от строения донных отложений. Репрезентативными для палеолимнологических целей являются колонки, которые включают полный разрез позднеплейстоценовых и голоценовых озерных отложений.

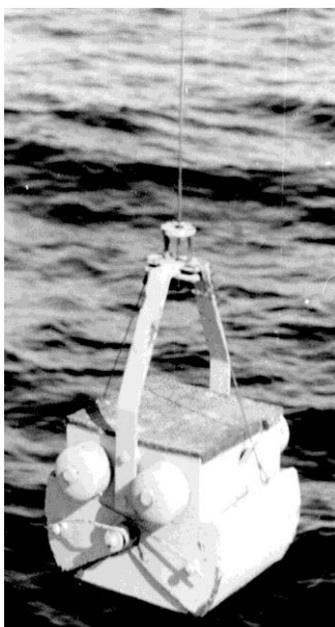
Для отбора проб донных отложений используются различные типы *пробоотборников*: дночерпатели различной модификации (Экмана-Берджи, "Океан" и др.), стратометры Перфильева (длина трубки 1 м), ударные грунтовые трубки длиной от 1 до 4 метров (трубки ГОИН, тяжелые гравитационные трубки), штанговые поршневые трубки и торфяные буры различного диаметра (5, 7 и 10 см), позволяющие отбирать монолиты донных отложений мощностью до 10-15 м с ненарушенной структурой.

На больших озерах *пробоотбор* производился с борта научно-исследовательских судов, а в прибрежной зоне – с катера (рис. 2.1). После того, как образцы грунта поднимаются на поверхность, производится их

документация. При этом определяется мощность керна в трубке или монолита, указывался характер (тип) осадка, его цвет, структурные и текстурные особенности, наличие минеральных и органических включений, предварительно определяется гранулометрический состав, границы между различными типами осадка и их мощность.



А)



Б)



В)

Рис. 2.1. Виды пробоотборников: А) стратометр Перфильева; Б) дночерпатель Экмана-Берджи; В) ударная трубка ГОИН-1.5 с пеналом (фото Субетто Д.А.)

Колонки донных отложений должны быть сфотографированы на фоне измерительной ленты, чтобы, установить мощность различных типов осадков. На данном этапе исследований можно послойно отобрать образцы для различных видов анализов (химический, гранулометрический, диатомовый и др.). Далее колонки донных отложений упаковываются в пластиковые корпуса и транспортируются в лабораторию, где производится их корреляция между собой и обработка.

Для получения длинных непрерывных, ненарушенных кернов используется *метод отбора колонок с перекрытием.*

Для изучения строения и определения мощности осадочных толщ крупных озер могут быть применены *геофизические методы исследования* – геолокация и непрерывное сейсмопрофилирование дна.

В *лабораторных условиях* проводится детальное литостратиграфическое описание кернов донных отложений, их корреляция друг с другом, отбор проб на различные виды анализов, включая гранулометрический, химический и микропалеонтологический (диатомовый, спорово-пыльцевой и др.). При

проведении исследований окружающей среды в прошлом применяется *принцип комплексности* в обработке образцов донных отложений, т.е. привлечение максимально возможного количества разнообразных методов и анализов.

Одним из основных способов расчленения озерных отложений является *литостратиграфический метод*, базирующийся на изучении колонок донных отложений различной мощности (рис. 2.2) литологическими и палеонтологическими методами, дополненными результатами датирования с помощью *радиоуглеродного, варвохронологического, тефрохронологического методов*, а также на основе использования изотопов свинца, цезия и пр. Принципиальной основой литостратиграфического метода является выделение и прослеживание по площади естественных седиментационных пачек, характеризующихся набором специфических литологических признаков, отражающих конкретные условия седиментации [седиментационные обстановки] и позволяющих четко выделять указанные пачки в разрезах. Как правило, изменение условий седиментации связано с последовательной сменой основных этапов палеогеографического развития водного бассейна, что позволяет увязать эти седиментологические события с хроностратиграфической шкалой и произвести возрастное расчленение разреза.



Рис. 2.2. Отбор колонок донных отложений с помощью модифицированного торфяного бура (длина рабочей части 1 м, диаметр 5, 7.5 и 10 см)

Формирование *литостратиграфических единиц* обусловлено временем существования тех или иных седиментационных обстановок, которые могут отличаться в различных районах одной и той же акватории. В этом проявляется *одно из важнейших свойств литологических границ – их метакронность*. Она связана обычно с частичным несовпадением глобального изменения климата и смены гидробиологического режима самих водоемов.

Основными литологическими критериями, позволяющими различать литостратиграфические подразделения являются: вещественный состав, текстурные особенности, цвет осадков, наличие или отсутствие в разрезе органических остатков, аутогенные образования. Существенное значение имеет изучение цикличности разрезов, позволяющее проводить расчленение разрезов и региональные сопоставления в различных фациальных зонах. Большое значение при *литостратиграфических корреляциях* приобретает анализ *перерывов осадконакопления*. В конкретных разрезах перерывы в седиментации связаны обычно со сменой гидродинамического режима и могут быть отнесены к разряду стратиграфических. Наибольшее значение имеют регионально проявленные несогласия, такие как перерыв в осадконакоплении в основании голоценовых отложений, установленный во многих озерах гляциальной зоны.

Отобранный керн донных отложений покрывается сверху полиэтиленовой пленкой (1), затем сверху накладывается половина пластиковой трубы, в которую укладывается керн (2), все заворачивается в полиэтиленовую пленку и подписывается (3) и сложенные вместе два керна готовы для транспортировки (4).

В изучении стратификации озерных отложений все большую роль играет *высокочастотная модификация сейсмоакустического метода*, получившая название *геолокация*. Она позволяет с высокой степенью разрешения получать информацию о строении осадочных толщ и расчленять осадочные толщи на различные типы осадков (ледниковые, ледниково-озерные и озерные отложения), а также определять мощность озерных отложений, фиксировать различного вида тектонические нарушения.

Аналитическая обработка образцов донных отложений включает в себя гранулометрический, химический, минералогический, палеомагнитный, тефрохронологический, варвохронологический, биостратиграфический (диатовый, спорово-пыльцевой, остракодологический) и радиоуглеродное датирование.

Гранулометрический анализ является одним из основных методов изучения озерных отложений и проводится по стандартным методикам

[Справочник по литологии, 1983]. Гранулометрическому анализу предшествовали определение естественной и гигроскопической влажности, потерь при прокаливании. Результаты гранулометрического анализа в лимнологии используются в трех основных направлениях: 1) для выделения тех или иных разновидностей осадков, согласно принятой классификации, 2) для картирования распространения по акватории тех или иных гранулометрических разновидностей, 3) для определения характера изменения гранулометрического состава донных отложений по разрезу, чтобы установить характер гидрологического режима и изменение уровневого режима озера в прошлом.

Для выявления изменений в гранулометрическом составе донных отложений требуется сплошной отбор проб, не допускающий пропуска ни одной из литологических разновидностей осадка, так как именно изменение гранулометрических особенностей донных отложений во времени часто является наиболее показательным признаком изменений условий седиментации и сравнения озерных отложений [Якушко, 1981].

Для характеристики гранулометрического состава донных отложений нередко используют следующую классификацию [Логвиненко, 1974]:

1. грубообломочные – псефитовые (>1,0 мм).
2. песчаные – псаммитовые (1,0-0,05 мм),
 - песок крупный (1,0-0,5 мм),
 - песок средний (0,5-0,25 мм),
 - песок мелкий (0,25-0,05 мм).
3. пылеватые – алевритовые (0,05-0,005 мм),
 - алеврит грубый (0,05-0,01 мм),
 - алеврит тонкий (0,01-0,005 мм).
4. глинистые – пелиты (0,005 мм),
 - глина грубая (0,005-0,001 мм),
 - глина тонкая (<0,001 мм).

Поскольку гранулометрический состав осадка всегда неоднороден, то необходимы более детализированные схемы (табл. 2.1).

Органическое вещество озерных осадков. Для определения валового органического углерода ($C_{орг}$) образцы высушиваются при температуре +105 °С, затем растираются и сжигаются в мультифазном углерод/водород/влажность анализаторе LECO RC-412. В образцах донных отложений анализируют содержание органического вещества по потерям при прокаливании (П.П.П., $t = +550$ °С). Органическое вещество (ОВ) является важнейшим компонентом озерной седиментации. Оно характеризует баланс продукционно-

деструкционных процессов в озерной экосистеме. Соотношение аллохтонного и автохтонного органического вещества и его содержание изменяется в соответствии с климатическими колебаниями и особенностями развития озер.

Таблица 2.1

Гранулометрическая классификация смешанных осадков

Тип осадка	Наименование осадка	Содержание фракций в %		
		2,00 - 0,05мм	0,05 – 0,005мм	<0,005 мм
Пелитовый	Пелит (глина)	0-30	0-30	>70
	Алевропелит	0-25	15-30	50-70
	Песчанистый пелит	15-30	0-25	50-70
Алевритовый	Алеврит	0-30	>70	0-30
	Глинистый алеврит	0-25	50-70	15-50
	Песчаный алеврит	15-50	50-70	0-25
Песчаный	Песок	>70	0-30	0-30
	Алевритовый песок	50-70	15-50	0-25
	Глинистый песок	50-70	0-25	15-50
Смешанный	Песок алевро-глинистый	33-50	0-50	0-50
	Алеврит песчано-глинистый	0-50	33-50	0-50
	Пелит (глина) песчано-алевритовый	0-50	0-50	33-50

[По Методическое руководство..., 1957; Справочник по литологии, 1983; Методы изучения..., 1957; Логвиненко, 1974].

По количественному содержанию органического вещества озерные осадки подразделяются на минеральные (0-15%) и органические (>15%). Последние преимущественно подразделяют по классификации Н. В. Кордэ [1956, 1960] на сапропелиты (15<ОВ<50%) и собственно сапропели (ОВ>50%). Сапропели, в свою очередь, по зольности подразделяются на следующие подгруппы [Лопотко, 1978]:

- 1) кремнеземистые, зольность >30%, SiO₂ в золе >50%;
- 2) карбонатные, зольность >30%, CaO в золе >30%;
- 3) смешанные, зольность >30%, содержание SiO₂ и CaO приблизительно равно;
- 4) собственно органические (малозольные), зольность <30%.

Увеличение доли ОВ в разрезах озерных отложений голоценового времени связано с усилением процессов эвтрофирования водоемов, что в свою очередь, является производной климата и саморазвития озерных экосистем. Результаты определения П.П.П. или C_{орг} в кернах изображаются в виде кривых.

Форма кривых распределения ОВ позволяет выделять периоды улучшения климатических условий, а при совместном рассмотрении динамики кластогенного и карбонатного (если есть) веществ - судить о характере осадконакопления в отдельные интервалы времени.

Определение элементарного состава органического вещества дает дополнительную информацию о характере седиментации и источниках его поступления. Так, отношение C/N в их пределах широко колеблется в различных водных макрофитах (20 – 80) и довольно мало в планктоне (до 10), в связи с чем может служить показателем роли аллохтонного и автохтонного материала в составе ОВ донных отложений [Семенович, 1966].

Метод магнитостратиграфии. Для корреляции кернов озерных отложений между собой, полученных из одного водного бассейна, нередко используется метод магнитостратиграфии. Измерение магнитных параметров осадков, включающих в себя магнитную восприимчивость (χ) и остаточную намагниченность (SIRM), было выполнено с использованием Digital Voltmeter Коппарбридж KLY-2 (χ , $\mu\text{m}^3 \text{кг}^{-1}$) и Molspin “Minispin” магнетометра (SIRM, $\text{mAм}^2 \text{кг}^{-1}$).

Данные по магнитной восприимчивости позволяют скоррелировать между собой с более высокой степенью достоверности керны донных отложений. Остаточная намагниченность и магнитная восприимчивость в большей степени связаны с составом, структурой и концентрацией магнитных минералов в осадке, чем с геомагнитным полем. Значения остаточной намагниченности и магнитной восприимчивости отражают прямо пропорционально относительное содержание магнитных минералов в осадке, а также роль аллохтонного материала в осадконакоплении.

Методы относительного датирования. Для палеогеографических и палеолимнологических реконструкций используются результаты и материалы спорово-пыльцевого, диатомового и остракодологического и др. анализов. Данные методы называют методами «относительного датирования». Основным способом для относительного возрастного расчленения отложений озерных акваторий является спорово-пыльцевой метод. Этот метод не только обеспечивает надежное определение относительного возраста осадков, но и позволяет осуществлять корреляцию отдельных частей разреза озерных отложений вне зависимости от их генезиса и фациальных разновидностей.

Абсолютные методы датирования. Абсолютные методы датирования четвертичных отложений, прежде всего радиоуглеродный (^{14}C) метод, позволяют скорректировать недостатки относительного определения возраста

биостратиграфическими методами (спорово) и обосновать абсолютную геохронологическую шкалу возраста озерных отложений [Арсланов, 1987]. Однако использование грунтовых колонок во время пробоотбора ограничивает возможности использования этого метода, прежде всего, из-за невозможности отбора представительных проб для датирования. Донные осадки озер, расположенных в условиях холодного гумидного или полярного литогенеза, содержат мало органического вещества, а вероятность попадания в грунтовую трубку отдельных обломков древесины крайне мала.

Внедрение радиоуглеродных определений по микронавескам с помощью *ускорителя в комплексе с масс-спектрометром (AMS)* позволяет существенно расширить возможности радиоуглеродного метода и повышает эффективность стратиграфических построений [Björck, Wohlfarth, 2001]. Ценность AMS-датирования заключается не только в малом весе образцов, но и в возможности датировать тщательно отобранные растительные остатки, что резко повышает надежность датировок и снижает вероятность загрязнения образцов древней органикой.

Однако и в случае использования AMS-датирования толщи ледниково-озерных осадков, где содержание органического вещества, как правило, не превышает 1-2%, остаются «немыми» для методов абсолютного датирования. Поэтому, важную роль в датировании осадков, где невозможно использовать радиоуглеродный метод, играют альтернативные методы. Одним из таких методов является тефрохронологический метод [Субетто и др., 2001; 2002; Wastegård et al., 2000].

Из геохимических характеристик наиболее показательны содержание кремнезема в стекле и соотношение элементов примесей. На основе данных гранулометрического анализа – анализ фракции между 24 и 80 мкм, можно выделить зерна вулканического стекла в осадке и оценить их концентрацию по глубине.

Для тефрохронологического анализа образцы осадка отбираются каждые 2-5 см из интересующего горизонта, прокаливаются при температуре +550 °С в течение 4 часов, помещаются в 10% соляную кислоту на 12 часов и просеиваются через сита в 24 и 80 мкм. Фракция между 24 и 80 мкм отбирается для дальнейшей экстракции стекол вулканического пепла, с использованием тяжелой жидкости ($\text{Na}_6(\text{H}_2\text{W}_{12}\text{O}_{40})\text{H}_2\text{O}$) с относительной плотностью 2.4 и 2.5 г см⁻³, т.к. после центрифугирования стекла остаются на поверхности тяжелой жидкости, а минеральные частицы, такие как кварц и полевой шпат, оседают на дно. Геохимический микропробный анализ позволяет определить источник

происхождения пепла и его возраст [Turney, 1998; Wastegård et al., 2000].

Варвохронологические исследования ленточных глин – ледниково-озерных отложений, заключаются в измерении мощности варв (лент, состоящих, как правило, из двух слоев – светлого, алевроитового, «летнего» слоя и темного, глинистого, «зимнего» слоя) и в изображении полученных результатов в виде *варвodiaграмм*, где по оси абсцисс откладываются порядковые номера слоев, соответствующие варвогодам, а по оси ординат - мощность слоев, иногда отдельно «летних» и «зимних» (рис. 2.3). Отсчет слоев ведется с нижней части разреза. Варвodiaграммы, полученные для разных мест, коррелируются между собой по характеру изменения кривых, а также по литологическим характеристикам (цвет, размерность частиц). Эти исследования наиболее перспективны в областях распространения в прошлом крупных приледниковых бассейнов.

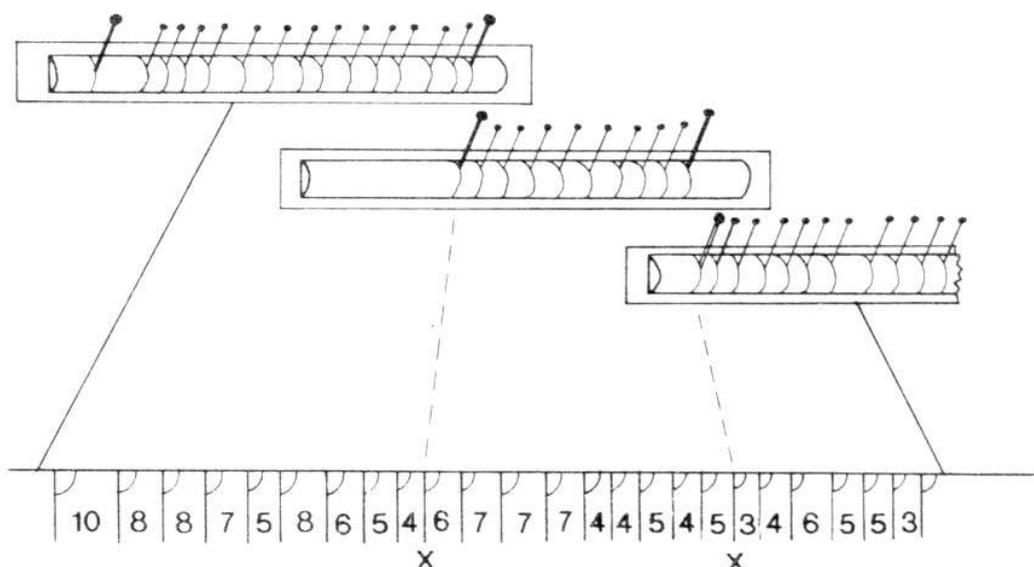


Рис. 2.3. Варвохронологические измерения в лаборатории. Показаны три керна с ленточными глинами, которые скоррелированы между собой, и отмеченные с помощью булавок варвы нанесены на бумажную ленту с сохранением значения их мощности. Значок «X» показывает, где маркирующая варва фиксируется на двух кернах

В последние годы все большее распространение получают *методы абсолютного датирования молодых озерных осадков в зонах интенсивной седиментации на основе радиосвинцового (^{210}Pb) метода* [например, Hagedorn, 1999; Kukkonen, Simola, 1999].

Большое значение для датирования и корреляции озерных отложений имеют палеомагнитные исследования [Общие закономерности..., 1986].

Многочисленными исследованиями показано, что направление остаточной намагниченности донных осадков, которое определяется с помощью высокочувствительных магнитометров, совпадает с направлением локального геомагнитного поля во время образования осадков [Писаревский, 1986; Бахмутов, 2008]. Слой донных отложений мощностью в несколько сантиметров (именно таков обычно размер палеомагнитного образца) образуется в течение длительного времени, поэтому направление намагниченности образца соответствует среднему направлению геомагнитного поля за этот временной интервал. По данным старейших геомагнитных обсерваторий (Лондонская и Парижская), угловые параметры локального геомагнитного поля (склонение и наклонение) испытывают квазипериодические изменения с амплитудой до первых десятков градусов и с предполагаемыми «периодами» порядка сотен – первых тысяч лет [Яновский, 1978]. Если изучить изменение направления намагниченности серии образцов вдоль колонки донных отложений, то можно получить информацию о временных изменениях направления локального геомагнитного поля. Статистически обоснованная картина изменений направления геомагнитного поля дает возможность судить об относительном возрасте озерных отложений [Irving, 1964; Храмов, Шалпо, 1967; Храмов и др., 1982].

При палеомагнитном изучении озерных осадков должна быть известна ориентация образцов относительно друг друга и весьма желательно знание их абсолютной ориентации. При отборе колонок с помощью ударных трубок обычно соблюдается ориентация «верх – низ» и взаимная азимутальная ориентация образцов.

Результаты палеомагнитных исследований колонок донных отложений обычно представляются в виде графиков зависимости склонения, наклонения и величины остаточной намагниченности образцов от их положения в колонке. Первые два параметра обусловлены направлением локального древнего геомагнитного поля; изменение же величины намагниченности отражает, как уже указывалось ранее, изменения в составе, структуре и концентрации магнитных минералов, а также в какой-то степени изменения напряженности геомагнитного поля. Разрешающая способность палеомагнитного метода по возрасту обычно составляет от нескольких сотен до нескольких тысяч лет.

Для стратиграфической корреляции озерных отложений голоценового возраста очень важно оценить размеры области, в пределах которой изменения геомагнитного поля в интервалах времени от нескольких сотен до нескольких тысяч лет можно считать синхронными. Работами последних десятилетий

[Криера, 1981] показано сходство характера изменений параметров намагниченности донных осадков озер Англии, Греции, Франции, Швейцарии, Польши, Финляндии и некоторых других районов. Кривые изменения склонения намагниченности имеют квазисинусоидальный характер с «периодом» около 2700 лет (возраст оценивался с помощью радиоуглеродного и палеомагнитной корреляции озерных голоценовых отложений на расстоянии до 2 тыс. км). Далеко не все осадки пригодны для палеомагнитных исследований. Кроме того, такому сопоставлению часто мешает большой разброс точек, а также вариации скорости осадконакопления.

Верхнечетвертичные отложения, к которым относятся и озерные отложения, располагаются выше последней инверсии магнитного поля Матуяма (0,87 млн. лет). Для голоцена наибольшее стратиграфическое значение имеют палеоковые вариации геомагнитного поля порядка 600, 1200 и 3000 лет, которые могут использоваться в качестве магнитостратиграфических подразделений низшего порядка – микрозон. Палеомагнитный метод нашел свое применение при датировании и корреляции ледниково-озерных отложений (ленточных глин) Ладожского, Онежского и ряда других озер [Бахмутов, 1990; Бахмутов и др., 1993; Bakhmutov et al., 1987; Bakhmutov, Zagniy, 1990; Ekman, Pjij, 1991; Saarnisto, Saarinen, 1999, 2001].

