



DOI 10.23859/estr-220623

EDN BTFGGS

УДК 574.522(1-925.116+117)

*Научная статья*

## **Границы толерантности и экологические оптимумы массовых видов зоопланктона озер юга Западной Сибири\***

Н.И. Ермолаева 

*Институт водных и экологических проблем СО РАН, 656038, Россия, г. Барнаул,  
ул. Молодежная, д. 1*

*hore413@mail.ru*

**Аннотация.** Проведен расчет оптимумов и пределов экологической толерантности различных видов зоопланктона по отношению к солености и к уровню pH в сложных геохимических условиях юга Западной Сибири. Показано, что в разнообразных климатических условиях у зоопланктонных организмов формируются различные пределы галотолерантности и приспособленности к диапазону значений pH. В условиях озер замкнутого стока на юге Западной Сибири оптимальные значения pH для большинства массовых видов зоопланктона составляют 7.5–8.5. Большинство Rotifera, Cladocera и Cyclopoidea (за исключением типичных галофилов) не выдерживают уровень солености выше 5 г/л. У представителей отр. Calanoida уровень галотолерантности значительно выше и у некоторых видов превышает 90 г/л.

**Ключевые слова:** экологическая валентность, абиотические факторы, диапазон толерантности, pH, соленость

**Финансирование.** Работа выполнена в рамках Государственного задания Института водных и экологических проблем СО РАН.

**ORCID:**

Н.И. Ермолаева, <https://orcid.org/0000-0003-4529-034X>

**Для цитирования:** Ермолаева, Н.И., 2023. Границы толерантности и экологические оптимумы массовых видов зоопланктона озер юга Западной Сибири). *Трансформация экосистем* **6** (3), 105–119. <https://doi.org/10.23859/estr-220623>

Поступила в редакцию: 23.06.2022

Принята к печати: 27.07.2022

Опубликована онлайн: 14.09.2023

\*Статья подготовлена на основе диссертационной работы Н.И. Ермолаевой на соискание ученой степени доктора биологических наук «Факторы пространственно-временной организации сообществ зоопланктона озер юга Западной Сибири». Новосибирск, Россия, 462 с.

DOI 10.23859/estr-220623

EDN BTFGGS

UDC 574.522(1-925.116+117)

*Article*

## Tolerance limits and ecological optima of mass zooplankton species of lakes in the south of Western Siberia\*

N.I. Ermolaeva 

*Institute for Water and Environmental Problems, the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, ul. Molodezhnaya 1, Barnaul, 656038 Russia*

*hope413@mail.ru*

---

**Abstract.** In the study, the optima and tolerance limits of various zooplankton species in the diverse geochemical conditions of the south of Western Siberia have been calculated. It is shown that in various climatic conditions zooplankton organisms form different limits of halotolerance and adaptability to pH range. In the drainless lakes under study, the optimal values of pH for most mass zooplankton species are within 7.5–8.5. The majority of Rotifera, Cladocera and Cyclopoida do not tolerate salinity above 5 g/l, except for typical halophiles. The halotolerance level of the representatives of the order Calanoida is much higher; for some species, this indicator exceeds 90 g/l.

**Keywords:** ecological valence, abiotic factors, tolerance range, pH, salinity

**Funding.** This study was carried out as a part of State Task of IWEP SB RAS.

**ORCID:**

N.I. Ermolaeva, <https://orcid.org/0000-0003-4529-034X>

**To cite this article:** Ermolaeva, N.I., 2023. Tolerance limits and ecological optima of mass zooplankton species of lakes in the south of Western Siberia. *Ecosystem Transformation* 6 (3), 105–119. <https://doi.org/10.23859/estr-220623>

Received: 23.06.2022

Accepted: 27.07.2022

Published online: 14.09.2023

\*The article is based on the doctoral thesis (Doctor of Biological Sciences) "Factors of spatial-temporal organization of zooplankton communities in the lakes of the south Western Siberia" by N.I. Ermolaeva (Novosibirsk, Russia, 462 p.).

## Введение

Формирование видового состава и количественных характеристик зоопланктона происходит под воздействием совокупности физических и химических процессов на водосборе и в самом водоеме, которые определяются климатическими, геологическими и другими параметрами. Каждый вид, входящий в состав сообщества, обладает собственной экологической валентностью, или толерантностью к воздействию внешних факторов. Любой организм может существовать только в определенных границах значений параметров среды, оказывающих на него влияние. В. Шелфорд в 1913 г. сформулировал закон толерантности, согласно которому как недостаток, так и избыток любого внешнего фактора может быть вредным для биологического объекта (организма, популяции), а диапазон между экологическим минимумом и экологическим максимумом составляет пределы устойчивости, т.е. толерантности организма (Shelford, 1913). Согласно определению, приведенному В.В. Здановичем и Е.А. Криксуновым (2004), «диапазон толерантности – интервал значений определенного (обычно предполагается абиотического) фактора, в пределах которого возможно существование данного организма (вида)». По отношению к каждому фактору можно выделить зону оптимума (зону нормальной жизнедеятельности) и пределы выносливости организма.

Определить пределы толерантности живого организма к тому или иному фактору в природных экосистемах затруднительно. Как правило, организмы стараются избегать зон с экстремальными значениями и, соответственно, тяготеют к оптимальным условиям существования, то есть фактические пределы толерантности, наблюдаемые в природе, меньше потенциальной способности организма адаптироваться к исследуемому фактору. Кроме того, изучение отклика организмов на внешние воздействия в большинстве природных экосистем весьма затруднено в связи со сложностью получения экспериментальных данных, особенно на предельных границах выносливости.

Сообщества зоопланктона лимнических систем обладают рядом признаков, которые делают их эффективными биологическими индикаторами экологических условий и в том числе позволяют им служить объектами изучения пределов устойчивости организмов. В состав зоопланктона входят виды, которые из-за различий в физиологических процессах чрезвычайно чувствительны к изменениям абиотических факторов, таких как pH, температура, соленость, растворенный кислород и т.д. (Ермолаева и др., 2019; Brett, 1989; Havens and Hanazato, 1993; Marmorek and Korman, 1993; Sterner et al., 2002). Кроме того, большинство таксонов зоопланктона имеет довольно короткий период смены поколений; соответственно, изменение условий окружающей среды быстро отражается на структуре сообщества.

Западная Сибирь – это сложный в биогеохимическом отношении регион. Здесь имеются обширные территории с пониженным и повышенным естественным содержанием макро- и микроэлементов в объектах природной среды (Ермолаева, 2021; Западная Сибирь, 1963). Соответственно, и химический состав воды озер этих территорий варьирует в широких пределах, в том числе, например, по солености – от ультрапресных до гипергалинных. Кроме того, для бессточных малых озер в аридной и субаридной зонах характерна экстремальность условий существования гидробионтов, что вызвано небольшими размерами водоемов и, соответственно, резкими суточными и сезонными колебаниями их физико-химических характеристик (Веснина, 2003; Ермолаева, 2021). Значительная вариабельность зональных и локальных факторов способствовала формированию геохимически различных типов озер с большим диапазоном концентраций различных ионов, что позволяет рассматривать данную территорию как естественный природный полигон для изучения пределов выносливости планктонных организмов по отношению к внешним факторам. В столь экстремальных условиях, которые характерны для территории юга Западной Сибири, можно ожидать более широкого уровня приспособленности зоопланктонных организмов к изменяющимся факторам среды, чем в других регионах.

Цель работы – определение пределов толерантности и выявление зон оптимального существования массовых видов зоопланктона, широко распространенных на территории Западной Сибири, и оценка региональных особенностей формирования их экологической валентности.

## Материалы и методы

В основу работы легло обобщение результатов комплексного исследования гидробиологических и гидрохимических характеристик малых озер на территории юга Западно-Сибирской равнины вдоль трансекты от южной границы Алтайского края (51° с.ш.) до южной границы Васюганского болота (60° с.ш.) (Рис. 1). Исследования проводили в 2000–2019 гг. по единой методической схеме. Пробы отбирали однократно (разовое обследование) в сроки с 15 июля по 15 августа. При



Рис. 1. Карта-схема расположения исследованных озер.

сборе проб зоопланктона 50–100 л воды (в зависимости от уровня трофности водоема) процеживали через сеть Апштейна с размером ячеек 64 мкм. Пробы фиксировали 40% формалином до конечной концентрации в пробе 4% (Руководство..., 1992). Для определения таксономического состава и подсчета численности зоопланктона пробы анализировали в камере Богорова (Руководство..., 1992). Всего изучено 237 озер, отобрано и обработано 1775 проб.

Одновременно с пробами зоопланктона в тех же точках проводили отбор проб воды на химический анализ. Соленость и водородный показатель измеряли с помощью портативного ионоселективного кондуктометра АНИОН 4120 (Россия). Измерение содержания растворенного кислорода одновременно с измерением температуры проводили с помощью анализатора MAPK-302 (Россия).

Химические анализы проб воды выполняли по единым методикам в аккредитованных лабораториях Химико-аналитического центра ИВЭП СО РАН, ФГУ «ВерхнеОбьрегионводхоз», Института геологии и минералогии СО РАН и Института катализа СО РАН.

Использован метод определения оптимумов и пределов толерантности, предложенный в работе С. terBraak (1985). Для вычисления оптимума фактора среды рекомендовано применение формулы:

$$W_{opt} = \sum_i^n (A_i \times S_i) / \sum_i^n A_i$$

где  $W_{opt}$  – оптимальный для данного конкретного вида показатель фактора среды,  $A_i$  – численность конкретного вида в точке  $i$ ,  $S_i$  – значение фактора в точке  $i$ ,  $n$  – число проб, в которых встречен данный вид.

Границы толерантности рассчитаны как стандартное отклонение средневзвешенной численности вида. Все перечисленные показатели вычислялись только для видов, встреченных более чем в 10 из 237 озер.

## Результаты и обсуждение

Природные минерализованные озера с высокими значениями рН вызывают интерес исследователей во всем мире. Все авторы приходят к выводу, что соленость и уровень рН служат важными факторами, в значительной степени определяющими состав и обилие зоопланктонных сообществ (Балушкина и др., 2009; Задереев и др., 2021; Лазарева, 1994, 1996; Хлебович, 1971, 1974; Hammer, 1986). Однако количественная оценка степени воздействия уровня солености и рН на численность отдельных видов в природных условиях, как правило, проводится для отдельных водоемов и в различных работах варьирует в очень широких пределах, что затрудняет сопоставление приводимых показателей. При обсуждении влияния солености, активной реакции воды и других факторов на отдельные виды зоопланктона часто упоминаются достаточно жесткие границы их встречаемости, без уточнения региональных особенностей. В условиях Западной Сибири подобные количественные оценки для малых озер единичны (Веснина, 2003; Задереев и др., 2021; Козлов и др., 2018).

В ряде классических работ указаны границы солености, в которых могут существовать те или иные виды. Согласно ряду литературных данных предел солености, например, для большинства веслоногих ракообразных составляет 20 г/л (Хлебович, 1971, 1974; Hammer, 1986). Из работ, наиболее близких по целям к нашему исследованию, отметим работу Q. Lin с соавторами (2017), которые проанализировали границы галотолерантности для 53 видов зоопланктона в 45 озерах Тибетского нагорья в градиенте солености от 0.1 до 76.0 г/л. Из них 30 видов являются общими с региональным таксономическим списком зоопланктона юга Западной Сибири. При этом в озерах Тибетского нагорья большинство ветвистоусых ракообразных не встречается при минерализации выше 5 г/л, веслоногие ограничены соленостью 15 г/л (*Arctodiaptomus salinus* – 20 г/л; *Metadiaptomus asiaticus* – 26 г/л), коловратки встречались в диапазоне солености до 45 г/л.