При всем огромном фактическом материале, собранном в рамках палеолимнологических исследований, по-прежнему актуальным остается вопрос детального изучения с высокой степенью разрешения процессов седиментогенеза в озерах, их увязки между собой и сопоставления с палеогеографическими событиями прошлого, открытие которых продолжается и по настоящее время. Необходим переход на другой уровень исследований или методологию, а именно, на отбор послойно образцов донных отложений с разрешением до 1 см и менее (послойный), использование современных методов датирования – AMS, тефрохронологии, корреляция с ледниковой стратиграфией (GRIP ice-core), использование абсолютной хронологии, выполнение дальних корреляций. Необходима детализация и корреляция тех или иных природных событий зафиксированных в донных отложениях озер.

3. Ризоподный анализ

Одним из важных объектов биоиндикации являются раковинные амебы – одна из групп простейших, населяющих все типы местообитаний и особенно широко распространенная в почвах тундровых и лесотаежных экосистем, в

олиготрофных болотах и водоемах. Плотность их может достигать до нескольких сотен тысяч экз./г почвы. Видовое разнообразие превышает 200 видов и внутривидовых таксонов [Бобров и др., 2003; Бобров, 2005; Bobrov & all, 2006]. По биомассе эти организмы в почвах ельников занимают второе место после грибов, превышая биомассу бактерий, и играют важную роль в биогеохимических циклах углерода и азота.

Отбор образцов. Отбор проводится из почвенных горизонтов, погребенных слоев ледового комплекса, болотной или седиментационной колонки. Методика отбора зависит от целей исследования и обусловлена общими целями исследования. Объем пробы может составлять несколько кубических сантиметров или 10-30 г почвы (индивидуальный или смешанный образец).

Анализ может проводиться из: а) свежих образцов, б) помещенных в холодильник, в) доведенных до воздушно-сухого состояния, г) зафиксированных этанолом.

Подготовка образцов для анализа. Водную почвенную суспензию пропускают через сито с ячейками диаметром 0.5 мм для отделения наиболее крупных минеральных частиц и растительных остатков и центрифугируют. В 2-3 капли суспензии на предметном стекле добавляют глицерин и накрывают покровным стеклом. В каждой пробе из почвенного горизонта на световом биологическом микроскопе при увеличениях x100, x200, x400 просматривают до 300 экз. раковинных амёб. Нередко плотность раковинных амёб в пробах бывает очень низкой. В этом случае особое внимание нужно уделить поиску индикаторных видов. В ряде случаев проводят морфометрию раковинок. С использованием окуляр-микрометра проводят необходимые измерения. Это важно для некоторых внутривидовых таксонов – вариететов и форм, разделение которых проводится исключительно по морфометрическим характеристикам. Если необходимо оценить биомассу простейших, то пробу фиксируют 70% этанолом. Нередко для точной видовой идентификации требуется использование электронного сканирующего микроскопа. В этом случае микропипеткой из чашки Петри отбирают необходимые экземпляры и переносят в другую чашку Петри с дистиллированной водой. Процедуру очистки раковинок дистиллированной водой повторяют 3-4 раза. Затем раковинки переносят на столики-объектоносители со специальной углеродной клеящей пленкой. Строение раковинных амёб достаточно простое – однокамерная раковинка, цитоплазматическое тело, одно или нескольких ядер. Локомоторная функция и питание осуществляется с помощью псевдоподий, строение которых лежит в

основе выделения крупных таксонов. Раковинных амёб от других групп простейших отличает наличие раковинки. Типы раковинок: а) чисто органические (протеиновые) раковинки, б) раковинки с эндогенными, синтезированными самой клеткой частицами (идиосомами) из аморфного диоксида кремния, реже из фосфата кальция, в) с агглютированными экзогенными минеральными частицами (ксеносомами), органическим детритом, идиосомами других раковинок, панцирями диатомовых водорослей и др. (рис. 3.1, 3.2).

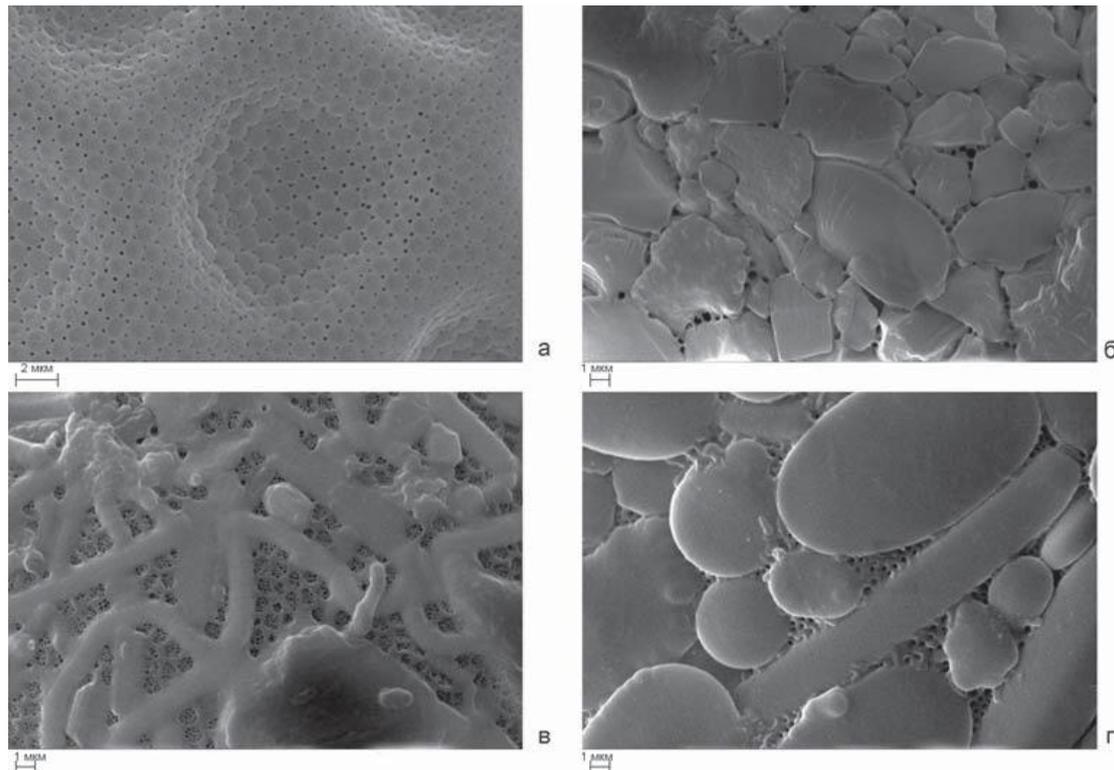


Рис. 3.1. Обозначен: а – органическая раковинка, б – инкрустация минеральными частицами (ксеносомы), в – инкрустация органической раковинки эндогенными пластинками из аморфного кремнезема (идиосомы), г – инкрустация органической раковинки экзогенными пластинками из аморфного кремнезема (идиосомы)

Форма и размер идиосом в ряде случаев входит в число важных морфологических признаков. Раковинка имеет одно, редко два псевдостомальных отверстия. При определении используются внешние морфологические признаки – особенности строения раковинки, материал раковинки, размер.

В настоящее время известно 14 морфологических типов раковинных амёб [Bonnet, 1975]: а) акростомия простая (АКП); б) акростомия с уплощением (АКУ); в) акростомия с изгибом (АКД); г) трахелостомия простая (ТРХП); д)

трахелостомия с изгибом (ТРХД); е) амфистомия (АМФ); ж) аксиальная с вентральным уплощением (АКСУ); з) плагиостомия с козырьком (ПЛК); и) плагиостомия с козырьком (ПЛК); к) криптостомия простая (КРП); л) криптостомия с козырьком (КРК); м) диплостомия (ДПЛС); н) пропилостомия (ПРПС); о) эллипсостомия (ЭМС); п) котилостомия (КТЛС).

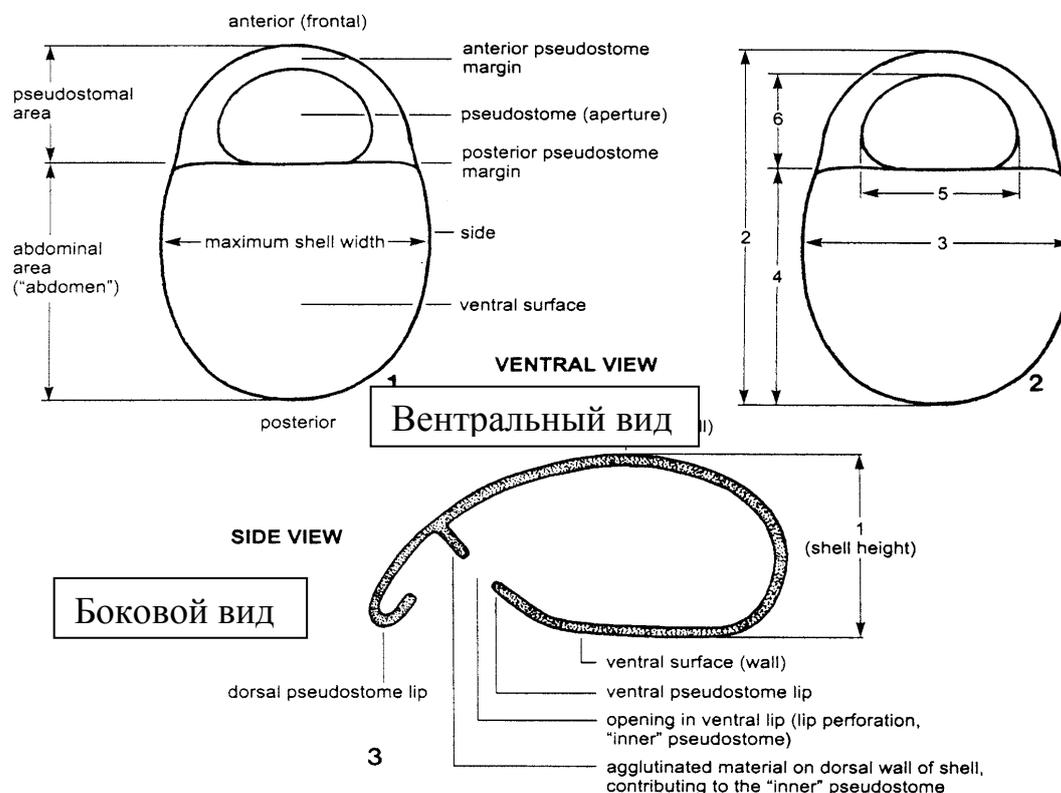


Рис. 3.2. Схема строения раковинки *Centropyxis aerophila* [по Ogden, Hedley, 1980]

Полученные данные по видовому составу и плотности населения раковинных амёб представляют в виде электронных баз данных. При обработке данных могут быть использованы программы Excel, Statistica 6.0, CANOCO 3.1, CALIBRATE, Tilia 1.12, Tilia-graph 2.0 другие. Сходство сообществ анализируется при помощи кластерного анализа, мер Мориситы-Хорна и Серенсена, для оценки разнообразия сообществ используются индексы Маргалефа и Бергера-Паркера; связь видов раковинных амёб с экологическими параметрами среды оценивается с помощью канонического корреспондентского анализа (canonical correspondence analysis) и ненаправленного корреспондентского анализа (detrended correspondence analysis), с помощью корреспондентского анализа проводится ранжирование чувствительности видов по отношению к различным экологическим факторам, в первую очередь влажности.

4. Анализ ветвистоусых ракообразных

Ветвистоусые ракообразные, или кладоцеры (*Cladocera* LATREILLE, 1829, *Branchiopoda*, *Crustacea*) являются одной из самых многочисленных групп зоопланктона, населяющих современные пресноводные водоемы. Высокая скорость развития и смены поколений позволяет им очень быстро реагировать на изменение условий среды, вследствие чего кладоцеры широко используются в экологических исследованиях в качестве индикаторных организмов.

Ветвистоусые ракообразные относятся к одной из составных групп зоопланктона, обитающей в самых разнообразных по типологии вод экосистемах и достигающей в них массового развития. Населяют ветвистоусые ракообразные как открытую пелагическую часть, так и прибрежные воды, заросли макрофитов и дно различных пресноводных водоемов. Наибольшее разнообразие видов обычно отмечается в заросших макрофитами участках водоемов. Это главный компонент фауны мелких ракообразных пресных озер и прудов, играющий значительную роль в водной экосистеме, т.к. *Cladocera* активно потребляют детрит и водоросли, являясь в свою очередь пищей для рыб и для других планктоноядных организмов [Krause-Dellin, 1997]. Они играют существенную роль в биотическом балансе энергии и вещества в водоемах, в трофических цепях большинства рыб, используются в качестве индикаторов степени сапробности водоемов и как объекты искусственного культивирования в качестве «стартового» корма для молоди промыслово-ценных рыб [Мануйлова, 1964].

Отряд *Cladocera* – древняя группа ветвистоусых ракообразных, известных, по крайней мере, с середины мезозойской эры [Ветвистоусые ракообразные..., 2007]. Исследования сообществ ракообразных на основе фоссилизированных остатков из донных отложений озер позволяют расширить область применения этой группы организмов в качестве биоиндикаторов, в частности для палеолимнологических и палеоэкологических реконструкций, для сравнения региональной лимнологии, с целью более полного освещения теоретических аспектов экологии сообществ и в биогеографии [Davidson et al., 2003, 2005; Jeppesen et al., 2001; Frolova, 2009; Wetterich et al., 2008].

Систематика и видовое богатство. *Cladocera* следует рассматривать как цельную естественную таксономическую единицу ранга надотряда или подкласса в рамках класса *Branchiopoda*, а ее внутренние группировки в ранге отрядов *Stenopoda*, *Anomopoda*, *Onychopoda* и *Harporoda*, что отражает значительную степень дивергенции их представителей. Четко выделяют 11

семейств: Daphniidae, Moinidae, Bosminidae, Macrothricidae, Chydoridae, Sididae, Holopedidae, Polyphemidae, Cercopagidae, Podonidae и Leptoridae и около 80 родов, включающих 400 всемирно распространенных видов, приблизительно 100-150 на каждом континенте [Korhola et al., 2001]. На сегодняшний день в Европе известно около 150 видов пресноводных ветвистоусых ракообразных [Negrea, 1983; Margaritora, 1985; Alonso, 1996; Korhola, 1999; Flössner, 2000].

В целом, по данным исследований последних лет, у кладоцер наметилась тенденция к повышению ранга таксонов и увеличению их числа. За последние 40 лет было описано 7 новых семейств и 15 новых родов кладоцер, обитающих в пределах северной части Евразии, наибольшие изменения коснулись семейств Macrothricidae, Chydoridae и Polyphemidae [Ветвистоусые ракообразные..., 2007]. Трудности определения таксономической принадлежности Cladocera связаны с общей малой исследованностью систематики группы и ее локальных фаун, отсутствием надежных определителей и очень малым числом специалистов, профессионально занимающихся систематико-фаунистическими исследованиями.

Большинство современных Cladocera возникли в Юрском периоде 150 млн. лет назад в период существования суперконтинента Пангеи. Несмотря на то, что история эволюции многих анцестральных ракообразных изначально связана с морем, только несколько видов ракообразных найдены в настоящее время в морских водах. Способность современных ракообразных регулировать собственное осмотическое давление недостаточна для обитания в морских водоемах [Frey, 1993]. Существует лишь несколько таксонов, которые могут рассматриваться как истинно морские или солоноватоводные виды (например, *Podon polyphemoides*, *Evadne nordmanni*, *Bosmina longirostris maritime*) [Bos et al., 1996].

Морфологическое строение. Ветвистоусые рачки – очень разнообразны по своему внешнему виду. Тело ветвистоусых рачков состоит из более или менее ясно разделенных головы, туловища и постабдомена (рис. 4.1). Голова и туловище вместе с конечностями у большинства ветвистоусых рачков заключено в двустворчатую раковину, уплощенную с боков. На голове хитиновая кутикула образует сплошной панцирь, спинная часть которого у многих (например, Bosminidae) без всякой границы соединяется с туловищной частью. Передний край головного панциря часто вытянут клювообразно и образует рострум. Более всего рострум развит у Chydoridae и некоторых Daphniidae (*Daphnia*, *Simocephalus*), в то время как у многих (*Ceriodaphnia*, все Polyphemidae) он отсутствует.

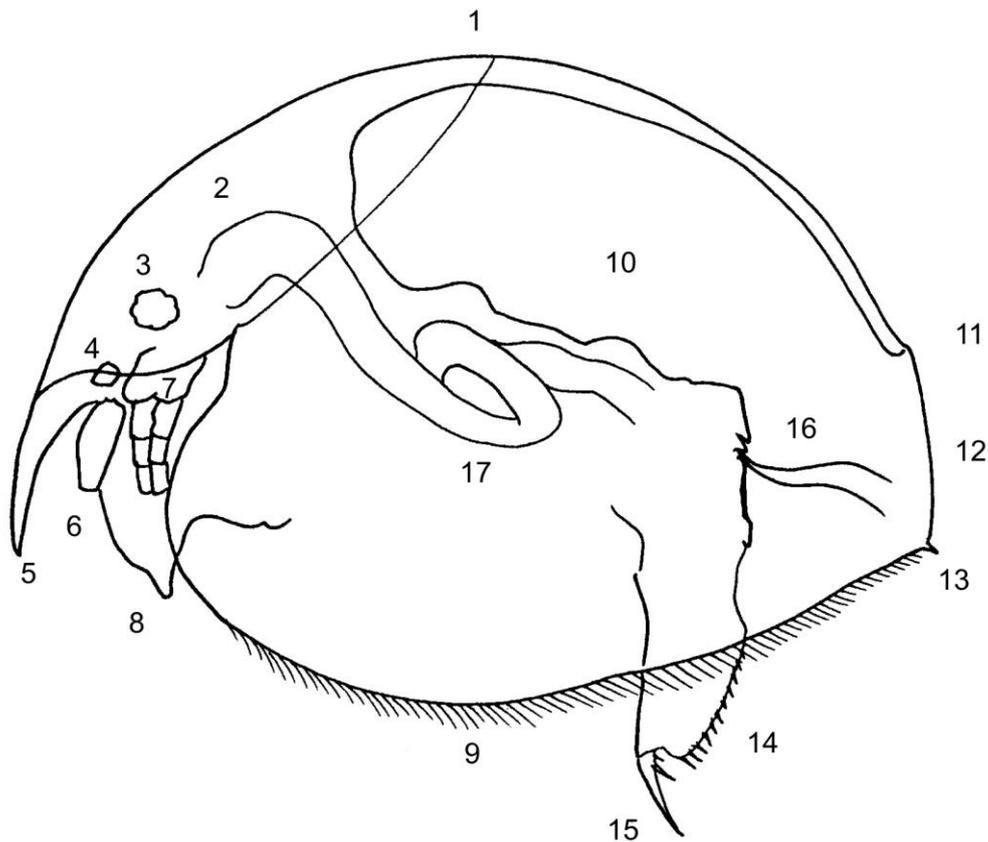


Рис. 4.1. Внешнее строение хидорид (Chydoridae, Cladocera) на примере *Pleuroxus* sp.: 1 – дорзальный край створки раковины, 2 – головной щит, 3 – глаз, 4 – глазок (пигментное пятно), 5 – рострум, 6 – антеннула (I антенна), 7 – антенна (II антенна), 8 – платинка губы, 9 – вентральный край створки, 10 – выводковая камера, 11 – задне–верхний угол створки, 12 – задний край раковины, 13 – заднее-нижний край створки с зубцом, 14 – постабдомен, 15 – коготок постабдомена

Поверхность раковины, как правило, с более или менее заметной ретикуляцией. Задняя часть створок иногда бывает вытянута в длинный шипообразный вырост (хвостовая игла *Daphnia*, мукро *Bosmina*). У *Polyphemidae* и *Leptodora* раковина редуцируется до размеров выводковой камеры, которая своими нижними краями прирастает к туловищу.

Голова может быть различной формы, иногда очень маленькая (*Ceriodaphnia*) или очень большая (*Bythotrephes*). На голове могут присутствовать присоски, представляющие небольшие, подковообразно выступающие складки кутикулы, снабженные мускулатурой.

Первые антенны или антеннуллы, служат органами чувств, одноветвисты и представлены трубкообразным основанием, на котором располагаются чувствительные папиллы (эстетаски) и щетинки. Вторые или плавательные

антенны более крупные, чем антеннулы, служащие для плавания, находятся сбоку головы и состоят из основания и двух ветвей (внешней и внутренней). Верхняя, или внешняя и нижняя, или внутренняя, ветви плавательных антенн состоят из 2-4 члеников и снабжены длинными плавательными щетинками.

Постабдомен, представляющий собой последний отдел тела, лишен конечностей. Обычно он заметно изогнут и, будучи направлен вперед, располагается вентрально, вследствие чего его брюшной край оказывается сверху (верхний, как его называем в дальнейшем), а спинной – внизу (нижний). У многих Cladocera, снабженных раковинкой, на верхнем крае постабдомена имеются 1-4 заостренных выступа, называемых абдоминальными выростами. Строение и вооружение постабдомена характерно в каждом роде. Постабдомен бывает очень длинный (*Camptocercus*), толстый (*Macrothrix*), конический (*Moina*) или сильно сжатый с боков, пластинкообразный (*Chydoridae*).

Имеются 4-6 пар ног, совершенно утративших двигательную функцию и превращенных в сложный аппарат, служащий для захвата пищи. У самцов большинства видов на I или II паре ног (или на обеих) имеются крючковидные придатки, способствующие удержанию самок во время копуляции [Мануйлова, 1964].