Соленость в исследованных нами озерах варьировала от 0.01 до 67.88 г/л, показатели рН – от 6.3 до 9.96, содержание растворенного кислорода – от 3 до 13 мг/дм<sup>3</sup> (Табл. 1). Также в широких пределах варьировали концентрации отдельных ионов (главным образом,  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ) и их долевое соотношение. Такие условия позволили расширить наши представления об уровнях галотолерантности ряда планктонных организмов.

В результате наших исследований установлено, что большинство Cladocera и Rotifera в условиях малых озер юга Западной Сибири не выдерживают соленость выше 5 г/л (Табл. 2); значения оптимумов при этом располагаются еще ниже.

Из коловраток самый широкий диапазон обитания в зависимости от солености продемонстрировали коловратки *Brachionus plicatilis*, *Brachionus asplanchnoides* и *Brachionus urceus*. Из видов, предпочитающих повышенный уровень солености, следует отметить *Hexarthra mira* (оптимум солености 9.7 г/л) и *Hexarthra fennica* (оптимум солености 22.3 г/л) при том, что оба указанных вида вполне успешно живут и размножаются в более пресных водоемах.

Для *Daphnia magna* верхняя граница галотолерантности составила 18.5 г/л. При этом максимальная численность вида фиксировалась при солености в районе 4.0–5.0 г/л. Однако уровень солености выше 5.0 г/л не оказался летальным. В озерах даже на крайней верхней границе обнаружения вида зарегистрированы партеногенетические самки с яйцами и эмбрионами. Наибольшую степень галотолерантности из ветвистоусых продемонстрировала *Moina mongolica*. В ряде соленых озер она зачастую образовывала монодоминантное сообщество.

Из представителей отр. Cyclopoida уровень солености выше 5.0 г/л выдерживают только 6 видов, однако оптимумы у большинства видов все же находятся значительно ниже. Наибольшую галотолерантность продемонстрировал *Thermocyclops crassus*, а к солоноватоводным видам можно отнести *Aprocyclops dengizicus*, который достигает наибольшей численности при солености выше 2 г/л.

У представителей отр. Calanoida уровень галотолерантности значительно выше, как и процент галотолерантных или галофильных видов. Но есть и виды, приуроченные исключительно к пресным водоемам: *Arctodiaptomus dudichi*, *Hemidiaptomus ignatovi*, *Mixodiaptomus theeli*, *Heterocope appendiculata*.

**Табл. 1.** Пределы колебаний абiotic факторов в 237 озерах юга Западной Сибири (приведены средние, максимальные и минимальные показатели для группы озер в каждой ландшафтной зоне).

Показатель	Зона											
	Сухая степь			Степь			Лесостепь			Тайга		
	Среднее	min	max	Среднее	min	max	Среднее	min	max	Среднее	min	max
Широта	N 51°21'	N 51°19'	N 51° 38'	N 53°22'	N 51°58'	N 53°74'	N 54°41'	N 54°24'	N 55°71'	N 56°86'	N 56°37'	N 57°34'
Долгота	E 80°29'	E 80°12'	E 80°43'	E 78°44'	E 77°90'	E 79°42'	E 77°52'	E 76°99'	E 79°36'	E 79°86'	E 75°24'	E 84°48'
Глубина, м	1.45	0.60	2.30	1.46	1.20	2.50	1.59	0.45	3.10	4.85	2.80	7.00
Площадь, га	307.4	61.2	1344.1	1296.1	276.0	6058.1	296.5	30.1	1108.4	82.3	0.4	368.5
Соленость, г/л	12.73	1.36	29.15	10.80	0.65	67.88	0.67	0.09	2.30	0.18	0.01	0.44
pH	8.94	8.00	9.83	8.66	7.10	9.52	9.00	8.20	9.96	6.61	5.02	8.80
Температура, °C	24.0	20.4	28.0	20.4	16.0	25.2	19.7	11.2	26.2	22.5	21.2	23.2
Растворенный кислород, мг/л	6.38	3.00	10.50	7.73	6.1	12.6	8.3	4.4	13.0	7.7	7.1	8.8

**Табл. 2.** Минимальные (min) и максимальные (max) показатели и расчетные точки оптимумов ( $W_{opt}$ ) солености и pH для ряда видов зоопланктона бессточных озер юга Западной Сибири.

Таксон	Соленость, мг/л			pH		$W_{opt}$
	min	max	$W_{opt}$	min	max	
<b>Rotifera</b>						
<i>Anuraeopsis fissa</i> (Gosse, 1851)	296	8720	1794	7.09	9.89	8.37
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	94	3640	807	6.59	9.61	8.29
<i>Asplanchna herricki</i> de Guerne, 1888	80	10320	7693	6.30	9.61	8.36
<i>Brachionus angularis</i> Gosse, 1851	203	5920	1309	7.00	9.68	8.55
<i>Brachionus angularis bidens</i> Plate, 1886	526	3066	1849	7.26	9.10	8.00
<i>Brachionus asplanchnoides</i> Charin, 1947	751	269700	13778	7.75	9.21	8.68
<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas, 1766	230	22236	2407	7.12	9.60	8.10
<i>Brachionus diversicornis</i> (Daday, 1883)	230	719	412	7.12	8.55	7.59
<i>Brachionus quadridentatus</i> Hermann, 1783	160	2630	2433	6.59	9.30	8.66
<i>Br. quadr. var. ancylognathus</i> Schmarda, 1859	230	15750	1884	6.60	9.57	8.59
<i>Br. quadr. f. brevispinus</i> Ehrenberg, 1832	229	1524	1185	7.12	9.47	8.14
<i>Br. quadr. f. cluniorbicularis</i> Skorikov, 1894	177	5920	2944	6.96	9.57	9.05
<i>Br. quadr. melheni</i> Bar. et Dad., 1894	148	38000	5686	6.60	9.60	8.39
<i>Brachionus leydigii</i> Cohn, 1862	177	3630	534	7.55	9.40	8.48
<i>Brachionus plicatilis</i> Müller, 1786	765	69400	20500	7.95	9.83	9.49
<i>Brachionus urceus</i> (Linnæus, 1758)	296	269700	56209	7.60	9.57	8.62
<i>Brachionus variabilis</i> Hempel, 1896	260	6940	2065	6.79	9.58	8.86
<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrenberg, 1832)	181	3066	936	7.16	9.10	8.34
<i>Colurella obtusa</i> (Gosse, 1886)	148	2850	1282	7.16	8.90	8.10
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet, 1892	10	513	161	6.30	9.30	7.60
<i>Euchlanis deflexa</i> Gosse, 1851	160	1843	855	6.59	9.60	8.58
<i>Euchlanis dilatata lucksiana</i> Hauer, 1930	200	3724	800	6.60	9.44	8.27
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	112	5720	846	6.59	9.68	8.59
<i>Euchlanis lyra</i> Hudson, 1886	150	2588	801	7.55	9.57	8.76
<i>Euchlanis lyra f. larga</i> Kutikova, 1959	150	1498	636	7.12	8.80	8.04
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	148	67877	896	7.10	9.68	8.39
<i>Filinia terminalis maior</i> Colditz, 1924	148	2980	1055	7.13	9.47	8.51
<i>Filinia terminalis</i> (Plate, 1886)	80	40450	2182	6.30	10.00	8.69
<i>Hexarthra mira</i> (Hudson, 1871)	200	24300	9685	6.60	9.89	8.35
<i>Hexarthra fennica</i> (Levander, 1892)	1820	68500	22281	7.95	9.60	9.26
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	10	2980	423	6.30	10.00	8.86
<i>Keratella tecta</i> (Gosse, 1851)	100	3066	467	6.80	9.68	8.35
<i>Keratella hiemalis</i> Carlin, 1943	177	1010	588	7.55	8.65	8.31
<i>Keratella quadrata</i> (Müller, 1786)	94	38000	1262	6.60	10.00	8.52

Таксон	Соленость, мг/л			pH		
	min	max	W <sub>opt</sub>	min	max	W <sub>opt</sub>
<i>K. quadrata</i> f. <i>dispersa</i> Carlin, 1943	160	69400	2984	7.21	9.96	8.76
<i>K. quadrata</i> var. <i>longispina</i> (Thiébaud, 1912)	222	3724	1024	8.25	9.10	8.32
<i>Keratella valga</i> (Ehrenberg, 1834)	439	3640	1399	7.00	9.40	8.78
<i>Lecane luna</i> (Müller, 1776)	148	3080	842	6.96	9.17	8.13
<i>Lecane lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	440	1170	968	7.00	9.01	7.60
<i>Lepadella obtusa</i> Wang, 1961	148	5920	960	7.47	8.96	8.15
<i>Lepadella ovalis</i> (Müller, 1786)	148	1918	873	7.12	9.10	8.45
<i>Lophocharis oxystemon</i> (Gosse, 1851)	333	3030	1427	7.09	9.30	8.12
<i>Mytilina mucronata</i> (Müller, 1773)	296	1843	1472	7.13	9.30	8.42
<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrenberg, 1832)	148	8850	1411	6.96	8.90	8.01
<i>Mytilina videns</i> (Levander, 1894)	230	981	835	7.14	8.65	8.33
<i>Notholca acuminata</i> (Ehrenberg, 1832)	232	15750	5271	6.96	9.60	8.90
<i>Platylas quadricornis</i> (Ehrenberg, 1832)	218	2005	931	7.09	9.47	8.14
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1925	200	3090	2030	6.60	8.66	7.90
<i>Polyarthra euryptera</i> Wierzejski, 1891	210	2630	703	7.09	8.71	7.45
<i>Polyarthra major</i> Burckhard, 1900	10	2588	277	6.30	9.90	7.59
<i>Polyarthra minor</i> Voigt, 1904	10	3724	285	6.30	9.44	8.26
<i>Polyarthra remata</i> Skorikov, 1896	103	9239	385	6.80	10.00	8.52
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943	100	3066	911	6.80	9.20	8.19
<i>Pompholyx sulcata</i> Hudson, 1885	94	1683	193	7.26	9.68	8.18
<i>Synchaeta oblonga</i> Ehrenberg, 1832	125	5260	787	6.59	9.30	8.20
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg, 1832	122	5920	811	7.44	9.96	8.08
<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)	148	8850	1553	6.59	9.96	8.32
<i>Trichocerca cylindrica</i> (Imhof, 1891)	10	894	201	6.30	8.86	7.24
<i>Trichocerca capucina</i> (Wierz. & Zach., 1893)	10	2588	291	6.30	9.31	7.12
<i>Trichocerca elongata</i> (Gosse, 1886)	160	2588	636	6.59	9.90	8.24
<i>Trichocerca similis</i> (Wierzejski, 1893)	10	965	247	6.30	10.00	7.70
<i>Trichotria truncata</i> (Whitelegge, 1889)	148	15750	603	6.59	9.10	7.21
<b>Cladocera</b>						
<i>Acroperus harpae</i> (Baird, 1834)	94	400	249	6.59	9.53	7.81
<i>Alona (Biapertura) affinis</i> (Leydig, 1860)	122	3724	1442	6.59	9.96	8.15
<i>Alona intermedia</i> Sars, 1862	94	1053	588	6.59	9.96	8.36
<i>Alona (Coronatella) rectangula</i> (G.O. Sars, 1862)	203	15750	6380	7.13	9.68	8.41
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller, 1785)	94	5531	460	6.96	9.61	8.08
<i>Bythotrephes longimanus</i> Leydig, 1860	290	2588	774	8.30	10.00	8.43
<i>Bythotrephes cederströemi</i> Schödler, 1863	177	1483	508	7.55	9.00	8.05
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O.F. Müller, 1785)	10	8850	968	6.30	9.96	8.37