Cladocera как биоиндикаторы в палеолимнологических исследованиях.

Отбор проб для палеолимнологического или палеоэкологического анализа кладоцерных сообществ поверхностных донных отложений или коротких и длинных колонок грунта рекомендуется проводить в срединной (или наиболее глубокой) части озера. Эмпирическим путем на основе многочисленных исследований было установлено, что остатки Cladocera с различных литоральных субстратов пассивно транспортируются от берега (например, благодаря наличию берегового уклона, ветровому волнению) и перемешиваются с остатками пелагических Cladocera [Frey, 1988]. Таким образом, отложения, формирующиеся в центральной части озера, дополняются fossilizированными остатками кладоцер, обитающих в различных частях озера на различных субстратах. Более того, часто анализ кладоцерных сообществ с использованием палеолимнологических методик дает более полное представление о видовом составе ветвистоусых ракообразных в водоеме, чем регулярные многочисленные отборы проб в течение вегетационного сезона с использованием стандартных гидробиологических методик, т.к. в составе донных отложений представлены виды, обитающие в различные периоды вегетационного сезона. Такой метод составления представления о составе кладоцерного сообщества может быть рекомендован для удаленных, труднодоступных, слабоизученных водоемов,

или водоемов имеющих очень короткий безледный период, как например для малоизученных арктических и субарктических водоемов.

Лабораторный анализ проб Cladocera. Мы рекомендуем проводить обработку проб донных осадков по следующей собственной методике, разработанной на основе методике предлагаемой А. Корхолом и М. Раутио [Korhola, Rautio, 2001] с некоторыми изменениями.

1. К известному объему образца донных отложений в термостабильную посуду объемом 200-250 мл добавляют 150 мл 10% КОН. Нагревают суспензию приблизительно при 70-80 °С 30 мин. (или 1 час в случае, если донные отложения богаты органикой) при постоянном помешивании. Перемешивать рекомендуется вручную, используя деревянную или стеклянную палочку взамен магнитного перемешивателя, который может привести к нежелательной фрагментации фоссилезированных остатков. В отдельных случаях для сильно загрязненных фоссилезированных остатков Cladocera рекомендуется использование ультразвукового очищающего воздействия ультразвука, например с применением ультразвуковых ванн (VWR Ultrasonic Cleaners USC), но такой способ опять, же увеличивает степень фрагментации остатков в образцах.

2. Затем суспензию осадков промывают под слабой струей проточной воды последовательно через сита с ячейей 125 мкм и 50 мкм. Хорошо профильтрованный материал исследуется под микроскопом в целях проверки возможных потерь мелких экзоскелетных частиц.

3. Переносят сохранившиеся фоссилезированные остатки Cladocera с сита в 15-30 мл контейнеры. Эта процедура требует некоторого навыка, не нужно слишком много воды, но требуется осторожный перенос всех останков в контейнер. Добавить 2-3 капли красителя (мы используем спиртовой раствор сафранина), чтобы окрасить остатки Cladocera в образце. Несколько капель формалина или алкоголя добавляется в качестве антикоагулянта и фиксатора для предотвращения развития гнилостных процессов. Каждый образец на данном этапе взвешивается для дальнейших количественных расчетов.

4. Отфильтрованную суспензию просматривали под световым микроскопом при 100-400-кратном увеличении. Хорошо перемешанный образец переносится на счетное предметное стекло, которое покрывают покровным стеклом (24x50). Постоянные препараты изготавливаются с применением глицерин-желатинового фиксатора или препарата «Гидроматрикс».

Минимальное количество идентифицированных остатков достаточных для статистического анализа – 200. Найденные фоссилезированные остатки всех

Cladocera [карапаксы, головные щиты, эфиппии, постабдоменальные когти] могут быть сгруппированы и учитываться отдельно, но только наиболее многочисленные экзоскелетные элементы для каждого таксона применяются для оценки обилия видов. Если две половины билатерального карапакса встречаются по отдельности, как это часто бывает в случае с некоторыми крупными видами (*Eurycercus*, *Leydigi*), то одна створка подсчитывается как половина индивида. Слабофрагментированные остатки учитываются, только если они содержат достаточно четко выраженные видоспецифические признаки.

Идентификация остатков Cladocera. Количество видов, сохраняющихся в донных отложениях озер относительно невелико. Кроме того, не все таксоны могут быть легко идентифицированы до необходимого в исследованиях таксономического ранга. Систематика данной группы на сегодняшний день разработана не полностью, особенно на уровне видов, подвидов, морф. Таким образом, экологическим интерпретациям палеоэкологических данных по Cladocera препятствует таксономическая неоднозначность некоторых таксономических единиц [Frey, 1986].

С другой стороны, на сегодняшний день нет единого, полного и общепризнанного «стандартного» руководства для определения Cladocera в палеоэкологии, который мог бы использоваться как отправная точка для идентификации fossilized остатков Cladocera. Вместо этого каждый исследователь собирает по крупицам информацию по fossilized остаткам Cladocera из различных литературных источников, таких как научные статьи, отчеты о научно-исследовательской работе, фаунистические резюме и иллюстрированные определительные ключи. Наиболее признанными и широко используемыми из них являются работы Смирнова [Смирнов, 1971], Д. Флесснера [Flössner, 2000], Е.Ф. Мануйловой [Мануйлова, 1964], Д.Г. Фрайя [Frey, 1958, 1959, 1973, 1986, 1988], [Определитель пресноводных беспозвоночных..., 1995], В. Хофмана [Hofmann, 1978], [Vandekerkhove, 2004], [Sarmaja-Korjonen, Szeroczyńska, 2007].

Определяющим фактором сохранности fossilized остатков Cladocera в глубоководных осадках является химический состав частей тела. Формирующий скелет Cladocera хитин представляет собой химически весьма инертный материал, но хитиновый покров с одной стороны различен по составу и включениям у разных видов и имеет различную толщину в разных местах тела, в результате степень сохранности отдельных видов и частей тела неодинакова.

Внешне целостные хитиновые покровы планктонных ракообразных распадаются после смерти (или после процесса линьки) на разнообразные экзоскелетные части, такие как карапаксы, постабдомены, концевые коготки постабдомена, мандибулы, сегменты антенн (только *Copepoda*) и головные щиты (только *Cladocera*), определение по которым возможно провести до различных таксономических рангов [Rautio et al., 2000]. Для палеолимнологических исследований наибольшую ценность представляют семейства *Chydoridae* (богатая видами группа бентосных *Cladocera*, преимущественно обитающих на дне или на макрофитах) и *Bosminidae* (планктонная группа), у которых хорошо сохраняются все скелетные компоненты [Hofmann, 1987; Hann, 1989]. Остатки их обычно сохраняются в большом количестве и, как правило, отражают количественные соотношения и продукцию отдельных видов в реальном зоопланктонном сообществе с некоторыми оговорками. Из 9-ти ныне существующих семейств *Cladocera* представители не всех семейств сохраняются одинаково хорошо. К примеру, планктонные *Daphniidae* – ключевой компонент водной экосистемы, сохраняются не в полной мере, так как их экзоскелет слишком хрупкий, чтобы противостоять процессу разложению под воздействием микроорганизмов и грибов. В донных отложениях фоссилизированные остатки *Cladocera* представлены частями панциря, хвостовыми иглами, постабдоменальными коготками, мандибулами и эфиппиями.

Известно, что интактные эфиппии переживают несколько сотен лет. На распределение и количество остатков *Cladocera* влияют разнообразные факторы, включающие перемешивание осадков роющими организмами (биотурбация), морфология озера, глубина водоема связанный с этим круговорот воды [Sarmaja-Korjonen, 2002].

Идентификация головных щитов проводится на основе размера, формы и скульптурированности поверхности головного щита, так же как числа, размера и местоположения главных пор. Интересно, что строение головного щита лучше диагностируется на фоссилизированных остатках *Cladocera*, чем на живых организмах. Определение по головным щитам достаточно уверенно можно провести для большинства представителей, например семейства *Chydoridae*, за исключением мелких видов рода *Alona*. Также сложности в определении таксонов *Cladocera* могут быть связаны с чрезмерной фрагментацией фоссилизированных остатков, обнаруживаемых в донных отложениях водоемов.

5. Диатомовый анализ

Диатомовые водоросли составляют самостоятельный отдел водорослей (Bacillariophyta), прошедший длительный эволюционный путь развития. Наиболее древние находки панцирей диатомей известны из отложений раннего мела, а к началу четвертичного времени сформировались практически все ныне живущие роды и многочисленные их виды.

В настоящее время диатомовые – богатый видами и чрезвычайно широко распространенный отдел водорослей, представители которого обитают преимущественно в водоемах Севера и умеренных широт. Диатомей поселяются в верховых болотах и моховых подушках, на камнях и скалах, в почвах и на их поверхности, на снегу и льду.

Водные и вневодные местообитания неодинаковы как по видовому составу диатомей, так и по их количеству. Число видов, населяющих вневодные биотопы, невелико, и все они относятся к наиболее широко распространенным представителям отдела. Только почвенные сообщества более богаты в видовом отношении. На снегу и льду диатомей могут развиваться в массе, и тогда они окрашивают их в бурый цвет.

Водная среда – основное и первичное местообитание диатомей; здесь они возникли и прошли длительный путь эволюции. Они завоевали все типы современных водоемов и принимают участие в образовании различных фитоценозов, преобладая качественно и количественно над другими микроскопическими водорослями. В морских и континентальных водоемах диатомовые являются преобладающей экологической группой водорослей.

Диатомей продуцируют до 50 % органического вещества мирового океана. Еще более существенна роль диатомей в континентальных водоемах, особенно субарктических, где сравнительно низкие температуры лимитируют развитие водорослей других отделов. Основным свойством этой группы водорослей является наличие у них нерастворимой при нормальных условиях кремневой оболочки – панциря с видоспецифичной структурой [Николаев, Харвуд, 2002], состоящего из двух створок. Кремневые панцири диатомей хорошо сохраняются в донных осадках озер, что делает возможным определение видового состава, характерного для данной стадии существования водоема. Многие виды диатомей имеют достаточно узкий диапазон обитания, их чрезвычайная чувствительность к малейшим изменениям физических и химических параметров среды (трофического уровня водоема, его pH, сапробности, солености) позволяет применять диатомовый анализ для экологической

реконструкции состояния водоема на протяжении периода накопления донных отложений.

Специфика условий существования многих видов диатомей требует изучения разнотипных водоемов, отличающихся по своему географическому положению в природно-ландшафтных комплексах.

Видовой состав диатомовых водорослей в водоемах определяется комплексом физико-химических факторов, из которых большое значение имеет в первую очередь *соленость воды*. По отношению к солености все диатомей разделяются на морские, солоноватоводные и пресноводные. Особенно четко проявляется их реакция на содержание в воде поваренной соли NaCl, что позволяет различать у них три группы видов. Первую составляют эвгалобы, для развития, которых наличие хлоридов обязательно. Сюда относятся типично морские обитатели (полигалобы) и представители солоноватых вод (мезогалобы), живущие во внутренних морях и опресненных морских бухтах. Во вторую группу входят олигогалобы – обитатели пресных вод с соленостью не более 5 ‰. Среди них различают галофилов, на которых незначительное повышение содержания в воде NaCl оказывает стимулирующее действие (*Cyclotella meneghiniana*, *Synedra pulchella*, *Bacillaria paradoxa* и др.), и индифферентов – типичных представителей пресных водоемов, но способных переносить незначительное присутствие в воде NaCl, хотя их развитие при этом и подавляется (*Asterionella gracillima*, *Staurosirella pinnata* и многие виды родов *Cyclotella*, *Gomphonema*, *Cymatopleura*, *Surirella*). Третья группа – это настоящие пресноводные виды, на которых даже незначительное присутствие в воде NaCl действует губительно (виды родов *Eunotia*, *Pinnularia*, *Cymbella*, *Frustulia*). Их называют галофобами.

Таких индикаторов солености, приуроченных к определенным ее величинам, среди диатомовых водорослей довольно много, и их список все время пополняется. Многие диатомовые водоросли настолько чувствительны к содержанию в воде NaCl, что не выдерживают даже незначительного изменения солености, – это так называемые стеногалинные (узкосолевые) виды, к которым принадлежат типично морские обитатели. Однако есть виды, степень чувствительности которых по отношению к NaCl не так высока, и они способны существовать в широких пределах изменения солености воды, от почти пресной до морской, – это эвригалинные (широкосолевые) виды; они обитают в водоемах, где содержание NaCl значительно колеблется.

Не менее важным экологическим фактором в развитии диатомей является *температура*. В общем эти водоросли вегетируют в широких температурных

пределах – от 0 до +50°C, но все же они чутко реагируют на изменения температуры, – это находит свое выражение в сезонной динамике и пиках развития. Правда, в этом отношении не все диатомей одинаковы. Существуют эвритермные виды, способные переносить значительные температурные колебания, и stenotherмные виды, живущие в узких пределах температурного режима. Для развития большинства диатомей оптимальная температура от +10 до +20°C, но, кроме них, имеются тепловодные виды, оптимум развития которых приходится на высокую температуру, и холодноводные виды, предпочитающие низкую температуру. Промежуточное положение занимают умеренно холодноводные и умеренно тепловодные виды.

Известно, что температура имеет решающее значение для годовой и суточной циркуляции воды в водоеме, что в связи с физико-химическими факторами обуславливает весенний и осенний максимум развития диатомовых в умеренных широтах, а также летний и зимний максимум в Арктике и тропиках. Наблюдения показали, что температура влияет не только на цикл развития диатомовых, но у некоторых также на форму колоний и структуру панциря. Так у *Asterionella* летом образуется только звездчатые, а зимой звездчато-зигзаговидные колонии. У диатомовых также известен и настоящий сезонный диморфизм, вызываемый температурными условиями. У некоторых видов наблюдается сезонные формы, летняя и зимняя, которые резко отличающиеся по структуре панциря. Эти формы раньше принимали за различные виды, пока не был выяснен их цикл развития.

Степень освещенности и качество света также оказывают существенное влияние на развитие диатомовых водорослей в водоемах и определяют закономерности их распределения по глубинам. В свою очередь, освещенность зависит от прозрачности воды, а прозрачность в океанах всегда более высока, чем в пресных водоемах.

Степень освещенности и качество света также оказывают существенное влияние на развитие диатомовых водорослей в водоемах и определяют закономерности их распределения по глубинам. В свою очередь, освещенность зависит от прозрачности воды, а прозрачность в океанах всегда более высока, чем в пресных водоемах. Свет используется диатомовыми водорослями при фотосинтезе в такой же мере, как и другими водорослями, и является одним из факторов, ограничивающих расселение водорослей в глубинах и определяющих толщину продуктивного слоя водоема. Диатомей в пресных водоемах обитают на глубине до 24 м, однако пределы обитания некоторых диатомовых значительно меньше и для различных водоемов индивидуальны в зависимости

от прозрачности воды. Морские планктонные виды обитают в прибрежной полосе на глубине примерно до 200 м [Макарова,1977].

Основные группы местообитаний водные и сухопутные – в отношении диатомовых являются неравноценными ни по количеству видов, ни по характерной специфичности флоры. Флора диатомовых водных местообитаний отличается богатством, в смысле количестве видов, и разнообразием в отношении их морфологических и биологических особенностей. Особенностью диатомей водных местообитаний является их строгая приуроченность к определенной среде обитания. Это характерно не только для водоема в целом, но и для различных частей одного и того же водоема, где в связи с особенностями среды формируется сообщества диатомовых, различные по систематическому составу, биологическим и морфологическим свойствам.

Общеизвестно, что водная среда является основным и первичным местообитанием диатомовых водорослей, которые возникли в воде и где прошли долгий путь эволюции. И сейчас они в большинстве бассейнов обитают и развиваются, принимают участие в образовании разнообразных сообществ.

Каждый водоем имеет дно, или бенталь, соответственно этому обитатели бентали называются донными, или бентическими организмами, а также толщу воды, или пелагиаль, пассивно плавающие пелагические организмы называются планктическими или планктонными организмами. К этим организмам относятся и диатомовые водоросли.

Планктон морей и пресных водоемов очень богат диатомовыми водорослями, временами достигающими массового развития. Одной из главных особенностей планктонных диатомовых является их чрезвычайная приспособленность к “парению“. Они имеют очень тонкий и легкий панцирь, мелкие и тонкие хроматофоры, часто наблюдается скопление капель масла и газовых вакуолей – все это ведет к уменьшению удельного веса клетки. Кроме того, клетки многих диатомовых имеют большую поверхность, что еще более увеличивает их способность к парению. Одни из планктонных диатомовых имеют очень длинные палочковидные клетки, длина которых во много десятков, а иногда и сотен раз превышает ширину (р.р.*Thalassiothrix*, *T.halassiosira*, *Synedra*). Другие диатомовые имеют дисковидные клетки с очень большим диаметром (р.р.*Coscinodiscus*, *Asteromphalalus*, *Asterolampra*, *Actynociclys*). Иногда по окружности диск снабжен длинными щетинками (р.р.*Josserialla*, *Thelassiosira*, *Corethon*, *Stephanodiscus*).

Таким образом, по местообитанию условно выделяются диатомеи планктона, перифитона (обрастание водных макрофитов) и донные. Хотя такое

подразделение вида всегда считается достаточно условным. Так при обозначении “планктонный вид”, “обрастатель”, или “донный” имеется в виду, указание на преимущественный способ его существования.

Диатомовые водоросли, населяющие как водоемы, так и вневодные биотопы, приурочены к определенным *географическим зонам*, т. е. имеют определенный ареал. Многие морские виды отличаются строгой зональностью, в то время как другие распространены широко и даже повсеместно. Особенно часто встречаются космополиты среди диатомей, обитающих в пресных континентальных водоемах. Наоборот, известны и эндемичные виды диатомовых, живущие только в каком-нибудь одном или нескольких водоемах одного района. Некоторые водоемы, например озера Байкал и Танганьика, очень богаты эндемиками. Ограниченные ареалы имеют также реликтовые виды, живущие ныне в некоторых древних пресных водоемах – Байкале, Хубсугуле, Эльгыгытгыне, озерах Кольского полуострова, африканских озерах и др. Известны реликты в Черном, Азовском и Каспийском морях, сохранившиеся от верхнетретичных морей Черноморского бассейна.

Закономерности географического распространения диатомей отчетливее всего проявляются в водах Мирового океана. Если принять деление Мирового океана на географические зоны по температурному режиму поверхностных слоев воды, то, как показывает анализ, в двух полярных зонах (арктической и антарктической), где преобладает низкая температура с незначительными годовыми колебаниями (2-3°), обитают холодолюбивые stenothermные виды диатомей. Умеренные зоны обоих полушарий – северного (бореальная) и южного (нотальная) – характеризуются температурным режимом широкого диапазона, здесь годовые колебания доходят до 15-20°C. Этим зонам свойственны преимущественно эвритермные, а также умеренно холодноводные и умеренно тепловодные виды диатомей, достигающие массового развития в тот или иной сезон. В тропической зоне, где температура поверхностных вод не опускается ниже +15°C, а годовые температурные колебания незначительны (в среднем около 2°), обитают теплолюбивые stenothermные виды. Некоторые виды диатомей могут обитать в двух смежных зонах – это арктическо-бореальные и бореально-тропические виды, приспособившиеся к широкому температурному диапазону.

Наиболее богата по видовому составу и количеству диатомей бореальная зона, отличающаяся оптимальной для их развития температурой (от +10 до +20°C). Здесь они вегетируют почти круглый год, но особенно обильно развиваются весной и осенью. В арктической и тропической зонах вегетация

диатомей кратковременная: в арктических морях она приурочена к короткому летнему периоду, так как осенний и весенний расцветы диатомей здесь по времени сближаются, в тропических – к более холодному зимнему периоду.

Географические закономерности распределения диатомей в континентальных водоемах выражены значительно менее отчетливо из-за их крайнего типологического разнообразия. Влияние местных экологических условий на водоросли здесь настолько велико, что в большой мере нивелирует облик флоры, отвечающий географическому положению каждого данного водоема. Поэтому различия флористического состава диатомей часто отчетливо проявляются, например, в двух соседних, но типологически неоднородных озерах, в то время как в различных географических зонах, но в водоемах с одинаковыми экологическими условиями флоры диатомей могут оказаться весьма близкими.

Диатомовые комплексы в отложениях крупных глубоководных стратифицированных озер, таких как Ладожское и Онежское, отражают интегральную картину распределения в озерах различных водных масс с их специфическим составом фитопланктона [Трифорова, 1979]. Диатомовые комплексы донных отложений глубоководных районов различаются не только по составу доминирующих планктонных диатомей, но и по степени участия в них литоральных диатомей бентоса.

В озерах, для которых в летний период характерно состояние гомотермии, процессы осадконакопления лишь отчасти связаны со строением озерных котловин, а в большей степени обусловлены особенностями водной динамики. Состав диатомовых комплексов в их осадках отличается большой однородностью. Створки диатомей концентрируются в иловых толщах центральных частей озер, где водная динамика не столь активна.

Таким образом, характер диатомовых комплексов и численность диатомей в осадках являются показателями не только продуктивности водорослевых сообществ, но и водно-динамических процессов в озерах и связанных с ними особенностей осадконакопления. В небольших глубоких стратифицированных озерах и связанных с ними особенностей осадконакопления.

В небольших глубоких стратифицированных озерах седиментация продуцируемых в них диатомей планктона и бентоса происходит *in situ*, поэтому даже на небольших расстояниях диатомовые комплексы в отложениях существенно различаются по составу, который зависит от местных факторов – строения донного рельефа, наличие зарослей макрофитов и др.

Состав диатомовых комплексов в осадках озер позволяет судить о

процессах эвтрофирования, происходящих в них не только под воздействием природных, но и антропогенных факторов.

Палеолимнологические исследования с применением метода диатомового анализа следует предварять исследованиями состава и особенностей строения диатомовых комплексов, формирующихся в современных осадках озер.

Основные принципы применения диатомового анализа для геологических и палеогеографических реконструкций, сформированные советскими диатомологами, остаются актуальными и лежат в основе современных исследований диатомей. Изучение диатомовых водорослей в донных отложениях озер можно разделить на два основных направления: флористическое и палеолимнологическое.

Исследование диатомовой флоры поверхностного слоя донных отложений широко практикуется, так как вносит существенный вклад в изучение систематического состава современных диатомей, выявляет новые виды, в том числе, эндемичные и обычно сопровождается исчерпывающим эколого-географическим анализом изученной диатомовой флоры [Давыдова, 1985].

Изучение диатомовых комплексов в толще донных отложений представляет собой палеолимнологическое направление. Подобные исследования сопровождаются определением возраста слоев колонки донных отложений с помощью радиоуглеродного метода, геохронологическим расчленением осадочной толщи с использованием палинологического анализа и последующим сопоставлением с результатами диатомового анализа. Знание экологии диатомовых помогает создать трансфертные функции для реконструкций важных абиотических факторов, подвергшихся наибольшему изменению в исследуемой экосистеме. Совокупность качественных [видовой состав] и количественных (количество створок) характеристик диатомовых водорослей в колонке донных отложений позволяют делать выводы по стратиграфии, палеогеографии, палеоэкологии, установить интенсивность процессов естественного и антропогенного эвтрофирования, реконструировать основные этапы жизни озер, судить о скорости и направленности изменений, происходящих в их экосистемах, прогнозировать развитие этих процессов в будущем.

Образцы на диатомовый анализ отбираются без пропусков: колонка делится на отрезки длиной от 1 до 2,5 см; более древние осадки, представленные гомогенными глинами мощность отрезков доходит до 5-20 см в зависимости от ширины лент. Толщина отбираемых слоев диктуется, таким образом, разным темпом седиментации. В озерах с высоким темпом седиментации илов, где

общая мощность достигает 5-10 м и более, толщина слоев может быть увеличена до 3-6 см.

При отборе образцов поверхностных отложений используются дночерпатели различных систем, лот Воронкова, стратометр Перфильева и дночерпатель Ленца (фирма Гидро-Биос). Для анализа отбирается верхний жидкий неконсолидированный слой осадка, называемый наилком, или пелогеном.

Поднятые со дна колонки донных отложений описываются непосредственно после извлечения из трубок. По свежему срезу производится детальное описание, в котором указывается характер осадка, границы между генетическими горизонтами, цвет, структура, текстурные особенности, включения и запах. К каждому образцу прилагается этикетка, в которой даются основные сведения необходимые для дальнейшей его обработки (рис. 5.1).

Лабораторная обработка образцов на диатомовый анализ. При выполнении диатомового анализа донных осадков применяются следующая аппаратура, материалы, реактивы и растворы:

- микроскопы МБИ-15, БИОЛАМ, Carl Zeiss Axio Lab.A1 или другие, обеспечивающие увеличение не менее чем в 630-900 раз;
- весы электронные, например DL-3000 WP;
- стекла предметные (тонкие) и покровные (20x20);
- пробирки, градуированные с емкостью 15-25 мл по ГОСТу 10515-75, или другие такой же емкостью;
- пробирки емкостью 1,5 мл (Eppendorf Tubes), 15 мл (VWR™), 50 мл (AXYGEN®);
- штатив для пробирок;
- пенал для хранения слайдов (препаратов);
- палочки стеклянные с резиновыми наконечниками (длина около 300 мм, диаметр 384 мм);
- набор сит с разными диаметрами ячеек до 1,0 мм и менее;
- перекись водорода по ГОСТу 10929-64, 30 %-й раствор;
- высокопреломляющая смола Naphrax© для приготовления постоянных препаратов;
- иммерсионное масло (Immersol™ 518 F, Carl Zeiss);
- глицерин по ГОСТу 6259-75;
- спирт;
- стаканы химические с емкостью 0,5-1,0 л;
- пирофосфат натрия (готовить следующим образом: растворяют 50 г

натриевой соли пиродифосфорной кислоты в 1 л дистиллированной воды);

- HCl, 10 %-й раствор;
- H₂SO₄ концентрированная;
- тяжелая жидкость с удельным весом 2,4-2,65;
- плитка электрическая, лабораторная бытовая;
- центрифуга, например Eppendorf Centrifuge 5430;
- мерная стеклянная пипетка с объемом раствора 0,03 мл (код №7477 15);
- препаровальная игла и скальпель;
- универсальная индикаторная бумага pH 0-14 (фирмы Macherey-Nagel);
- шкаф сушильный.

Техническая обработка материала для диатомового анализа довольно трудоемкая и ведется по общепринятой методике, описанной в «Диатомовом анализе» [1949], модифицированной Институтом озераведения РАН [Давыдова, 1985; Общие закономерности ..., 1986, Пестрякова, 1997].

Основной задачей технической обработки образцов является извлечение диатомовых водорослей из пород и очищение их панцирей от глинистых и иных частиц. Состоит из удаления протопласта путем химической обработки пробы и приготовления препарата в твердой или жидкой среде с высоким коэффициентом преломления, например Naphrax©.

Методика технической обработки образцов для извлечения из них панцирей и створок диатомей и очищения их для таксономического исследования зависит от качества материала. Она различна для осадочных пород, донных отложений современных морей и озер и для современных диатомей.

Глины, пески, алевриты и другие породы во многих случаях содержат небольшое количество диатомей. Следовательно, для получения возможно более полного представления о составе флоры требуется техническая обработка ископаемых материалов в лаборатории. Она имеет цель – разрыхление (дезинтеграция) пород, обогащение их диатомеями и очищение панцирей или отдельных створок от органических и минеральных веществ, маскирующих детали их структуры.

Методика технической обработки проб для диатомового анализа зависит от литологического состава породы и задачи исследования. Но при любом методе образец породы предварительно должен быть очищен от поверхностного слоя во избежание возможного загрязнения; вода применяется только дистиллированная, и все операции контролируются под микроскопом, чтобы не потерять крупные и очень мелкие створки диатомей.

Разрыхление породы. Способ разрыхления и длительность обработки зависят от характера породы. Навеска породы определяется в зависимости от литологического состава породы: диатомита 5-10 г, глины 10 г, суглинка 15 г, супеси 20 г, тонкозернистого песка 50 г, мелкозернистого песка 100 г, крупнозернистого или хорошо промытого и отсортированного песка 200 г.

Навеску породы помещаем в термостойкий химический стакан с емкостью 0,5-0,75 л и кипятим в течение часа или дольше в 10 % (реже 30 %) растворе пергидроля или в 100-200 см³ раствора пиррофосфата натрия (для его получения растворяют 50 г натриевой соли пиррофосфорной кислоты в 1 л дистиллированной воды). В этих реактивах порода разрыхляется быстрее, чем при кипячении в воде, и лучше очищается от мелких глинистых частиц и органического вещества.

Удаление карбонатов и органических веществ. Карбонатные породы легко дезинтегрируются кипячением в 10 % HCl в течение 15-20 мин. Если порода содержит большое количество органических веществ, то после отмывания избытка HCl и образовавшихся в результате предыдущей операции солей осадок заливают 4-5 объемами концентрированной H₂SO₄ затем кипятим от нескольких минут до часа.

Удаление органического вещества горячим или холодным кислотным методом рекомендуется производить до обработки пробы тяжелой жидкостью: это несколько сокращает процесс отмывания пробы от H₂SO₄ и образовавшихся солей. Если же органического вещества в породе немного, то ее не обрабатывают H₂SO₄ и NaNO₃, а удаляют органическое вещество позднее; после разделения осадка тяжелой жидкостью более быстрым способом. Применение кислот недопустимо в тех случаях, когда кремний в панцире диатомей вторично замещен углекислым кальцием.

Удаление осадка на фракции отмучиванием. Рыхлые породы, содержащие крупные растительные остатки, очищают от них после дезинтеграции пропуская через сито с отверстиями 1 мм². Для выделения крупных диатомей рекомендуется метод разделения на фракции, применяемый при микрофаунистических исследованиях [Фурсенко, 1937].

Целые панцири крупных диатомей остаются во фракции, получаемой на сите с диаметром отверстий 0,065 – 0,075 мм [Стрельникова, 1966]. Выделение средней фракции, наиболее обогащенной остатками диатомей, производится отмучиванием или декантацией: при этом осадок одновременно отмывается от серной кислоты, если в процессе механической обработки породы она применялась для удаления органического вещества.

Для удаления крупной песчаной фракции осадок тщательно взмучивается быстрым вращательным движением стакана и через минуту сливается во второй стакан емкостью 1 литр. Это повторяется трижды, добавляя каждый раз новую порцию воды. Все крупные минеральные частицы, оставшиеся в первом стакане удаляются, предварительно проверив под микроскопом. Для удаления мелкой глинистой фракции слива, собранные во втором стакане следует отстаивать в течение 8-12 часов, после чего суспензия выливается. Осадок доливается водой, взмучиваем и отстаиваем в течение 2 часов. Последующие сливы производятся через каждые полчаса. Чтобы не потерять диатомей, нужно перед сливом взять каплю суспензии над осадком и проверить под микроскопом; если в ней есть створки диатомей, время отстаивания следует увеличить. Сливать суспензию надо осторожно, не взмучивая, осадка.

Разделение средней фракции от тяжелой фракции. Выделенную отмучиванием среднюю фракцию породы переносим в центрифужные пробирки емкостью 45-30 см с таким расчетом, чтобы осадок занимал не более 1/4 объема пробирки. После 10 минутного центрифугирования воду сливаем, стенки пробирки вытираем фильтровальной бумагой и осадок заливаем тройным объемом тяжелой кадмиевой жидкости, представляющей собой водный раствор йодистого кадмия и йодистого калия, с удельным весом 2,4-2,65.

Таким образом, этапы технической обработки озерных отложений на диатомовый анализ выглядят:

1. Берется 5 г (в случае сухого осадка – до 2 г) влажного осадка и высушивается при комнатной температуре, т.е. доводится до воздушно-сухого состояния.

2. Дезинтеграция в перекиси водорода, залить перекисью водорода 100-200 мл.

3. Кипятить на плитке – 1 сутки при 20°C и 20 мин при 100 С. После кипячения каждый раз добавляем перекись водорода, до полного исчезновения органики.

4. Для разделения осадка лучше всего пользоваться тяжелой кадмиевой жидкостью, представляющей собой водный раствор йодистого кадмия и йодистого калия, с удельным весом 2,4-2,65. Центрифугирование с тяжелой жидкостью проводится при 1500 об/сек – 10 мин, при 1000 об/сек – 20 мин.

5. После центрифугирования всплывает легкая фракция с диатомеями ("кольцо") и столб тяжелой жидкости, а на самом дне – песок, пыльца, споры растений, детрит и т. д., то есть то, что осталось после декантации (отделения).

6. Диатомовое "кольцо" и тяжелую жидкость сливаем в стакан (не менее

300 см³), разбавляем 3-5 объемами воды и отстаиваем в течение 12-24 часов.

7. Затем столб жидкости сливается на регенерацию, а осадок переносится в центрифужную пробирку и отмывается центрифугированием при 1500 об/сек – 3 раза.

8. Полученный осадок разбавляется определенным объемом дистиллированной воды (0,5-3,0 см³).

9. После тщательного перемешивания мерной пипеткой берется определенный объем взвеси из средней части столба и наносится на покровное стекло (размер 18x18 – 0,02-0,04 мл).

Для приготовления постоянных препаратов или слайдов используется высокопреломляющая смола (Naphrax©) с показателем преломления, значительно отличающимся от показателя преломления кремневого панциря диатомей, равного 1,43.

Схема приготовления постоянных препаратов состоит из нескольких этапов:

1. Взятые образцы, размещаем в пронумерованные пробирки.



Затем заливаем их дистиллированной водой в соотношении 1 мл образца на 3 мл дистиллированной воды.



2. Тщательно перемешиваем пробирку. Наносим мерной пипеткой 1 каплю раствора на покровное стекло – 0,03 мл.



3. Препаравальной иглой разносим каплю по всей площади стекла. Если покровное стекло хорошо обезжирено, капля равномерно лежит на стекле.



4. Затем берем кусочек смолы на предметное стекло и растапливаем над плитой смолу до вязкого состояния.



5. На предметное стекло со смолой кладем покровное стекло с высохшим на ней раствором.



6. Очищаем скальпелем выступающие части смолы из под покровного стекла.



7. Затем подписываем постоянный препарат:

- название озера;
- глубина взятия образца;
- номер образца;
- грамм навески;
- мл – разбавления;
- год взятия пробы.

Проведение диатомового анализа. Препарат, приготовленный, как описано выше, поместить на предметный столик микроскопа, закрепить в препаратоводителе и последовательно просмотреть при увеличении в 630-900 раз. При просмотре препарата подсчет створок диатомей целесообразно вести в средней части стекла по горизонтальному ряду до 500 створок (учитывая степень раздробленности створок диатомей). Помимо общего содержания диатомей в осадках для каждого горизонта определяется видовой состав диатомей, численность каждого вида (в млн на 1 г воздушно-сухого осадка); процентное соотношение в диатомовых комплексах створок по преимущественному местообитанию (планктона, обрастателей и донных); по отношению к активной реакции среды (алкалифилов, алкалибионтов, нейтрофилов, ацидофилов, ацидобионтов); по биогеографическому распространению (бореальные, космополиты, североальпийские). Сумму створок диатомей принять за 100 % и содержание отдельных экологических групп выразить по отношению к этой сумме в процентах. В рабочем журнале сделать соответствующую запись (см. образец 1).

Для пересчета содержания створок диатомей в 1 г осадка применяется следующая формула:

$$a = \frac{bcde}{fgh},$$

где a – число створок диатомей в 1 г осадка, b – разбавление, мл, c – число рядов в препарате при увеличении, d – число полей в ряду, e – число просчитанных створок, f – навеска, г, g – объем капли, мл, h – число просмотренных полей зрения.

Встреченные в препаратах диатомей определяются до вида, разновидности и формы. Для выявления роли отдельных видов и состава доминирующих комплексов применяется следующее подразделение диатомей:

единичные – створки, которых составляют в осадках менее 1 % от их общей численности, обычные – от 1 до 5 %. Доминантами при количественной методике являются диатомеи, составляющие в осадках более 10 % створок, субдоминантами – от 5 до 10 %.

Образец 1

Название озера **Сутуруоха** (полевой номер 15-Su-01)

Увел. 100, размер покровного стекла 20x20

Таблица 5.1

Названия диатомей	Эколого-географическая характеристика*						Кол-во створок
	I	II	III	IV	V	VI	
<i>Achnanthes obliqua</i> (Gegory) Hust.	О						2
<i>Amphora ovalis</i> Kutz.	Д	И	Ак	К	b		6
<i>Amphora pediculus</i> (Kutz.)Grun.	Д	И	Ак	К	b		2
<i>Asterionella formosa</i> Hass	П	И	Ак	К	Os	1,4	2
<i>Aulacoseira subarctica</i> (O.Mull.) Haworth	П	И	Ак	АА			90
<i>Caloneis bacillum</i> (Grun.) Cl.	Д	И	Ак	Б	x	0,4	2
<i>Caloneis silicula</i> (Ehr.) Cl.	Д	И	Ак	Б	b	1,5	2
<i>Cymbella mesiana</i> Cholnoky	О	И	Акб	К			2
<i>Cymbopleura naviculiformis</i>	О	И	Н	Б	b	2	2
<i>Diploneis finnica</i> (Ehr.)Cl.	Д	И	Н	АА			2
<i>Eunotia incisa</i> Gregory	О						2
<i>Eunotia</i> spp.	О						2
<i>Fragilaria constricta</i> Ehrenberg	О	И	Ац	АА			22
<i>Gomphonema clavatum</i> Ehr.	О	И	Н	Б			2
<i>Gyrosigma attenuatum</i> (Kütz.) Rabenhorst	Д	И	Акб	Б	b	1,8	2
<i>Neidium hitchcockii</i> (Ehr.) Cleve	Д	И	Ас	АА			4
<i>Pinnularia gibba</i> Ehr.	Д	И	Н	Б	x	0,2	2
<i>Pinnularia hemiptera</i> (Kutz.) Rabenh.	Д	И	Н	Б			2
<i>Pinnularia interrupta</i> W.Sm.	Д	И	Ац	Б			2
<i>Pinnularia major</i> (Kutz.) Rabenh.	Д	И	Ац	Б	b	2,1	2
<i>Pinnularia microstauron</i> (Ehr.) Cl.	Д	И	Ац	Б	Os	0,8	8
<i>Pinnularia nodosa</i> (Ehr.) W.Smith	Д	И	Ац	АА			4
<i>Pinnularia semicrucata</i> (Ehr.) Cl.	Д	И		Б			2
<i>Planothidium lanceolatum</i> (Brebisson) L.-B.	О	И	Н	К	Os	0,75	2
<i>Pseudostaurosira brevistriata</i> (Grunow) Williams et Round	О	И	Ак	К			20
<i>Pseudostaurosira parasitica</i> var. <i>subconstricta</i> (Grunow) Morales	О	И	Ак	Б	a	2,5	4
<i>Sellaphora laevis</i> (Kütz.) D.G.Mann	Д	И		Б			8
<i>Sellaphora pupula</i> Kutz.	Д	Гл	Ак	К	b	2,2	14
<i>Stauroneis anceps</i> var. <i>sibirica</i> Grun.	Д	И	Ак	Б			2
<i>Stauroneis phoenicenteron</i> (Nitzsch.)Ehr.	Д	И	Ак	Б	b	1,7	2

<i>Stauroneis smithii</i> Grun.	Д	И	Ак	Б			2
<i>Stauroneis smithii</i> var. <i>sagitta</i> (Cleve) Hustedt	Д						2
<i>Staurosira berlinensis</i> (Lemm.) Lange-Bertalot	П	И		Б	b	2,15	130
<i>Staurosira venter</i> (Ehr.) Cleve & Möller	О	И	Ак	К			90
<i>Staurosirella pinnata</i> Ehr	О	И	Ак	Б	Os	1,4	32
<i>Surirella linearis</i> W.Sm.	Д	И	Н	Б	b	2,2	2
<i>Surirella</i> spp.	Д						2
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lungb.) Kutz.	П	Гб	Н	Б	Os	1,4	2
<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth.) Kutz.	О	Гб	Ац	АА	Os	0,6	36
<i>Tetracyclus glans</i> (Ehr.)Mills	О	И	Ац	АА			2
Число просчитанных створок (e)							520
Разбавление, мл (b)							250
Число полей в ряду (d)							200
Число рядов в препарате при увеличении (c)							200
Число просмотренных полей зрения (h)							10
Навеска, г (f)							0,42
Объем капли, мл (g)							0,21

Примечание. **I** – по приуроченности к местообитанию: П – диатомей планктона, Д – донные, О – обрастатели; **II** – по отношению к солености: И – индифференты, Гл – галофилы, Гб – галофобы; **III** – по отношению к рН: Акб – алкалибионты, Ак – алкалофилы, Н – нейтрофилы, Ац – ацидофилы; **IV** – по биогеографии: К – космополиты, Б – бореальные, АА – арктоальпийские; **V** – по сапробности: х – ксеносапробы, Os – олигосапробы, б – мезосапробы, а – мезосапробы.

[a] Число створок диатомей в 1 г осадка	5895,692
[b] Разбавление	250
[c] число рядов в препарате при увеличении 100 раз	200
[d] число полей в ряду	200
[e] число просчитанных створок	520
[f] навеска	0,42
[g] объем капли	0,21
[h] число просмотренных полей зрения	10

5200000000

0,882

5895691610

$$S (\text{сапробность}) = 424 : 246 = 1,72$$

Оформление результатов. Результаты определения видового состава диатомовых объединяются в общий систематический список с эколого-географической характеристикой найденных видов. Количественные данные по створкам могут быть представлены различно – по бальным классификациям (шестибальная шкала Вислоуха), в абсолютном количестве створок на 1 г осадка, в процентах от общего числа подсчитанных створок. Данные,

полученные в результате определения диатомей в вертикальной серии образцов, иллюстрируют диатомовой диаграммой, соотнесенной с глубинами и возрастом исследованных горизонтов. Результаты исследований дополняют фотографиями новых, редких или наоборот, доминирующих видов диатомовых водорослей. В настоящем учебно-методическом пособии приведены примеры микрофотографий диатомей (стр. 76-84), полученных Л.А. Пестряковой во время стажировок в Институте имени А. Вегенера (г. Потсдам, Германия) на базе Центра имени Гельмгольца г. Потсдам (GFZ) Германского центра исследования Земли с использованием сканирующего электронного микроскопа Zeiss Gemini Ultra Plus.

В последние годы при статистической обработке полученных данных широко используются программы, позволяющие строить диатомовые диаграммы, выделять наиболее важные абиотические факторы среды, а также временные промежутки, в которые происходили значимые изменения в экосистеме (C2, Сапосо и др.).

Для реконструкции палеоэкологических условий и климата в прошлом становится необходимым создание калибровочного банка данных абиотических и биотических параметров озер, расположенных на различных природных зонах, характеризующих климатический или экологический градиент, достаточный для регионов Восточной Сибири. Для достоверной реконструкции особенностей эволюции водных бассейнов и ландшафтов, составляющих одну природную систему, существенное значение имеет применение оптимального комплекса методов анализа природной среды. Необходимые звенья в палеоэкологических построениях и реконструкциях воссоздают другие методы, такие как литологический, биогеохимический, седиментологический и палинологический, которые используются для корреляции данных, характеризующих развитие озер и ландшафтов в голоцене.

Последовательность выполнения методики обработки и анализа собранного материала для палеолимнологической реконструкции схематично отражено на рисунке 5.1.