Таксон	Соленость, мг/л			pH		
	min	max	W <sub>opt</sub>	min	max	W <sub>opt</sub>
<i>Ceriodaphnia reticulata</i> (Jurine, 1820)	181	24200	2508	7.13	9.17	8.88
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1776)	10	8850	1091	6.50	9.96	8.48
<i>Chydorus ovalis</i> Kurz, 1874	94	10320	872	6.59	9.96	7.89
<i>Ctenodaphnia carinata</i> King, 1853	1399	18455	4334	8.38	9.89	8.80
<i>Ctenodaphnia magna</i> Straus, 1820	587	18455	4438	8.20	9.89	8.78
<i>Daphnia cucullata</i> G.O. Sars, 1862	94	7200	8123	6.96	9.96	8.94
<i>Daphnia longispina</i> (O.F. Müller, 1776)	80	3724	8696	6.30	10.00	8.40
<i>Daphnia pulex</i> Leydig, 1860	10	24200	1014	6.30	10.00	8.06
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Liévin, 1848)	10	3090	1482	6.30	9.61	8.14
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch, 1841)	10	860	294	6.30	8.80	7.81
<i>Eubosmina coregoni</i> Baird, 1857	10	1200	555	6.30	9.10	8.07
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O.F. Müller, 1776)	94	2588	230	6.59	9.61	7.48
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer, 1851)	94	2007	587	6.60	9.96	7.69
<i>Holopedium gibberum</i> Zaddach, 1855	10	100	99	6.20	6.80	6.59
<i>Lathonura rectirostris</i> (O.F. Müller, 1785)	434	10320	5750	7.10	9.82	8.49
<i>Leptodora kindti</i> (Focke, 1844)	100	3066	820	6.80	10.00	8.19
<i>Moina brachiata</i> (Jurine, 1820)	150	2980	2727	9.12	7.87	9.05
<i>Moina mongolica</i> Daday, 1901	800	67877	22240	7.75	9.89	9.18
<i>Peracantha truncata</i> (O.F. Müller, 1785)	112	840	181	6.60	9.31	7.77
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus, 1761)	94	8850	785	6.60	9.61	8.45
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller, 1776)	125	2731	480	6.60	9.44	8.75
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller, 1776)	94	5200	1794	6.59	9.96	8.91
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller, 1776)	203	24200	1565	6.60	9.17	7.72
<b>Copepoda</b>						
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer, 1853)	80	1918	550	6.30	9.30	7.27
<i>Apocyclops dengizicus</i> (Lepeshkin, 1900)	571	9239	2074	7.58	9.60	8.84
<i>Cryptocyclops bicolor</i> (Sars G.O., 1863)	94	951	238	7.09	9.96	8.23
<i>Cyclops furcifer</i> Claus, 1857	232	3066	1038	8.00	9.30	8.75
<i>Cyclops kolensis</i> Lilljeborg, 1901	10	8050	1294	6.50	9.96	8.59
<i>Cyclops scutifer</i> Sars G.O., 1863	10	3640	184	6.30	9.10	6.90
<i>Cyclops strenuus</i> Fischer, 1851	80	3640	1033	6.30	9.47	8.43
<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin, 1875	230	2870	681	7.09	9.47	9.02
<i>Eucyclops macruroides</i> (Lilljeborg, 1901)	94	2005	1300	6.79	9.61	8.12
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)	103	2007	857	6.80	9.44	8.25
<i>E. serrulatus proximus</i> (Lilljeborg, 1901)	148	1928	225	7.14	8.60	7.73
<i>E. serrulatus speratus</i> (Lilljeborg, 1901)	160	1330	590	6.50	7.80	7.21
<i>Macrocyclus albidus</i> (Jurine, 1820)	112	3300	1067	6.80	9.31	8.54

Таксон	Соленость, мг/л			pH		
	min	max	$W_{opt}$	min	max	$W_{opt}$
<i>Macrocylops fuscus</i> (Jurine, 1820)	160	1434	1108	6.59	8.65	8.41
<i>Megacyclops gigas</i> (Claus, 1857)	10	8850	1613	6.50	9.30	8.56
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)	160	15750	1704	6.59	9.89	8.60
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	10	3640	752	6.50	10.00	8.64
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	94	10320	1333	6.59	9.89	8.61
<i>P. fimbriatus abnobensis</i> Kiefer, 1929	229	1691	1075	6.96	8.65	8.04
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer, 1853)	94	24200	2085	7.35	9.96	8.71
<i>Thermocyclops dybowskii</i> (Landé, 1890)	103	2870	1472	6.60	8.81	8.72
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (G.O. Sars, 1863)	10	3300	1009	6.30	10.00	8.68
<i>Acanthodiaptomus denticornis</i> Wierz.	103	38000	3249	6.60	9.96	8.68
<i>Arctodiaptomus acutilobatus</i> (G.O. Sars, 1903)	290	24200	2752	8.40	10.00	8.84
<i>Arctodiaptomus dentifer</i> (Smirnov, 1928)	94	29145	3551	7.35	9.61	8.77
<i>Arctodiaptomus salinus</i> (Daday, 1885)	333	36900	7205	7.90	9.12	8.75
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (G.O. Sars, 1863)	112	24300	2224	6.79	9.68	8.36
<i>Eudiaptomus graciloides</i> Lilljeborg, 1888	123	69400	1745	6.60	9.96	8.67
<i>Eudiaptomus transylvanicus</i> (Daday, 1890)	103	69400	2425	6.80	10.00	8.50
<i>Hemidiaptomus ignatovi</i> G.O. Sars, 1903	300	2587	871	8.20	9.30	8.40
<i>Mixodiaptomus theeli</i> (Lilljeborg, 1889)	123	2502	847	7.47	9.96	8.20
<i>Neutrodiaptomus incongruens</i> (Poppe, 1888)	378	99800	24100	7.47	9.89	8.81
<i>Heterocope appendiculata</i> G.O. Sars, 1863	125	1010	918	6.80	8.34	8.03