Географические, морфометрические и гидрологические характеристики обследованных озер:

1. Географические координаты;
2. Высота над уровнем моря;
3. Площадь зеркала воды;
4. Длина и ширина;
5. Максимальная глубина;

6. Прозрачность (по диску Секки);

Физико-гидрохимические показатели:

7. Концентрация кислорода;

8. Водородный показатель;

9. Жесткость воды;

10. Электропроводность;

11. Минерализация;

12. Азот аммонийный;

13. Азот нитритный;

14. Железо;

15. Калий;

16. Кальций;

17. Кремний;

18. Магний;

19. Натрий;

20. CO₂;

21. Сульфаты;

22. Фосфор общий;

Эколого-географическая группировка диатомовых водорослей:

23. По местообитанию (планктон, обрастатель, донный);

24. По отношению к солености (индифференты, галофилы, галофобы, мезогалофы);

25. По отношению к pH (алкалофилы, алкалобионты, ацидофилы, ацидобионты, нейтрофилы);

26. По биогеографии (бореальные, северо-альпийские, космополиты);

Таксономическая принадлежность диатомовой флоры:

27. Отдел;

28. Род;

29. Вид и разновидность;

Количественные показатели диатомовых водорослей:

30. Число видов, шт.;

31. Численность, количество створок в грамме осадка;

32. Количественные показатели для видов;

33. Численность, %;

34. Частота встречаемости, баллы;

35. Сапробность видов;

36. Интегральный индекс сапробности сообщества.

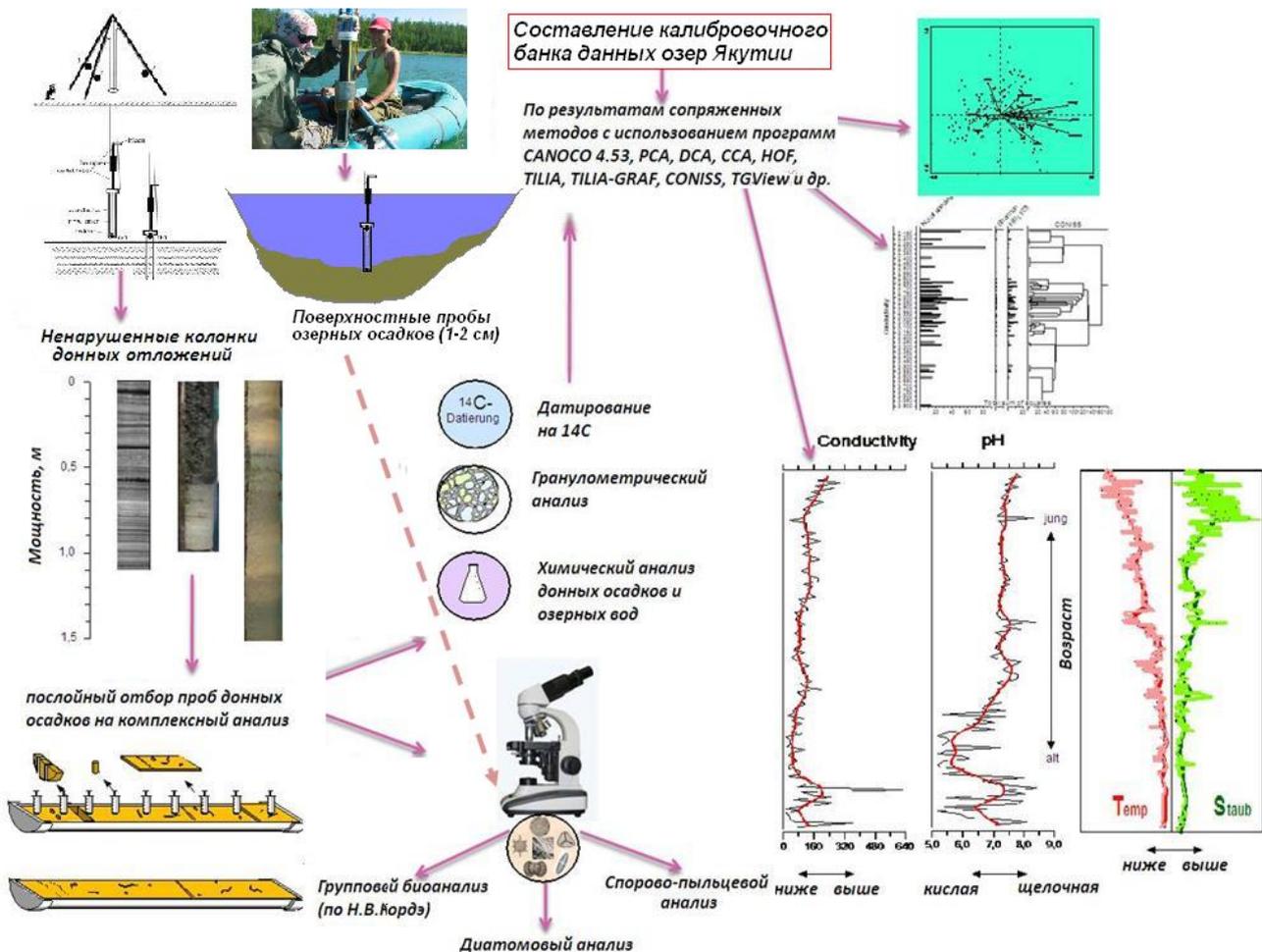


Рис. 5.1. Алгоритм последовательности выполнения палеолимнологической реконструкции [Пестрякова, 2008]

6. Дендрохронологический метод

Одним из способов палеоэкологических исследований является дендрохронологический метод. Находясь на стыке многих фундаментальных наук, он имеет большое научное и прикладное значение и представляет синтез экологии, биологии, математического анализа, биофизики, археологии и многих других наук. Тот, кто владеет методами дендрохронологии, имеет возможность «заглянуть» в прошлое посредством древесных колец.

Благодаря дендрохронологии, ученые естественных наук получили возможность оперировать с точностью до года (сезона) временными сериями, полученными в результате анализа древесных колец деревьев. Построенные древесно-кольцевые хронологии могут охватить период до нескольких тысячелетий.

Область дендрохронологии охватывает несколько направлений – экология, климатология, дендрология, археология, гидрология и другие науки. Широта и многоплановость дендрохронологических работ привели к внедрению данных дендрохронологии во многие разделы естественных и гуманитарных наук. Значение дендрохронологии особенно возрастает сейчас, когда в науке стала преобладать тенденция динамического подхода к явлениям биосферы.

Дендрохронологические методы имеют ряд достоинств перед другими методами исследований. *Во-первых*, древесно-кольцевые хронологии позволяют на достаточно высоком уровне выявить реакцию древесных пород на изменения климатических (температуры воздуха, температуры почвы, количество осадков и др.) и экологических факторов (лесные пожары, вспышки массового размножения насекомых и т.д.). *Во-вторых*, при помощи древесно-кольцевых хронологий можно производить непрерывные, точно датированные, длительные и с высоким разрешением (год, месяц, декада) количественные реконструкции многих важных климатических параметров (температура воздуха и почвы, количество осадков, включая зимние осадки, частота засух, высота уровня воды в озерах, сток рек, солнечная активность и т.д.). Также можно реконструировать динамику пожароопасных сезонов, вспышек массового размножения насекомых, половодий, наледей, вулканической активности и др. *В-третьих*, многие породы деревьев характеризуются высокой продолжительностью жизни, что позволяет строить длительные хронологии. Уже к этому времени известно, что на севере Якутии встречаются лиственницы возрастом свыше 1000 лет. Ко всему этому при дендрохронологическом анализе используются не только ныне живущие деревья, но и остатки мертвой древесины. Структура колец деревьев в виде остатков древесины сохраняется в течение длительного времени (до десятков тысяч лет). *В-четвертых*, находясь на стыке многих наук, данный вид мониторинга может быть полезен для широкого круга ученых исследователей. При этом полученные древесно-кольцевые хронологии могут быть использованы в различных направлениях науки. В климатологии – при верификации климатических моделей. В лесоводстве – при прогнозе реакции радиального роста деревьев на изменения климата, при оценке восстановления лесов, реконструкции пожаров. В экологии – при оценке реакции древесных растений на влияние разнообразных факторов внешней среды. В археологии – для датировки исторических памятников и т.д.. *В-пятых*, на данный момент имеется достаточное количество различных компьютерных программ, которые обеспечивают высокое качество и достоверность не только построенных древесно-кольцевых хронологий и реконструированных климатических

параметров, но и моделей реакции растений на влияние внешних и внутренних факторов.

Дендрохронология основывается на нескольких основных принципах исследования. Этими положениями являются – закон лимитирующих факторов, принцип отбора районов местопроизрастания, принцип чувствительности, принцип перекрестного датирования, повторность и униморфизм.

Закон лимитирующих факторов. Суть его заключается в том, что биологические процессы, в частности годичный прирост, не могут протекать активнее, чем это позволяет наиболее лимитирующий фактор. Если этот фактор в силу определенных причин переходит в разряд наиболее благоприятных, то скорость прироста будет возрастать до тех пор, пока другой фактор (или их группа) не станут лимитирующими. Следовательно, для дендрохронологического анализа предпочтительно брать образцы с деревьев, у которых величина годичного прироста лимитируется каким-либо одним внешним фактором. Если на рост одновременно действуют несколько лимитирующих факторов, то при нахождении зависимости используются комплексные показатели. Для деревьев, растущих на севере, главным лимитирующим фактором является температура, а для деревьев, произрастающих на территориях с засушливым климатом – осадки.

Чувствительность. Качество дендрохронологических работ во многом зависит от чувствительности радиального прироста к внешним факторам среды. В благоприятных условиях деревья образуют широкие кольца. При этом между соседними кольцами различия незначительные. В неблагоприятных для произрастания условиях ширина радиального прироста колеблется значительно. Такие серии принято называть «чувствительными». Чем сильнее ежегодная изменчивость величины годичного прироста, тем более надежным индикатором внешних условий является ширина годичного кольца. Для оценки степени чувствительности серий годичных колец применяется специальный показатель – коэффициент чувствительности.

Отбор районов и местопроизрастаний. В большинстве случаев требуется взятие образцов из районов с экстремальными и неблагоприятными условиями местопроизрастания. Но в зависимости от поставленных перед исследователем задач отбор районов и местопроизрастаний может быть различным. Например: если стоит задача изучить радиальный прирост деревьев определенного района в зависимости от различных климатических условий, нужно просто собрать образцы ядер основных древесных пород. Если ставится задача, изучить влияние интенсивности какого-то определенного

экологического фактора, то нужно проложить локальный трансект (например, от болота к сухой местности, снизу вверх по склону горы и т.д.). При изучении региональных климатов следует проложить соответственно широтные и региональные трансекты и т.д..

Образцы древесины для исследования желательно брать с таких мест, где наиболее четко проявляются действия известных лимитирующих факторов. Например, если нам нужно по ширине годичного прироста восстановить динамику осадков, то необходимо брать образцы с наиболее сухих мест их произрастания, где режим увлажнения определяется в основном атмосферными осадками.

Перекрестная датировка. Принцип перекрестного наложения является важнейшим и основополагающим исходным положением дендрохронологии. Его использование необходимо для построения древесно-кольцевых хронологий. Реакция деревьев одной породы (иногда родственных пород), в пределах определенного района, произрастающих в одинаковых условиях местопроизрастания, показывает схожую реакцию на влияние внешних климатических и экологических факторов. Поэтому у большинства деревьев в пределах однородного по климатическим условиям региона наблюдается синхронное изменение ширины годичных колец, как во времени, так и в пространстве. Чередование узких и широких годичных колец во времени неповторимо, поэтому совместить графики колебаний годичного прироста у сравниваемых деревьев можно лишь в пределах строго определенного участка дендрохронологической шкалы. Это дает возможность производить относительную и абсолютную датировку времени образования древесных колец у сравниваемых деревьев. Этот метод необходим для датировки археологических сооружений, ископаемой и полуископаемой древесины. Практика использования метода перекрестной датировки показала, что для получения надежных данных необходимо наложение одной кривой на другую на отрезке не менее чем в 50 колец. Благодаря принципу перекрестного наложения мы имеем возможность расширять дендрохронологические шкалы на многие тысячелетия.

Повторность. Любой научный опыт для достоверности исследования требует повторности. Дендрохронологический анализ не является исключением. При использовании определенного количества образцов можно наиболее точно датировать годичные приросты, что в дальнейшем дает возможность с большей достоверностью использовать древесно-кольцевые хронологии.

Униморфизм. Этот принцип важен для реконструкции прошлых условий

окружающей среды. Он утверждает, что все внешние и внутренние факторы, воздействующие на радиальный прирост одной породы деревьев, оказывали влияние и в прошлые эпохи (сотни и тысячи лет назад). Благодаря этому принципу мы можем с помощью дендрохронологических методов более достоверно реконструировать погодичное изменение климата в разные климатические эпохи.

Методы сбора материала, обработки и анализа древесно-кольцевых рядов. Выбор районов и видов деревьев зависит от целей, которые перед собой ставит исследователь. Исследователи выбирают такие участки, где древесно-кольцевые хронологии проявляют значительную чувствительность к факторам окружающей среды. При выборе этого района исходят из того, что деревья на пределе своего произрастания наиболее чувствительны к влиянию климатических факторов. Как мы знаем, на северной границе леса радиальный прирост деревьев в большей степени лимитируется температурным режимом. В связи с изучением глобального потепления климата леса на северном пределе своего произрастания могут стать хорошим индикатором для изучения этого явления. Выбор деревьев также имеет немаловажное значение. Обычно для сбора дендрохронологического материала выбирают деревья, являющиеся доминантами в данном районе. При изучении интенсивности влияния определенного климатического или экологического фактора выбирают древесную породу, которая наиболее четко реагирует на этот фактор. Для изучения влияния климатических факторов важно, чтобы выбранные участки и деревья не были подвержены воздействию пожаров, древесных вредителей и других не климатических факторов внешней среды. Наоборот, при изучении влияния не климатических факторов на первое место выходят именно те участки, где наиболее значимо было их влияние.

Сбор, транспортировка и хранение материала. Дендрохронологические образцы бывают нескольких видов: керны, спилы, сегменты в виде бруска и сектора. Самый быстрый удобный и применяемый в дендрохронологических исследованиях – сбор кернов (рис. 6.1). Керны древесины берут на фиксированной высоте – 1,3 м от уровня корневой шейки [Шиятов, 1986; Шиятов и др., 2000]. С одного участка проводят сбор в среднем 20-30 деревьев (рис. 6.2). Для построения хронологий отбирают старые и средневозрастные деревья. Старые деревья нужны для того, чтобы построить наиболее длительную хронологию для данного участка, а средневозрастные – для наиболее качественной датировки и построения древесно-кольцевых хронологий. Образцы кернов древесины высверливаются при помощи возрастного бурава.

Возрастной бур сделан из специального сплава. Он состоит из собственно бура и экстрактора. С помощью бура мы входим в древесину, с помощью экстрактора вытаскиваем керн из дерева. На кончике экстрактора имеются зазубрины для сцепления образца. Следует очень осторожно обращаться с возрастным буром. Особенно нужно предохранять лезвие на кончике бура. Ни в коем случае нельзя чистить бур со стороны лезвия металлическими и другими предметами. Это может навредить лезвию возрастного бура. После окончания сбора лучше протереть бур от смолы.



Рис. 6.1. Образец керна

Для сохранности при транспортировке и для высушивания, керны обычно помещают в специальные трубочки. Они бывают из пластика или сделаны из бумаги. Пластик прочен, но имеет одно неудобство: в нем керны плохо сохнут и портятся. В кернах из кальки образцы хорошо хранятся, но следует осторожно обращаться с ними при транспортировке. Поэтому лучше сложить трубочки с кернами в кассету и положить в коробку, чтобы они не поломались (рис. 6.3).

Каждому образцу присваивается лабораторный номер, который указывает на место сбора, номер взятого образца, породу дерева и год сбора. Например: УКТ-1-L-2015. УКТ – означает, что образец взят около Якутска, 1 – номер дерева, L – порода лиственница (сосна обозначается – Р; ель – S), 2015 – год сбора материала. Кроме этого на контейнере пишется информация о виде дерева, дата взятия и фамилия собравшего данный образец исследователя. Следует отметить, что при сборе в мае или в начале июня, кольцо этого года не успевает развиться и может быть не заметно для исследователя. Поэтому рекомендуется проводить сбор образцов в конце вегетационного периода, желательно в августе.



Рис. 6.2. Сбор древесного керна с помощью возрастного бурава



Рис. 6.3. Самодельные трубки для кернов из кальки, сложенные в кассету

Кроме этого, для участка сбора нужно сделать описание места сбора. Это описание необходимо для дальнейшего анализа. Следует указать тип леса, сомкнутость крон, высоту и диаметр древостоя, координаты местности, экспозицию участка, условия увлажнения, тип местности и рельефа, типы почв, описание травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового покрова, интенсивность и тип антропогенного влияния и т.д. Вся эта информация поможет в интерпретации и анализе полученных результатов.

Кроме кернов для дендрохронологических целей можно брать и спилы деревьев. Спилы очень информативны, но имеют некоторые недостатки. Во-первых, для сбора спилов нужно спилить дерево. Во-вторых, на отбор образцов уходит много времени. В-третьих, спилы занимают много места и имеют большой вес, что осложняет транспортировку. Однако при сборе мертвой, ископаемой и археологической древесины сбор спилов является единственным методом. Для датировки лесных пожаров, археологических памятников и при построении длительных древесно-кольцевых хронологий необходимо проводить сборы древесины в виде спилов. При этом с целью облегчения веса образцов для транспортировки образцы можно брать не весь спил, только часть в виде сектора или конуса (рис. 6.4).



Рис. 6.4. Спил дерева и секторы, сделанные из спила

Подготовка образцов древесины к датировке. Первичная обработка включает в себя:

- закрепление кернов водостойким клеем (БФ-2, ПВА, «Момент») на деревянные кернодержатели. Клей должен быть водостойким, т.к. перед дальнейшей обработкой лезвием для смягчения древесины образцы помещаются

на несколько часов в сосуд с водой;

- обработку кернов лезвием или шлифовальной бумагой до получения ровной и гладкой поверхности радиального среза, чтобы при увеличении в 30-60 раз была видна клеточная структура образцов;

- заполнение мелом (зубной пастой или порошком) клеточных просветов у трахеид для увеличения контрастности у каждого образца;

- маркировку колец методом прямого подсчета под бинокулярным микроскопом. При этом кольцо каждого десятилетия отмечается одним, 50-летних двумя и 100-летних тремя уколами булавки.

Измерение древесины, датировка, выявление ложных и выпавших колец, маркировка колец, измерение, построение хронологий. В последние годы наиболее распространенным в мире измерителем является полуавтоматическая установка LINTAB разных версий, которая позволяет измерить ширину древесных колец с точностью 0,01 мм (рис. 6.5.).

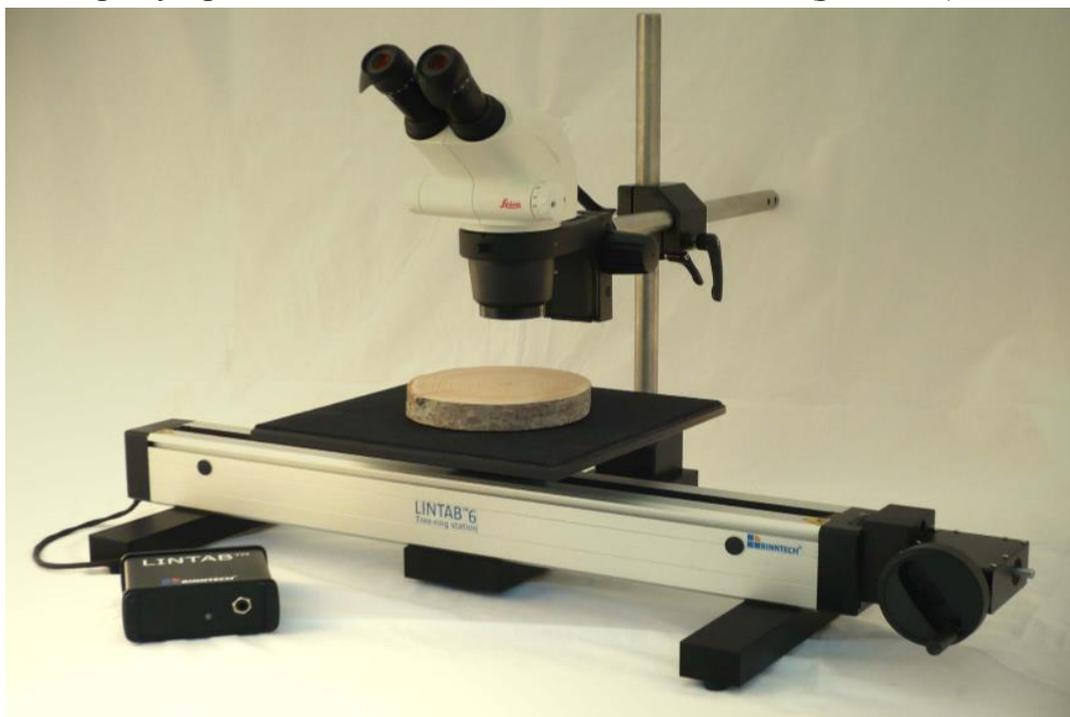


Рис. 6.5. Установка LINTAB-V6

Измерение образцов начинают с образцов с более широкими кольцами, т.к. у этих образцов минимальна вероятность выпадения колец. В неблагоприятных условиях некоторые кольца со стороны взятия керна могут быть очень узкими, поэтому их можно не заметить (или они могут вообще отсутствовать). В такой ситуации говорится, что кольцо «выпало» или отсутствует.

Посредством сочетания кросс-корреляционного анализа и графической

перекрестной датировки определяются относительная или абсолютная даты индивидуальных серий, выявляются ложные и выпавшие кольца. Для этого используются специализированные пакеты программ для дендрохронологических исследований DPL (dendrochronology program library – серия программ для дендрохронологии) и пакет программного обеспечения TSAP-WIN. (рис. 6.6). Для надежной датировки необходимо, чтобы в сравниваемых рядах перекрывались не менее 50 колец. Счет годичных колец для построения точной шкалы эффективен только в пределах жизни одного дерева.

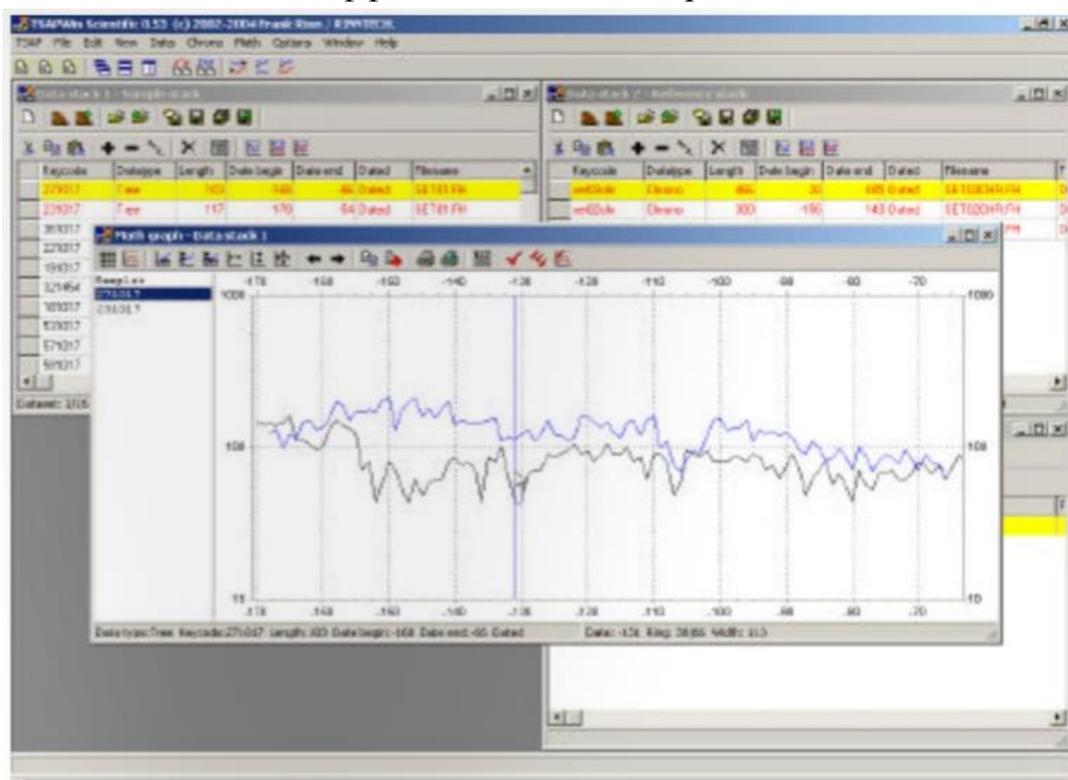


Рис. 6.6. Внесение данных в компьютер для датировки (TSAP-WIN)

Чтобы продлить шкалу в более удаленное прошлое, необходимо использовать так называемый метод «перекрестной датировки». Суть перекрестной датировки заключается в том, что все деревья, чувствительные к климатическим условиям, взятые в одном районе, обнаруживают одинаковый порядок распределения широких и узких годичных колец. Чтобы увязать эти картины годичных слоев между поколениями деревьев, дендрохронологи берут несколько десятков деревьев с одного участка и подвергают их тщательному анализу. После этого берут живое дерево известного возраста и более старое (мертвое) дерево, возраст которого неизвестен. Соответствующее совмещение перекрывающихся конфигураций годичных колец обоих деревьев позволяет датировать более старое дерево.

После окончания измерения годичных колец по полученным данным можно построить график изменения абсолютного радиального прироста деревьев. Данная хронология называется абсолютной или TRW-хронологией. Данную хронологию пока еще нельзя использовать для анализа влияния внешних условий на радиальный прирост. Однако и она довольно информативна. Мы по ней уже можем судить о возрасте деревьев, о средних и максимальных размерах колец на данном участке, о периодах, благоприятных или неблагоприятных для радиального прироста.

Стандартизация. В процессе становления и признания дендроклиматологии методы стандартизации остаются предметом дискуссий многих исследователей. Способы и процедура выделения полезного сигнала в каждом конкретном случае, может применяться, преследуя цели выделения отклика деревьев на изменяющиеся условия среды. Характер этих изменений зависит от породы деревьев и от типа леса. В начале жизни происходит увеличение ежегодного радиального прироста ствола дерева, достигая своего максимума к 30-70 годам, после чего в дальнейшем происходит спад радиального прироста. Поэтому для выявления климатической зависимости роста дерева необходимо исключить возрастной тренд из рядов измерений ширины годичных колец. Устранение возрастного тренда, приводится разными методами – методом коридора, отрицательной экспоненты, линейной регрессии, функции сплайна и другими.

В свое время для описания изменчивости прироста деревьев была предложена линейно-агрегатированная модель [Cook, 1990]:

$$R_t = A_t + C_t + \delta D1_t + \delta D2_t + E_t, \text{ где}$$

R_t – ширина годичного кольца в год t ; A_t – возрастной тренд в ряду ширины годичных колец; C_t – климатическая компонента; $D1_t$ – отклонения в росте, обусловленные эндогенными факторами; $D2_t$ – отклонения в росте, обусловленные экзогенными факторами не климатической природы (пожары, насекомые и др.); E_t – изменчивость, не учтенная перечисленными выше компонентами; δ – множитель, учитывающий действие эндо- и экзогенных факторов на данном интервале времени (т.е. равен 1 или 0).

Определения A_t , $D1_t$ и $D2_t$ как группы факторов, обуславливающих возрастную изменчивость прироста (оцениваемую значением G_t), можно представить функцией:

$$G_t = f(A_t, (D1_t, (D2_t))$$

После устранения возрастного тренда еще нельзя с большой достоверностью сравнивать влияние климата на радиальный прирост. Как мы

знаем, на радиальный прирост деревьев воздействуют не только внешние, но и внутренние факторы. Например, в предыдущем году растение, за счет наиболее благоприятных условий накопило много питательных веществ. В результате этого в текущем году, если даже условия не совсем благоприятны, радиальный прирост деревьев будет в норме. Это явление дендроклиматологами было названо явлением автокорреляции. Чтобы устранить эту составляющую и усилить климатическую составляющую, индивидуальные ряды индексов прироста дендрохронологи применяют различные математические методы.

Список используемой литературы

1. Андреев А.А. История растительности и климата резкоконтинентальных районов Северной Евразии в голоцене (на примере Центральной Якутии): автореф. канд. дис. – М., 1989. – 18 с.
2. Андреев А.А. История растительности и климата Центральной Якутии в голоцене и позднеледниковье // Озера холодных регионов. Ч. 4. Вопросы палеоклиматологии и палеоэкологии. – Якутск: Изд-во ЯГУ, 2000. – С. 15-29.
3. Арсланов Х.А. Радиоуглерод: геохимия и геохронология. – Л., 1987. – 298 с.
4. Бахмутов В.Г. Датирование донных отложений с помощью палеомагнитного метода // История Ладожского, Онежского, Псковско-Чудского озер, Байкала и Ханки. – СПб., 1990. – С. 42–46.
5. Бахмутов В.Г., Евзеров В.Я., Колька В.В. Литология и палеомагнетизм ленточных глин // Сборник научных трудов Института геологических наук НАН Украины. – 2008. – № 6. – С. 55-66.
6. Бобров А.А. Адаптивная морфологическая изменчивость и микроэволюционные процессы у раковинных амёб (Protozoa:Testacea) // Эволюционные процессы формирования разнообразия животного мира. М.: ИПЭЭ РАН. Тов-во научных изданий КМК, 2005. – С. 210-218.
7. Бобров А.А. Историческая динамика озерно-болотных экосистем и сукцессии раковинных амёб (Testacea) // Зоол. журн. – 2003. – Т. 82, Вып. 2. – С. 215-223.
8. Бобров А.А. Раковинные амёбы и закономерности их распределения в почвах // Почвоведение. – 2005. – № 9. – С. 1130-1137.
9. Ваганов Е.А., Арбатская М.К., Шашкин А.В. История климата и частота пожаров в центральной части Красноярского края. 2. Дендрохронологический анализ связи изменчивости прироста деревьев, климата и частоты пожаров // Сиб. экол. журн. – 1996. – № 1. – С. 19-28.
10. Давыдова Н.Н. Диатомовые водоросли – индикаторы экологических условий водоемов в голоцене. – Л., 1985. – 244 с.
11. Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. – Л., 1974. – Т.1. – 400 с.
12. Диатомовый анализ – Л.: Госгеолиздат, 1949. – Кн.1. – 273 с
13. Диатомовый анализ – Л.: Госгеолиздат, 1949. – Кн.2. – 283 с.
14. Диатомовый анализ – Л.: Госгеолиздат, 1950. – Кн.3. – 398 с.

15. Изменчивость летней температуры воздуха в высоких широтах Северного полушария за последние 1,5 тыс. лет: Сравнительный анализ данных годовичных колец деревьев и ледовых колонок / Е.А. Ваганов, С.Г. Шиятов, Р.Н. Хантемиров, М.М. Наурзбаев // ДАН. – 1998. – Т. 358, № 5. – С. 681-684.
16. История развития зал. Лехмалахти в позднее и позднеледниковье / В.Г. Бахмутов, Н.Н. Давыдова, И.В. Делюсина и др. // Эволюция природных обстановок и современное состояние геосистемы Ладожского озера / Отв. Ред. Н.Н. Давыдова, Б.И. Кошечкин. – СПб., 1993. – С. 43-48.
17. Итоги и перспективы использования дендрохронологического метода для датировки археологических, исторических и этнографических памятников на территории Ямала / С.Г. Шиятов, В.С. Мазепа, Р.М. Хантемиров, В.М. Горячев // Науч. вестник ЯНАО. – 2000. – С. 49–56.
18. Колчин Б.А. Дендрохронология Новгорода // Материалы и исследования по археологии СССР. – М., 1963. – Т. 117. – 332 с.
19. Комин Г.Е. Применение дендрохронологических методов в экологическом мониторинге лесов // Лесоведение. – 1990. – № 2. – С. 3-11.
20. Кордэ Н.В. Биостратификация и типология русских сапропелей. – М., 1960. – 220с.
21. Кордэ Н.В. Методика биологического изучения донных отложений озер (Полевая работа и биологический анализ) // Жизнь пресных вод СССР. – 1956. – Т. 4, Ч. 1. – С.383-413.
22. Логвиненко Н.В. Петрография осадочных пород. – М., 1974. – 400 с.
23. Лопотко М.З. Озера и сапропель. – Минск, 1978. – 88 с.
24. Майнулова Е.Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. – М. –Л.: Изд-во Наука, 1964. – 328 с.
25. Макарова И.В. О новом местонахождении и систематическом положении малоизвестного вида *Thalassiosira allenii* Takano // Новости систематики низших растений. – 1977. – Т. 14. – С. 31-33.
26. Николаев А.Н. Дендрохронологический мониторинг в криолитозоне // Окружающая среда и менеджмент природных ресурсов: Материалы докладов Международной конференции, г. Тюмень, 11-13 октября 2010 г. / Под ред. А.В.Соромотина, А.В. Толстякова. Тюмень: Изд-во Тюменского госуниверситета, 2010 – С.329-331.
27. Николаев А.Н., Федоров П.П. Влияние климатических факторов и термического режима мерзлотных почв Центральной Якутии на радиальный прирост лиственницы и сосны (на примере стационара «Спасская Падь») // Лесоведение. – 2004. – №6. – С. 51-55.
28. Николаев В.А., Харвуд Д.М. Морфология, таксономия и система классификации

центрических диатомовых водорослей. – СПб., 2002. – 118 с.

29. Общие закономерности возникновения и развития озер. Методы изучения озер // Серия история озер СССР. – Л.: Наука, 1986. – С.69-101.

30. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий, Т. 2, Ракообразные. – Санкт-Петербург: РАН, Зоологический ин-т, 1995. – С.129-156.

31. Палеоклимат на Карельском перешейке на рубеже позднего плейстоцена и голоцена по данным изучения донных отложений оз. Медведевского / Д.А. Субетто, Н.Н. Давыдова, Т.В. Сапелко и др. // Известия РГО. – 2002. – Т. 134, Вып. 1. – С. 47-64.

32. Палеомагнитология / А.Н. Храмов, Г.И. Гончаров, Р.А. Комисарова и др. – Л., 1982. – 312 с.

33. Первые находки вулканического пепла (12000 календарных лет) в озерных отложениях на Карельском перешейке, СЗ России / Д.А. Субетто, С. Вастегорд, Т.В. Сапелко и др. // Известия РГО. – 2001. – Т. 133, Вып. 3. – С. 69-76.

34. Пестрякова Л.А. Исследование водных экосистем. Методы диатомового анализа // Якутск: ЯГУ, 1997. – 33 с.

35. Писаревский С.А. Палеомагнитный метод // История озер СССР: Общие закономерности возникновения и развития озер. Методы изучения истории озер. – Л., 1986. – Т. 4. – С. 114-116.

36. Семенович Н.И. Донные отложения Ладожского озера. – М., 1996. – 124 с.

37. Сидорова О.В., Наурзбаев М.М. Реакция на климатические изменения лиственницы Каяндера на верхней границе леса и в долине реки Индигирки // Лесоведение. – 2002. – № 2. – С. 73-75.

38. Смирнов Н.Н. Chydoridae фауны мира. Фауна СССР. Ракообразные. – Л.: Наука, 1971. – Т.1, Вып.2. – 531 с.

39. Справочник по литологии / Н.Б. Вассоевича, В.Л. Либровича, Н.В. Логвиненко, В.И. Марченко. – М.: Недра, 1983. – 509 с.

40. Стрельникова Н.И., Давыдова Н.Д. Первое Всесоюзное совещание по методике диатомового анализа // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. – 1979. – Т. 111, Вып. 5. – С. 461-462.

41. Трифонова И.С. Состав и продуктивность фитопланктона разнотипных озер Карельского перешейка. – Л., 1979. – 168 с.

42. Успенская О.Н. история озера Белое (Московская область), восстановленная по данным биологического анализа // Ботан. журн. – 1980. – Т. 65, № 1. – С. 83-90.

43. Фильдозе Е.М., Гладушко Г.М. Способ проявления границ и структуры годичных слоев // Дендрохронология и дендроклиматология. – Новосибирск: Наука, 1986. – С.68-71.

44. Фролова Л.А. Ветвоусые ракообразные (Cladocera Laetreibille, 1829, Branchiopoda, Crustacea) в палеоэкологических исследованиях: учеб.-метод. пособие. – Казань: Казан. ун-т, 2010. – 24 с.
45. Хантемиров Р.М. Древесно-кольцевая реконструкция летних температур на севере Западной Сибири за последние 3248 лет // Сибирский экологический журнал. – 1999. – Т. 6, № 2. – С. 185-191.
46. Храмов А.Н., Шалпо Л.Е., Палеомагнетизм. – Л., 1967. – 252 с.
47. Шиятов С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. – М.: Наука, 1986. – 136 с.
48. Шиятов С.Г., Хантемиров Р.М., Горланова Л.А. Тысячелетняя реконструкция температуры лета на Полярном Урале: данные древесных колец можжевельника сибирского и лиственницы сибирской // Археология, этнография и антропология Евразии. Новосибирск. – 2002. – № 1(9). – С. 2-5.
49. Якушко О.Ф. Озероведение: География озер Белоруссии. – Минск, 1981. – 233 с.
50. Яновский Б.Н. Земной магнетизм. – Л., 1978. – 592 с.
51. A 250 year comparison of historical, macrofossil and pollen records of aquatic plants in a shallow lake / T.A. Davidson, C.D. Sayer, H. Bennion et al. // Freshwater Biology. – 2005. – Vol. 50, № 10. – P. 1671-1686.
52. Akaike H.A. New look at the statistical model identification // IEEE Transactions on Automatic Control. – 1974. – Vol. AC-19. – P. 716-723.
53. Alonso M. Crustacea Branchiopoda Fauna Iberica. – Madrid: Museo Nacional de Ciencias Naturales CSIC, 1996. – Vol. 7. – 486 p.
54. Arctic freshwater ostracods from modern periglacial environment in the Lena River Delta (Siberian Arctic, Russia): geochemical application for palaeoenvironmental reconstruction / S. Wetterich, L. Schirrmeister, H. Meyer et al. // Journal of Paleolimnology, 2008. – Vol. 39, № 4. – P. 427-449.
55. Bakhmutov V., Ekman I., Zagnyi G. Stratigraphic subdivision and correlation of varved clays in Lake Lagoda area based on geological, palynological and paleomagnetic studies// Palaeohydrology of the temperate zone. – Tallinn, 1987. – Vol. 1. – P. 191-203.
56. Bakhmutov V., Zagnyi G. Secular variation of the geomagnetic field: data from the varved clays of Soveet Karelia // Physics of the Earth and Planetary Interiors 63. – 1990. – P. 121-134.
57. Björk S., Wohlfarth B. C chronostratigraphic techniques in paleolimnology // Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 1: Basin Analysis, Coring, and

Chronological Techniques. W.M. Last & J.P. Smol (eds.). Kluwer Academic Publisher, The Netherlands. – 2001. – P. 205-246.

58. Bonnet L. Lamtoquadrula gen. nov. et la structure plagiostome chez les Thecamoebiens nebeliformes // Bulletin de la Societe d'Histoire Naturelle de Toulouse. – 1975. – Vol. 110. – P. 297-299.

59. Chronology development and analysis / D.A. Graybill, M.K. Hughes, R.W. Aniol, B. Schmidt // Climate from tree rings. – Cambridge: Cambridge University Press, 1982. – P. 21-31.

60. Cook E.R. A Tame Series Analysis Approach to Tree-Ring Standartization: Ph.D.Dessertation. –Tucson, AZ: University of Arizona, 1985. – 171 p.

61. Cook E.R. The decomposition of tree-ring series for environmental studies // Tree-Ring Bulletin. – 1987. – Vol. 47. – P. 37-59.

62. Douglass A.E. Climatic cycles and tree growth: A study of cycles // Wash.: Carnegie Inst., 1936. – Vol. 3. – P. 1095-1107.

63. Douglass A.E. Climatic cycles and tree-growth. A study of the annual rings of trees in relation to climate and solar activity // Washington: Carnegie Inst., 1919. – Vol.1. – 199 p.

64. Ekman I.M., Iljin V. Deglaciation of the Younger Drayars and moraines and their correlation in the Karelia A.S.S.R. and adjasent areas // Eastern Fennoscandian Younger Dryas and moraines. Geological Survey of Finland. – 1991. – Guide 32. – P. 73-99.

65. Erlandsson S. Dendrochronological studies // Upsala: Almqvist and Wiksells, 1936. – 119 p.

66. Fennoscandian summers from AD 500: temperature changes on short and long tamscales / K.R. Briffa, P.D. Jones, T.S. Bartholin et al. // Climate Dynamics. – 1992. – Vol. 7, № 3. – P. 111-119.

67. Fish and crustaceans in northeast Greenland lakes with special emphasis on interactions between Arctic charr (*Salvelinus alpinus*), *Lepidurus arcticus* and benthic chydorids / E. Jeppesen, K. Christoffen, F. Landkildehus et al. // Hydrobiologia. – Vol. 442. – P. 329-337.

68. Flossner D. Die Haplopoda und Cladocera (ohne Bosminidae) Mitteleuropas. – Leiden: Backhuys Publishers, 2000. – 428 p.

69. Frey D. Cladocera analasys // Handbook of holocene paleoecology and palaeohydrology. – 1986. – P. 667-701.

70. Frey D. Littoral offshore communities of diatoms, cladocerans and dipterous larve, and their interpretation in paleolimnology // J. Paleolim. – 1988. – №1. – P. 179-191.

71. Frey D. The late-glacial cladoceran fauna of a small lake // Arch Hydrobiol. – 1958. – Vol. 54.– P.209-275.

72. Frey D. The penetration of Cladocera into saline waters // *Hydrobiologia*. – 1993. Vol. 267. – P. 233-248.
73. Frey D. The taxonomic and phylogenic significance of the head pores of the Chydoriade (Cladocera) // *Inter. Rev. ges. Hydrobiol.* – 1959. Vol. 44. – P. 27-60.
74. Frey D.G. Comparative morphology and biology of three species of *Eurycercus* (Chydoridae: Cladocera) with a description of *Eurycercus macrocanthus* sp. nov. // *Inter. Rev. ges. Hydrobiol.* – 1973. – Vol. 58. – P. 221-267.
75. Fritts H.C. Tree rings and climate. - London, New York, San Francisco: Academic Press, 1976. – 567 p.
76. Frolova L.A. Cladocera (Branchiopoda: Crustacea) as paleolimnological indicators of temperature // *Proceedings 17th International Conference on Environmental Bioindicators*. – Moskow, 2009 – P. 54.
77. Glock W.S. Principles and methods of tree ring analysis. – Washington : Carnegie Instit. Publication, 1937. – № 486. – 100 p.
78. Guiot J. ARMA techniques for modelling tree-ring response to climate and for reconstructing variations of paleoclimates // *Ecol. Modelling*. – 1986. – Vol. 33. – P. 149-171.
79. Hann B.J. Cladocera. Methods in Quaternary Ecology // *Geosci. Canada*. – 1989. – №16 – P. 17-26.
80. Hofmann W. *Bosmina* (Eubosmina) populations of Grosser Ploner See and Schohsee lakes during late-glacial and postglacial times // *Pol. Arch. Hydrobiol.* – 1978. – Vol. 25. – P. 167-176.
81. Hofmann W. Cladocera in space and time: Analysis of lake sediments // *Hydrobiologia*. – 1987. – Vol. 145. – P. 315-321.
82. Holmes R.L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement // *Tree-ring Bulletin*. – 1983. – Vol. 44. – P. 69-75.
83. Holmes R.L. Dendrochronology program library – user’s manual. – Tucson: Laboratory of Tree-Ring Research, Univ. of Arizona, 1998. – 130 p.
84. Irving E. Paleomagnetism and its application to Geological problems. – New York, 1964. – 399 p.
85. Korhola A. Distribution patterns of Cladocera in subarctic Fennoscandian lakes and their potential in environmental reconstruction // *Ecography*. – 1999. – Vol. 22, № 4. – P. 357-373.
86. Korhola A., Rautio M. Cladocera and other branchiopod crustaceans // *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments*. – 2001. – Vol. 4. – P. 5-41.
87. Krause-Dellin, D. Die Bestimmung des Zooplanktons in Fluessen und Seen //

Lauterbornia. – 1997. – №30. – S. 1-51.