Диапазон pH для большинства изученных видов зоопланктона в условиях малых озер юга Западной Сибири в целом весьма широк, а оптимумы по большей части находятся в пределах от 7.5 до 8.5 (Табл. 2).

При описании кислотных озер Европы и Европейской части России (Вандыш, 2002; Лазарева, 1994, 1996; Свирская, 1991; Fryer, 1980) неоднократно обсуждается целый ряд видов зоопланктона, которые упоминаются как ацидофильные. Например, *Scapholeberis mucronata*, *Polyphemus pediculus*, *Alonella nana* указаны как типичные обитатели кислых вод с pH от 4.7 до 6.5. *Lathonura rectirostris* и *Eucyclops serrulatus* описаны, как тяготеющие к водам с повышенной кислотностью от 3.5 до 6.0. В то же время в наших исследованиях *S. mucronata*, *P. pediculus* и *A. nana* имеют куда более широкий диапазон границ pH. Для озер юга Западной Сибири рассчитанный оптимум pH для всех трех видов находится выше 7.5. *E. serrulatus* продемонстрировал оптимум при pH 8.2; при размахе условий существования от 6.8 до 9.4. *L. rectirostris* пока обнаружена только в 3 водоемах и выпала из списка при расчете пограничных условий, однако отметим, что в этих трех водоемах pH находится в пределах 6.4–7.1.

В ряде публикаций для озер с pH ≤ 5.3 в качестве доминантов указаны *Diaphanosoma brachyurum*, *Holopedium gibberum*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Eudiaptomus graciloides*, *Polyarthra vulgaris*, *Conochilus hippocrepis* (Вандыш, 2002; Лазарева, 1994, 1996). Вместе с тем в отдельных исследованиях, охватывающих ряд водоемов с более широким размахом значений pH, например в Финляндии (Uimonen-Simola and Tolonen, 1987) или в Канаде (Confer et al., 1983), отмечено, что многие из этих видов могут входить в состав доминирующего комплекса в озерах с показателями pH, выходящими за указанные выше пределы. Согласно результатам наших исследований, в условиях юга Западной Сибири *D. brachyurum* достигала максимальной численности в озерах с

pH близким к 8.1. *C. quadrangula*, *E. graciloides*, *P. vulgaris* также наиболее благополучно развивались при pH 8.0–8.5, и только *C. hippocrepis* и *H. gibberum* оказались приурочены к водоемам с pH ниже 7.0.

В Евро-Арктическом регионе *Heterocope appendiculata* был отмечен только в водоемах с pH > 7.0 (Вандыш, 2002). В условиях юга Западной Сибири *H. appendiculata* составляет основу популяции зоопланктона в ряде таежных озер в зимнее время при pH, составляющем 6.4–6.6.

При анализе пограничных условий существования каждого вида нельзя ограничиваться каким-либо одним параметром. Для того же *H. appendiculata* оптимальным является низкий уровень солености в сочетании с повышенными показателями pH, *M. mongolica* предпочитает соленые щелочные воды и т.д. (Табл. 2).

Экстремальные значения одного из факторов ведут к повышению предела толерантности по другим факторам. Так, отметим, что для озер юга Западной Сибири отмечается эффект, ранее описанный Е.В. Балускиной с соавторами для соленых озер Крыма (2009): при одновременном росте pH и солености повышение щелочности компенсирует отрицательное влияние солености, позволяя сообществу зоопланктона достичь более высоких показателей развития, чем при росте только одного из данных факторов среды.

Снижение или повышение концентрации любого другого иона, температуры, содержания кислорода, изменения в структуре микробной петли и т.д. также вносят значительные поправки в расчетные показатели. При изменении каких-либо условий может наблюдаться значительный сдвиг преферендума (Кауфман, 1987). Пределы толерантности к физическим условиям среды могут значительно изменяться под влиянием биотических связей (наличия хищников, межвидовой конкуренции, исчезновения объектов питания при изменении внешних условий и др.). Поэтому полученные нами данные могут служить ориентиром для того, чтобы предположить, какие именно виды могут встретиться в тех или иных условиях, но не являются гарантией их встречаемости. Для примера приведем график численности одного из наиболее широко распространенных видов *Keratella quadrata* (Рис. 2). Даже в пространстве оптимальной солености (от 100 до 3500 мг/л) можно наблюдать множество пиков численности в сочетании с фактами не обнаружения вида в составе сообщества в том или ином озере.