88. Kukkonen M., Simola H., Stratigraphy of diatoms on two Pb-dated deepwater cores from Lake Logoda: evidence of environmental change in the largest lake of Europe // S.Mayama, Y.Idei&I.Koizumi (eds) Proceedings of the 14th Inter. Diatom Symp., Tokyo, September 2-8, 1996. – 1999. – P. 427-435.

89. Lead-210 Dating and Heavy Metal Concentrations in Recent Sediments of Lama Lake (Norilsk Area, Siberia) / B. Hagedorn, S. Harwar, M.M.R. van der Loeff, M. Melles // Land-Ocean Systems in the Siberian Arctic. – 1999. – P. 361-376.

90. Margaritora F.G. Cladocera. Fauna d'Italia 23. – Bologna: Calderini, 1985. – 399 p.

91. Negrea S.T. Crustacea Cladocera. Fauna Republici Socialiste Romania. – Bucharest: Academia Republici Socialiste Romania, 1983. – Vol. 4, № 12. – 399 p.

92. New discovery of the Vedde Ash in southern Sweden and Scotland / S. Wastegard, C.S.M. Turney, J.J. Lowe, S.J. Roberts // Boreas. – 2000. Vol. 29, № 1. – P. 72-78.

93. Ogden C.G., Hedley R.H. An Atlas of Freshwater Testate Amoebae // Oxford: Oxford Univ.Press., 1980. – 222 p.

94. Rautio M, Sorvari S, Korhola A. Diatom and crustacean zooplankton communities, their seasonal variability and their representation in the sediments of subarctic Lake Saanajarvi // J. Limnol. – 2000. – Vol. 59. – P. 81-96.

95. Representation of fish communities by scale sub-fossils in shallow lakes: implications for inferring cyprinid-percid shifts / T.A. Davidson, C.D. Sayer, M.R. Perrow, M.L. Tomlinson // Journal of Paleolimnology. – 2003. – Vol. 30, № 4. – P. 441-449.

96. Rinn F. TSAP version 3.5. Reference Manual. Computer program for tree ring analysis and presentation. – Heidelberg, 1996. – 264 p.

97. Saarnisto M., Saarinen T. Correlations between varves, paleomagnetic data and radiocarbon dates in the study of the deglaciations chronology of the Scandinavian Ice sheet in NW Russia // Terra Nostra 99\10: 4th ELDP Workshop. – Lund, 1999. – P.78-81.

98. Saarnisto M., Saarinen T. Deglaciation chronology in the Scandinavian ice sheet from east of Lake Onega basin to the Salpausselka and moraines // Global and Planetary Change. – 2001. – Vol. 31. – P. 387-405.

99. Sarmaja-Korjonen K. Multi-proxy data from Kaksoislammi Lake in Finland: dramatic changes in the late Holocene cladoceran assemblages // Journal of Paleolimnology. – 2002. Vol. 28, № 3. – P. 287-296.

100. Sarmaja-Korjonen K., Szeroczyńska K. Atlas Subfossil Cladocera from Central and Northern Europe. – Świecie: Friends of the lower Vistula Society, 2007. – 84 p.

101. Schweingruber F.H. Tree-Ring: Basics and Applications of Dendrochronology. – Dordrecht: Reidel. Publ., 1988. – 276 p.
102. Testate amoebae and environmental features of polygon tundra in the Indigirka lowland (East Siberia) / A.A. Bobrov, S. Wetterich, F. Beermann, A. Schneider, L. Kokhanova, L. Schirrmeister, L.A. Pestryakova, U. Herzsuh // *Polar Biology*. – 2013. – Vol. 36, № 6. – P. 857-870.
103. The relationships between zooplankton, conductivity, and lake-water ionic composition in 111 lakes from the interior Plateau of British Columbia, Canada / D.G. Bos, B.F. Cumming, C.E. Watters // *International Journal of Salt Lake Research*. – 1996. – Vol. 5, № 1. – P. 1-15.
104. Tree-Ring Standardization and Growth-Trend Estimation / E.R. Cook, K.R. Briffa, S.G. Shiyatov, V.S. Mazepa // *Methods of Dendrochronology. Application in the Environmental Sciences*. – 1990. – P 104-123.
105. Tree-ring variables as proxy-climate indicators: Problems with low frequency signals / K.R. Briffa, P.D. Jones, F.H. Schweingruber et al. // *Climate Changes and Forcing Mechanisms of the Last 2000 Years*. – 1996. – Vol. 41. – P. 9-41.
106. Turney C.S.M. Extraction of fhyolitic component of Vedde microtephra from monerogenic lake sediments // *Journal of Paleolimnology*. – 1998. – Vol. 19. – P. 199-206.
107. Use of ehippial morphology to assess richness of anomopods: potentials and pitfalls / J. Vanderekhove, S. Declerck, M. Vanhove et al. // *Journal of Paleolimnology*. – 2004. – Vol. 63. – P. 75-84.

Глоссарий

- Бентос (от греч. bentos – глубина) – организмы дна водных объектов (обитают в грунте или на грунте). Внутри озер выделяется донный участок озерной котловины (иногда озерной котловины и придонного слоя воды), где обитает бентос, данный участок называется «бенталь». Растения бентоса именуют фитобентосом, а животных – зообентосом.

- Бенталь (от греч. bentos – глубина) – часть дна и придонная область воды водоема заселенная организмами.

- Биоиндикаторы – это живые компоненты различного уровня организации (от внутриклеточных структур, клеток микроорганизмов до крупных экосистем) являющиеся показателями состояния окружающей среды.

- Биоиндикация – определение состояния окружающей среды и ее компонентов путем изучения количественных и качественных показателей биоиндикаторов (чувствительных к изменениям окружающей среды организмов или их частей, или надорганизменных биологических систем).

- Биотоп (от греч. bios – жизнь и topos – место) – участок пространства, характеризующийся однородными условиями среды и занятый определенным биоценозом. Биоценоз + биотоп = биогеоценоз.

- Биомасса – суммарная масса животных и растительных организмов биоценоза.

- Годичные (годовые) кольца (слои) – участки циклического прироста тканей у некоторых видов живых организмов (растений и животных), вызванных неравномерным развитием организма в результате циклического изменения внешних факторов окружающей среды (изменения температуры с изменением времен года).

- Голоцен (постплейстоцен, постгляциал, послеледниковье, поствюрм) – последний этап геологической истории Земли, наступивший после окончания последнего оледенения. Охватывает примерно 11500 лет (до сегодняшнего дня). В начале и середине голоцена было два резких похолодания (чаластавская и чишурская фазы). Внутри голоцен подразделяется на пребореал, бореал, атлантис, суббореал и субатлантис.

- Гомотермия (от греч. homos – одинаковый, равный и therme – тепло) –

это явление практически постоянной (без температурного скачка) температуры (и плотности) воды озера (или др. водоема) от поверхности до дна. Гомотермия для озер умеренного пояса наблюдается осенью и весной.

- Дендрохронология – метод абсолютного летоисчисления, основанный на подсчете годовых колец древесных стволов, позволяет охватить периоды свыше 8 тыс. л. Применяется в палеогеографии, археологии, палеоэкологии и других науках и отраслях научного знания.

- Диатомовые водоросли (диатомеи, водоросли отдела Bacillariophyta) – одноклеточные микроскопические (от 4 до 2000 мкм) водоросли, покрытые силикатным панцирем, различной формы и орнаментации. Широко распространены в различных увлажненных биотопах (в соленых и пресных водоемах, почве, в обрастаниях на твердых субстратах наземно-воздушной среды). Панцири диатомей хорошо сохраняются в отложениях озер и других водных объектов и могут выступать ценным источником палеоэкологической информации. Формируют залежи горной породы под названием «диатомит».

- Зоопланктон – составной элемент планктона, представленный мелкими и микроскопическими животными, не способными к активному перемещению в водной толще и переносимые водными течениями.

- Индикаторные виды – живые организмы-показатели определенных условий окружающей среды. При помощи индикаторных видов можно осуществлять качественную и (реже) количественную характеристику состояния окружающей среды

- Керн – проба горной породы, обычно в виде цилиндра, извлекаемая с помощью специальных пробоотборников (буров) в результате бурения. Керны обычно отбираются послойно (вертикально) с целью охватить различные временные промежутки образования горных пород и определения их мощности, условий формирования и залегания.

- Лимитирующий фактор – экологический фактор, значения или диапазоны которого выступают ограничивают проявления жизнедеятельности организмов.

- Лимнология (или озероведение) – наука, объектом изучения которой являются озера и другие водоемы с замедленным водообменом (водохранилища, пруды, полигональные водоемы и др.). Лимнология изучает химические и

физические свойства воды, гидробионтов, законы формирования и развития озер и другие аспекты функционирования водоемов.

- Макрофиты – водные растения обладающие относительно крупными размерами (главным образом, высшая водная растительность). Макрофиты образуют различные экологические группы: растения с плавающими листьями (кувшинка, рдест, ряска, кубышка); надводные (тростник, рогоз); подводные (элодея, рдесты, уруть и роголистник).

- Микрофитобентос – микроскопические водоросли, обитающие на дне водоема (из диатомовых водорослей роды *Symbella*, *Navicula*, *Pinnularia* и др.).

- Многолетняя мерзлота (вечная мерзлота, многолетняя криолитозона, многолетнемерзлые породы, ММП) – составной элемент криолитозоны, характеризующийся отсутствием периодического протаивания. Общая площадь многолетней мерзлоты на планете составляет около 35 млн. км². Многолетняя мерзлота распространена на севере Евразии, Северной Америки, Антарктида, острова Северного Ледовитого океана.

- Наиллок (пелоген) – глинисто-алевритовые частицы грунта, переносимые водотоками в виде взвеси.

- Олиготрофные озера – озера с небольшим количеством «питательных веществ», обычно обладают достаточно высокой глубиной, высоким объемом воды, высокой прозрачностью, естественным цветом воды (голубой, синий), вода характеризуется высокими концентрациями кислорода, содержание которого постепенно уменьшается ко дну, где его концентрация высока (более 2/5 от концентрации в поверхностном слое).

- Палеоводоем (палеоакваторий) – это древний водный объект (озеро или море).

- Палеолимнология – научная дисциплина на стыке палеогеографии и гидрологии, объектом изучения которой являются древние водоемы (озера).

- Палеоэкология (от греч. *palaios* – старый; *oikos* – местообитание; *logos* – учение) – наука, изучающая особенности среды обитания, жизнедеятельности и взаимоотношения живых организмов в геологическом прошлом, а также их трансформацию в ходе исторического процесса.

- Планктон – мелкие и микроскопические живые организмы (водоросли,

бактерии, животные, личинки и яйца рыб, насекомых, беспозвоночных) обитающие в толще воды и не способные к свободному перемещению. В планктоне нередко выделяют фито-, зоо-, бактериопланктон. Планктонные организмы в водных экосистемах, как правило, выступают основой пищевых цепей и сетей.

- Почвенный горизонт – участок (уровень, слой) почвенного профиля, являющийся результатом почвообразовательного процесса и отличающийся от других почвенных горизонтов визуально и по свойствам (мощность, плотность, влажность, количество органических веществ, реакция на воздействие HCl и др.).

- Перифитон – организмы «обрастатели», поселяющиеся на поверхности погруженных в воду естественных (камни, пни и др.) и искусственных объектов (днище кораблей, свай, гидротехнические сооружения и др.).

- Сапропель – разновидность донных отложений пресноводных водоемов содержащая большое количество органических соединений. Сапропели формируются в результате разложения останков гидробионтов (водной флоры и фауны) и находят применение как удобрение в сельском хозяйстве, а также в медицине (лечебные грязи, маски, витамины и др.) и промышленности (строительные материалы, химическое сырье и др.).

- Седименты (озерные) – отлагающиеся на дне озера рыхлые осадки различной природы и состава (биогенные и минеральные частицы).

- Створки диатомей – клетка диатомовой водоросли (одноклеточный организм) покрыта панцирем состоящим из двух половинок (створок). Одна створка находит на другую. Более крупная створка, называемая эпитекой, одевается на более мелкую, именуемую гипотекой. Панцирь диатомей состоит главным образом из оксида кремния, включая различные примеси в небольшом количестве (окислы алюминия, органические вещества и др.).

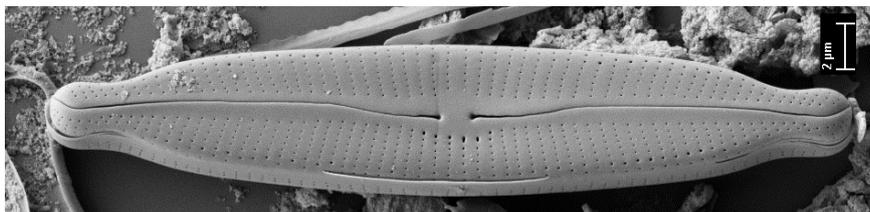
- Таксон (биологический) – ранг в биологической систематике живых организмов, выделяемый на основании степени родства или схожести всех живых существ на планете. Выделяются такие крупные таксоны как надцарство и царство (царства животных, растений и др.), объединяющие организмы по наиболее общим признакам. Наиболее мелкими (низкими) таксонами являются виды и подвиды живых организмов. Крупные таксоны включают в себя более мелкие (по принципу иерархии).

- Фитоценоз – это сообщество растений, которое населяет определенный биотоп (характеризуется единством биотопа).

- Экология (от др.-греч. oikos – местообитание; logos – учение) – наука о взаимоотношениях и взаимосвязях живых организмов между собой и окружающей средой. Основположник экологии немецкий биолог Эрнст Геккель, ввел термин «экология» в 1866 году.

- Экосистема, или экологическая система – комплекс, объединяющий живых организмов и среду их обитания, путем обмена веществ и потоком энергии. Экосистема является универсальным понятием и включает в себя различные по размерам и свойствам надорганизменные образования (от капли воды, населенной живыми организмами (микробами), до биосферы). Обязательные компоненты экосистемы: живые организмы, органические, неорганические вещества и «неживая» среда.

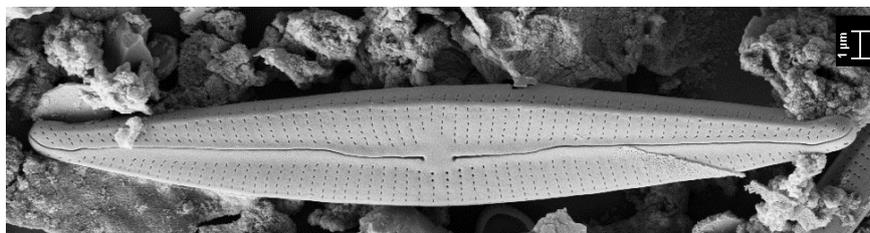
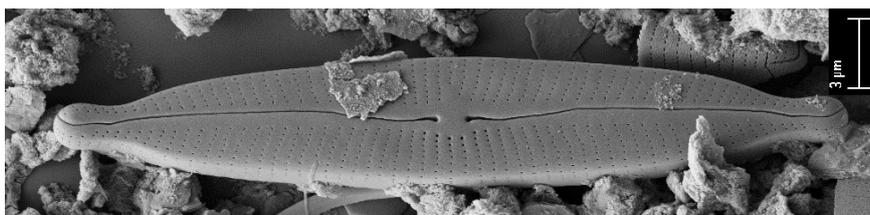
Микрофотографии диатомовых водорослей



Symbopleura angustata (W.Smith)

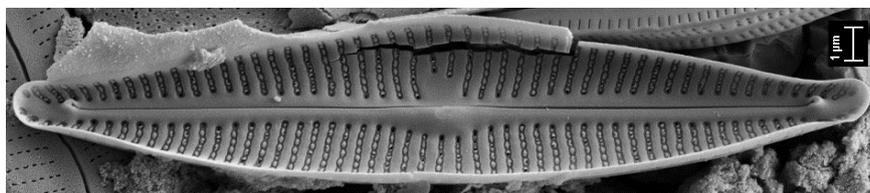
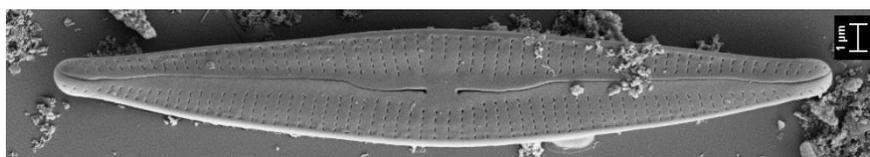
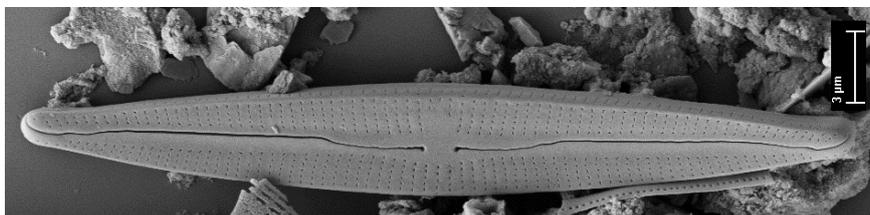
Краммер.

Створки длиной 35-36 μm ,
шириной 6 μm ,
штрихов 16-18 μm .



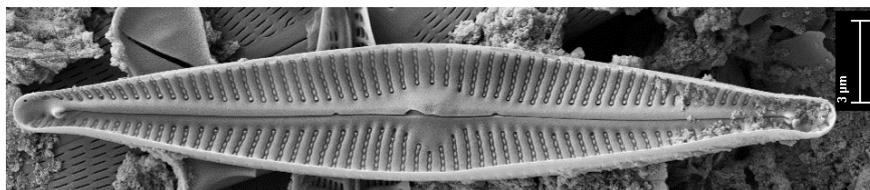
Symbella delicatula, (Kützing) Krammer.

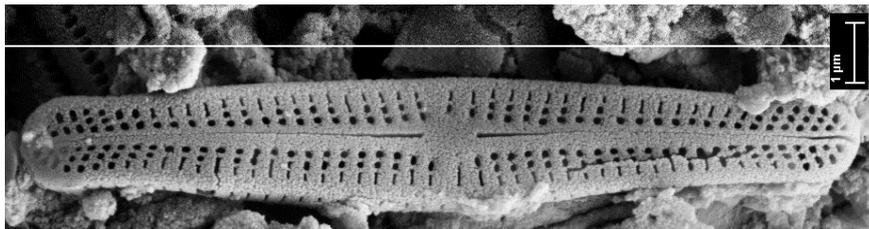
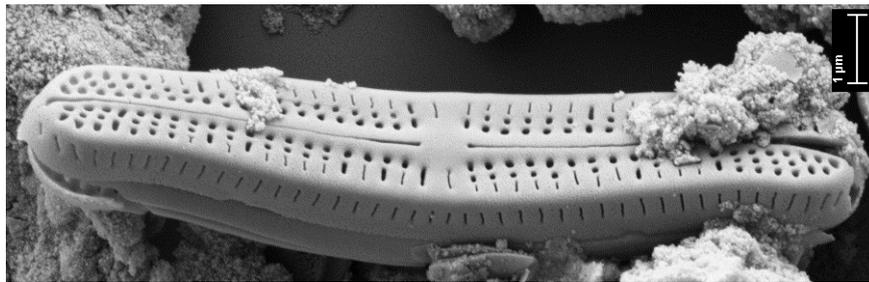
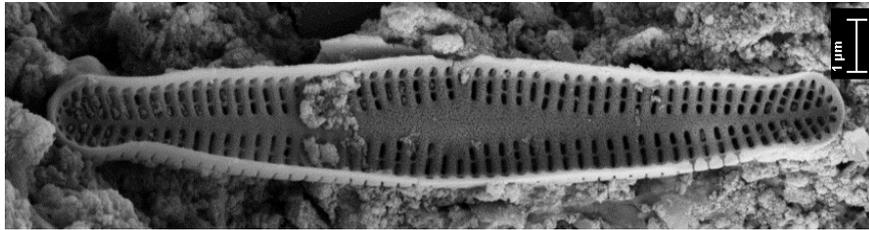
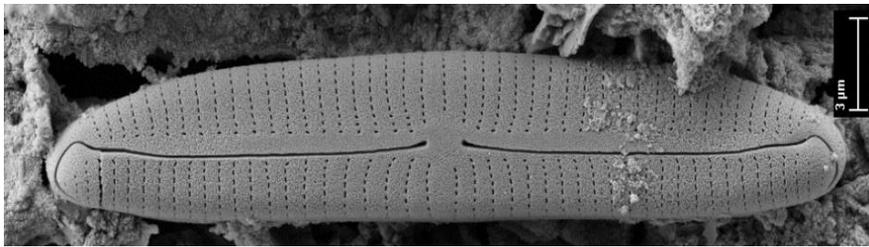
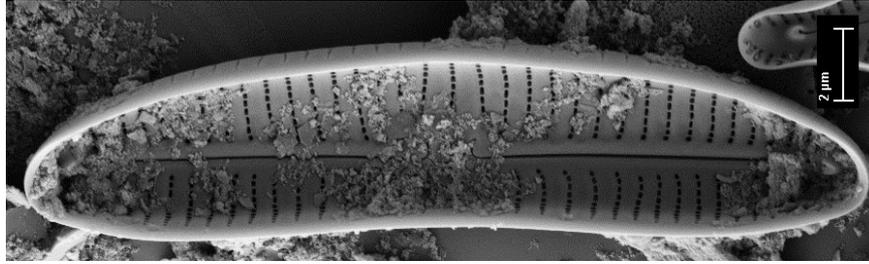
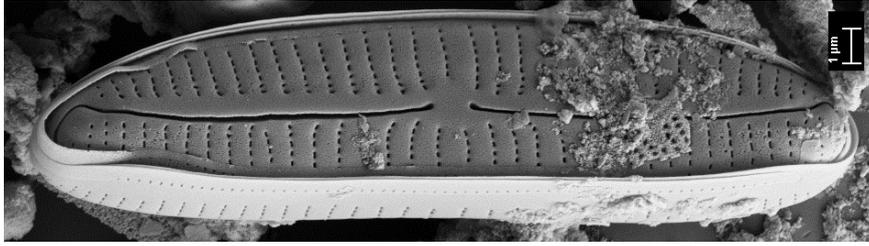
Створки длиной 28-35 μm ,
шириной 4-5 μm ,
штрихов 23-25 μm .



Navicula gregaria Donkin.

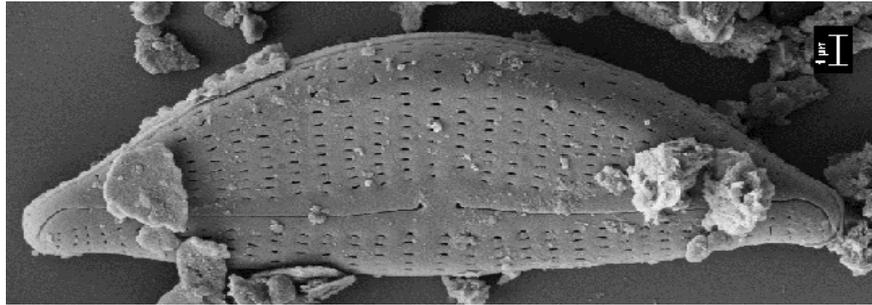
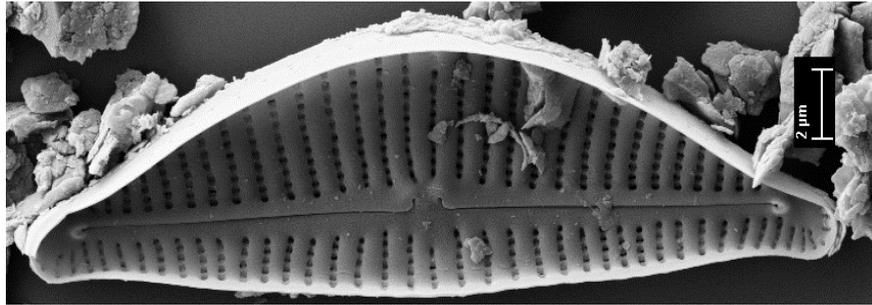
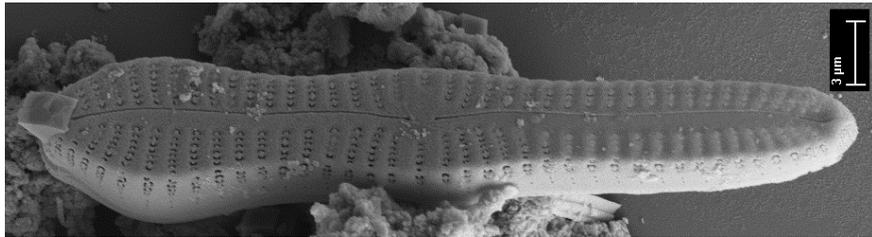
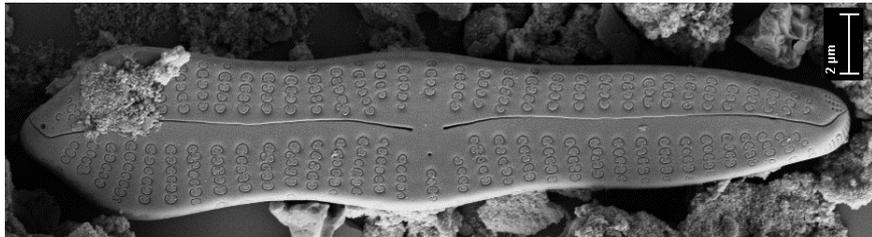
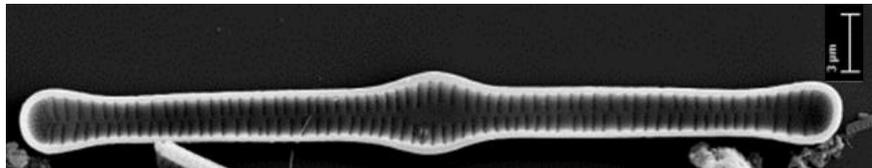
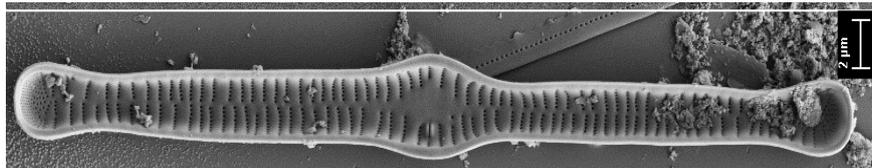
Створки длиной 24-30,6 μm ,
шириной 5-5,2 μm ,
штрихов 20-22 в 10 μm .





Eucyprina norvegicum Grunov.
Створки длиной 23-29 µm,
шириной 5-5,8 µm,
штрихов 13-18 в 10 µm.

Ananthisidium minutissimum Kützing.
Створки длиной 12-16 µm,
шириной 1,9 -2,4 µm,
штрихов 31-34 µm.



***Tabellaria fenestrata* (Lungb.)**

Кützing.

Створки длиной 41-41,5 µm,
шириной 4-4,1 µm,
штрихов 17 в 10 µm.

Gomphonema acuminatum* var. *brebissoni

(Kützing) Grunow in van
Heurck.

Створка длиной 29 µm,
шириной 6 µm,
штрихов 12 в 10 µm.

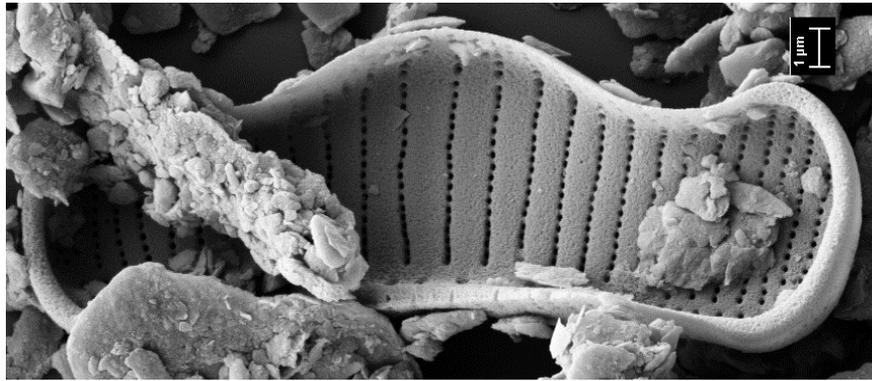
***Gomphonema angusticephalum* E.**

Reichardt & Lange-
Bertalot.

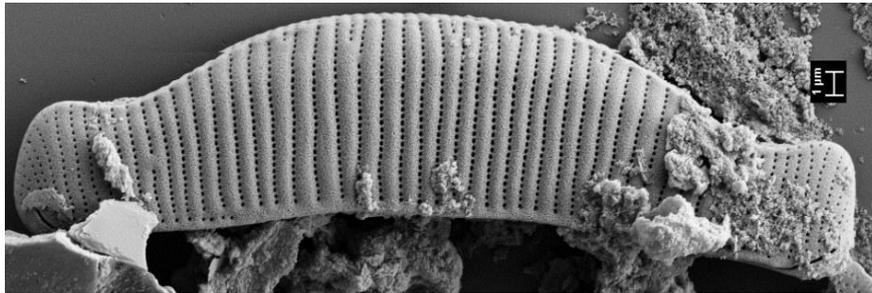
Створка длиной 38 µm,
шириной 5,7 µm,
штрихов 30 µm.

***Encyonema silesiacum* Bleisch.**

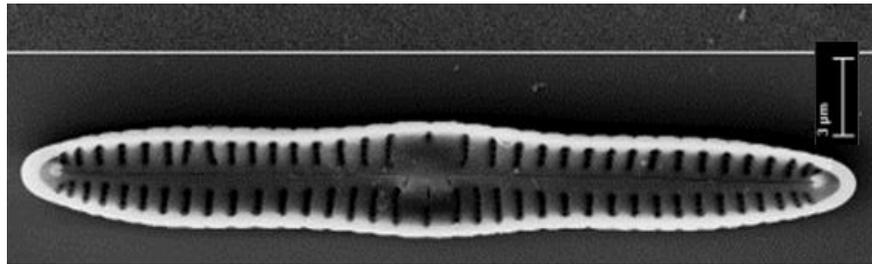
Створки длиной 24-36 µm,
шириной 8-8,5 µm,
штрихов 12-27 в 10 µm.



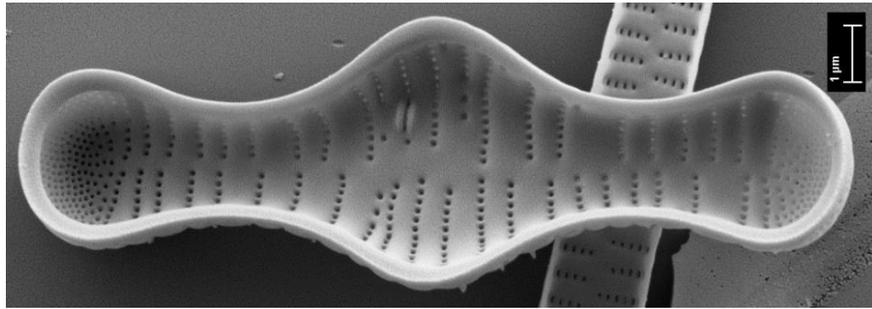
Tabellaria praecipua Ehrenberg.
Створка длиной 22,4 µm,
шириной 7,5 µm,
штрихов 14 в 10 µm.



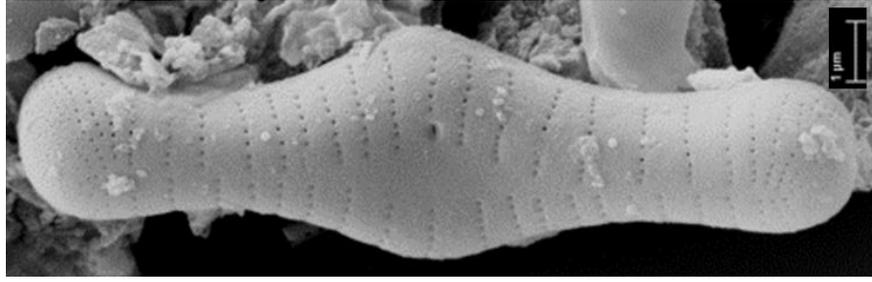
Gomphonema lagerheimii,
A.Cleve.
Створка длиной 37,6 µm,
шириной 8,6 µm,
штрихов 12 в 10 µm.

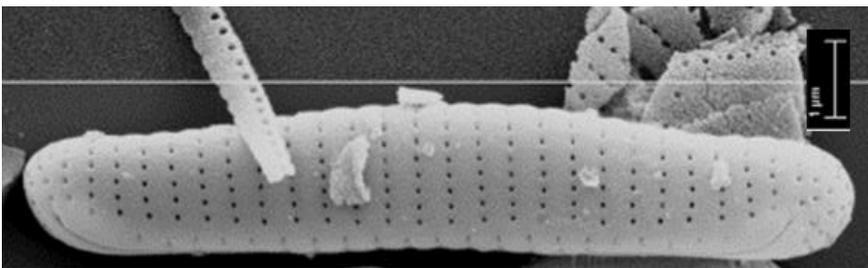


Tabellaria flossulosa (Roth) Kützing.
Створки длиной 10,4 -20,9 µm,
шириной 4-5,5 µm,
штрихов 15-20 µm.

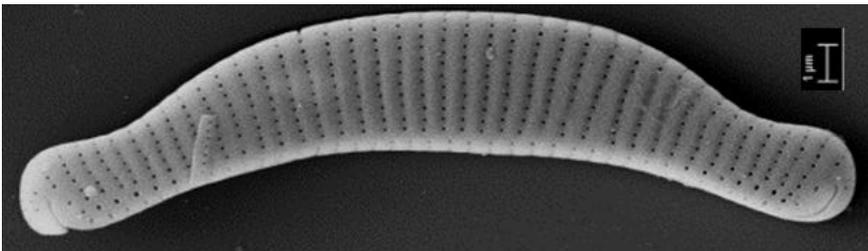


Tabellaria flossulosa (Roth) Kützing.
Створки длиной 10,4 -20,9 µm,
шириной 4-5,5 µm,
штрихов 15-20 µm.

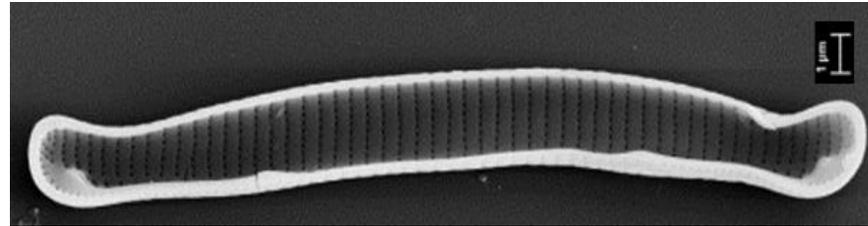




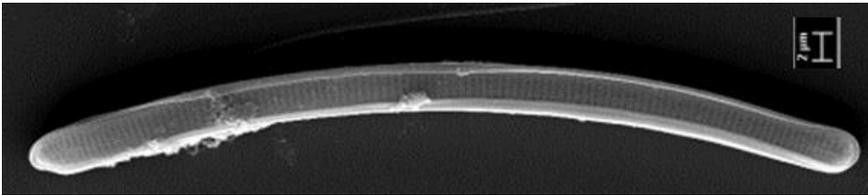
Eunotia sp.
Створка длиной 11 µm,
шириной 2 µm,
штрихов 27 в 10 µm.



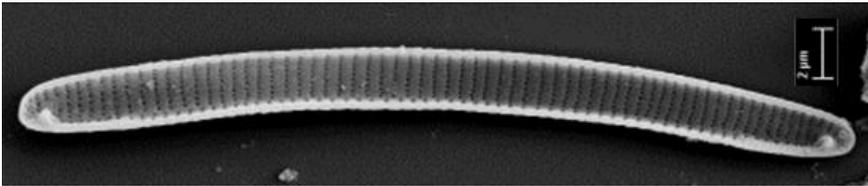
Eunotia arcuulus Grunow.
Створка длиной 21 µm,
шириной 3,8 µm,
штрихов 18 в 10 µm.



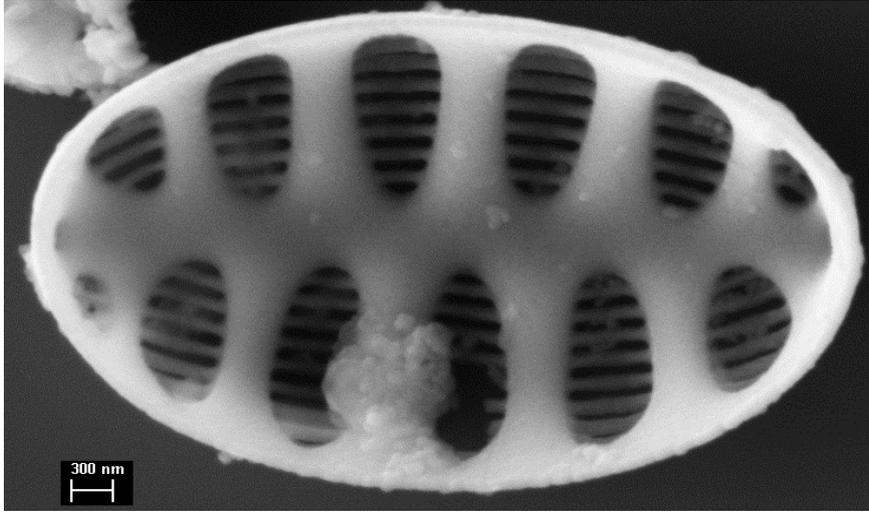
Eunotia poludosa
Grunow.
Створка длиной 13 µm,
шириной 2,5 µm,
штрихов 25 в 10 µm.



Eunotia bulunaris Ehrenberg.
Створка длиной 31,4 µm,
шириной 4,9 µm,
штрихов 15 в 10 µm.



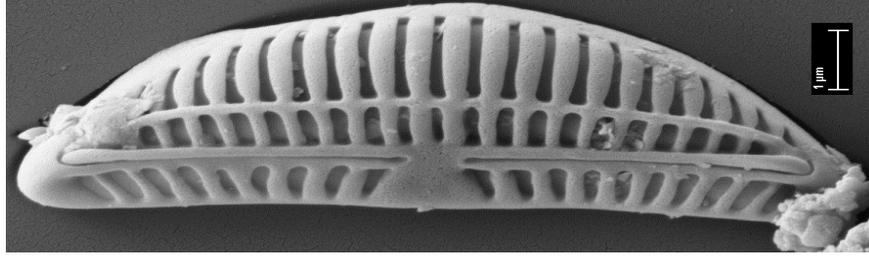
Eunotia sudetica Otto Müller.
Створка длиной 13,2 µm,
шириной 4,2 µm,
штрихов 18 в 10 µm.



***Staurosirella pinnata* (Ehrenberg)**

D.M. Williams & Round.

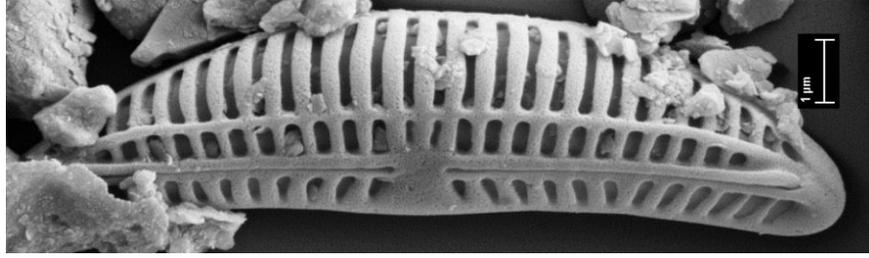
Створки длиной до 6,13 μm ,
шириной до 3,73 μm ,
штрихов 10-12 в 10 μm .



***Amphora pediculus* (Kützing) Grunow ex**

A.Schmidt.

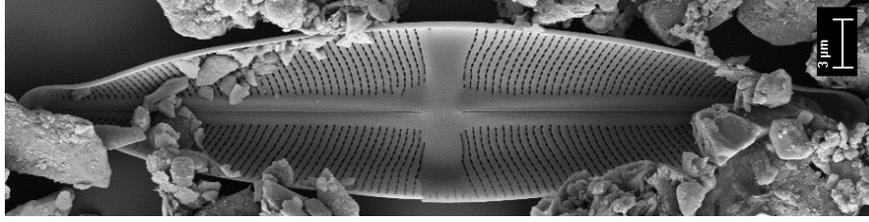
Створки длиной 10,8-12,8 μm ,
шириной 3,2 – 3,8 μm ,
штрихов 22-24 в 10 μm .



***Amphora pediculus* (Kützing) Grunow ex**

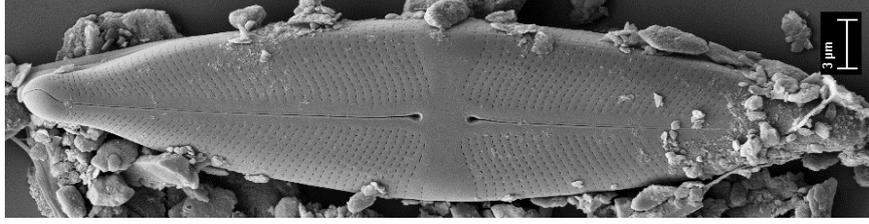
A.Schmidt.

Створки длиной 10,8-12,8 μm ,
шириной 3,2 – 3,8 μm ,
штрихов 22-24 в 10 μm .



***Stauroneis amphicephala* Kützing.**

Створки длиной 48,5-50,39 μm ,
шириной 11,04-11,33 μm ,
штрихов 18-22 в 10 μm .



***Stauroneis amphicephala* Kützing.**

Створки длиной 48,5-50,39 μm ,
шириной 11,04-11,33 μm ,
штрихов 18-22 в 10 μm .

Учебное издание

*Пестрякова Л.А., Николаев А.Н., Субетто Д.А.,
Фролова Л.А., Бобров А.А., Городничев Р.М.*

ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ
Методологические основы палеоэкологии

Учебно-методическое пособие

Печатается в авторской редакции
Дизайн обложки: *Р.М. Городничев*

Подписано в печать 08.11.16. Формат 60x84/16.
Печ.л. 5,25. Тираж 150 экз. Заказ № 10.

Издательский дом Северо-Восточного федерального университета,
677891, г. Якутск, ул. Петровского, 5

Отпечатано с готового оригинал-макета в типографии Издательского дома СВФУ