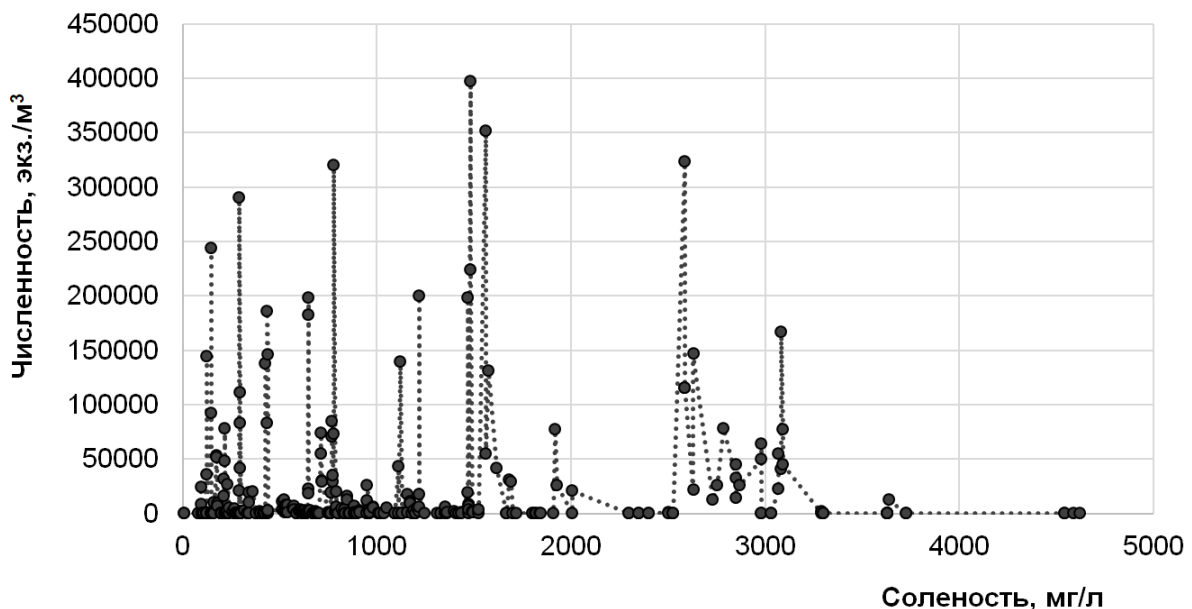


Рис. 2. Численность *Keratella quadrata* в градиенте оптимальной для вида солености.

## Заключение

Структура зоопланктонных сообществ – это результат совместного и одновременного воздействия множества факторов на локальном уровне в каждом отдельно взятом водоеме. В разных регионах у зоопланктонных организмов формируются различные пределы толерантности к воздействию отдельных факторов внешней среды.

В условиях озер замкнутого стока на юге Западной Сибири оптимальные значения рН для большинства массовых видов зоопланктона в основном находятся в диапазоне от 7.5 до 8.5. Большинство Rotifera, Cladocera и Cyclopoidea не выживают при уровне солености выше 5 г/л, у представителей отр. Calanoida уровень галотолерантности значительно выше. В то же время рассчитанные границы встречаемости и точки экологического оптимума по каждому показателю не являются абсолютными, поскольку не учитывают все многообразие факторов, обеспечивающих развитие или угнетение того или иного вида.

## Список литературы

- Балушкина, Е.В., Голубков, С.М., Голубков, М.С., Литвинчук, Л.Ф., Шадрин, Н.В., 2009. Влияние абиотических и биотических факторов на структурно–функциональную организацию экосистем соленых озер Крыма. *Журнал общей биологии* 70 (6), 504–514.
- Вандыш, О.И., 2002. Влияние закисления на зоопланктонные сообщества малых озер горной тундры (на примере Евро-Арктического региона). *Водные ресурсы* 29 (5), 602–609.
- Веснина, Л.В., 2003. Структура и функционирование зоопланктонных сообществ озерных экосистем юга Западной Сибири. *Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук*. Барнаул, Россия, 308 с.
- Ермолаева, Н.И., 2021. Факторы пространственно-временной организации сообществ зоопланктона озер юга Западной Сибири. *Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук*. Новосибирск, Россия, 462 с.
- Ермолаева, Н.И., Зарубина, Е.Ю., Баженова, О.П., Двуреченская, С.Я., Михайлов, В.В., 2019. Влияние абиотических и трофических факторов на суточную горизонтальную миграцию зоопланктона в литоральной зоне Новосибирского водохранилища. *Биология внутренних вод* 4 (1), 50–59. <http://www.doi.org/10.1134/S0320965219040053>
- Задереев, Е.С., Дроботов, А.В., Толмеев, А.П., Анищенко, О.В., Ёлгина, О.Е., Колмакова, А.А., 2021. Влияние солености и биогенной нагрузки на экосистемы ряда озер юга Сибири. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология* 14 (2), 133–153. <http://www.doi.org/10.17516/1997-1389-0343>
- Западная Сибирь, 1963. Рихтер, Г.Д. (ред.). Издательство АН СССР, Москва, СССР, 488 с.
- Зданович, В.В., Криксунов, Е.А., 2004. Гидробиология и общая экология: словарь терминов. Дрофа, Москва, Россия, 192 с.
- Кауфман, Б.З., 1987. Преферентное поведение некоторых гидробионтов при изменении среды обитания. *Гидробиологический журнал* 23 (6), 66–70.
- Козлов, О.В., Аршевский, С.В., Аршевская, О.В., Павленко, А.В., 2018. Гипергалинный лимнопланктон юго-запада Западно-Сибирской равнины. *Материалы III Международной конференции «Актуальные проблемы планктонологии»*. Калининград, Россия, 104–107.
- Лазарева, В.И., 1994. Трансформация сообществ зоопланктона малых озер при закислении. В: Комов, В.Т. (ред.), *Структура и функционирование экосистем ацидных озер*. Наука, Санкт-Петербург, Россия, 150–169.

- Лазарева, В.И., 1996. Зоопланктон малых озер Южной Карелии при различном уровне pH и гумификации. *Экология* 27 (1), 33–39.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем, 1992. Абакумов, В.А. (ред.). Гидрометеиздат, Санкт-Петербург, Россия, 319 с.
- Свирская, Н.Л., 1991. Модификации зоопланктонных сообществ в условиях антропогенного закисления. *Труды Международного симпозиума «Экологические модификации и критерии экологического нормирования»*. Гидрометеиздат, Ленинград, СССР, 137–143.
- Хлебович, В.В., 1971. Особенности состава водной фауны в зависимости от солености среды. *Журнал общей биологии* 23 (2), 90–97.
- Хлебович, В.В., 1974. Критическая соленость биологических процессов. Наука, Ленинград, СССР, 236 с.
- Brett, M.T., 1989. Zooplankton communities and acidification process (a review). *Water, Air, & Soil Pollution* 44, 387–414. <http://www.doi.org/10.1007/BF00279267>
- Confer, J.L., Kaaret, T., Likens, G.E., 1983. Zooplankton diversity and biomass in recently acidified lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 21, 36–42.
- Fryer, G., 1980. Acidity and species diversity in freshwater crustacean faunas. *Freshwater Biology* 10 (1), 41–45. <http://www.doi.org/10.1111/j.1365-2427.1980.tb01178.x>
- Hammer, U.T., 1986. Saline lake ecosystems of the world. Springer Dordrecht, Boston, USA, 616 p.
- Havens, K.E., Hanazato, T., 1993. Zooplankton community responses to chemical stressors: a comparison of results from acidification and pesticide contamination research. *Environmental Pollution* 82, 277–288. [http://www.doi.org/10.1016/0269-7491\(93\)90130-G](http://www.doi.org/10.1016/0269-7491(93)90130-G)
- Lin, Q., Xu, L., Hou, J., Liu, Z., Jeppesen, E., Han, B.P., 2017. Responses of trophic structure and zooplankton community to salinity and temperature in Tibetan lakes: implication for the effect of climate warming. *Water Research* 124, 618–629. <http://www.doi.org/10.1016/j.watres.2017.07.078>
- Marmorek, D.R., Korman, J., 1993. The use of zooplankton in a biomonitoring program to detect lake acidification and recovery. *Water, Air, & Soil Pollution* 69 (3–4), 223–241. <http://www.doi.org/10.1007/BF00478160>
- Shelford, V.E., 1913. Animal communities in temperate America, as illustrated in the Chicago Region; a study in animal ecology. *The Geographic Society of Chicago. Bulletin* 5, 1–362.
- Sterner, R.W., Elser, J.J., Vitousek, P., 2002. Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere. Princeton university, Princeton, UK, 440 p.
- terBraak, C.J.F., 1985. Correspondence analysis of incidence and abundance data: properties in terms of a unimodal response model. *Biometrics* 41, 859–873. <http://www.doi.org/10.2307/2530959>
- Uimonen-Simola, P., Tolonen, K., 1987. Effects of recent acidification on Cladocera in small clear-water lakes studied by means of sedimentary remains. *Hydrobiologia* 145, 343–351.

## References

- Balushkina, E.V., Golubkov, S.M., Golubkov, M.S., Litvinchuk, L.F., Shadrin, N.V., 2009. Vliyanie abioticheskikh i bioticheskikh faktorov na strukturno-funkcional'nuyu organizatsiyu ekosistem solnykh ozyur Kryma [Influence of abiotic and biotic factors on the structural and functional

- organization of ecosystems of salt lakes of the Crimea]. *Zhurnal obshchej biologii [Biology Bulletin Reviews]* **70** (6), 504–514. (In Russian).
- Brett, M.T., 1989. Zooplankton communities and acidification process (a review). *Water, Air, & Soil Pollution* **44**, 387–414. <http://www.doi.org/10.1007/BF00279267>
- Confer, J.L., Kaaret, T., Likens, G.E., 1983. Zooplankton diversity and biomass in recently acidified lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **21**, 36–42.
- Ermolaeva, N.I., 2021. Faktory prostranstvenno-vremennoy organizatsii soobshchestv zooplanktona ozyor yuga Zapadnoy Sibiri [Factors of spatiotemporal organization of zooplankton communities in lakes in the south of Western Siberia]. *Doctor of Science in Biology thesis*. Novosibirsk, Russia, 462 p. (In Russian).
- Ermolaeva, N.I., Zarubina, E.Yu., Bazhenova, O.P., Dvurechenskaya, S.Yu., Mikhailov, V.V., 2019. Influence of abiotic and trophic factors on the daily horizontal migration of zooplankton in the littoral zone of the Novosibirsk reservoir. *Inland Water Biology* **4** (1), 418–427. <http://www.doi.org/10.1134/S1995082919030052>
- Fryer, G., 1980. Acidity and species diversity in freshwater crustacean faunas. *Freshwater Biology* **10** (1), 41–45. <http://www.doi.org/10.1111/j.1365-2427.1980.tb01178.x>
- Hammer, U.T., 1986. Saline lake ecosystems of the world. Springer Dordrecht, Boston, USA, 616 p.
- Havens, K.E., Hanazato, T., 1993. Zooplankton community responses to chemical stressors: a comparison of results from acidification and pesticide contamination research. *Environmental Pollution* **82**, 277–288. [http://www.doi.org/10.1016/0269-7491\(93\)90130-G](http://www.doi.org/10.1016/0269-7491(93)90130-G)
- Kaufman, B.Z., 1987. Preferentnoe povedenie nekotorykh gidrobiontov pri izmenenii sredy obitaniya [Preferential behavior of some aquatic organisms under changing habitats]. *Gidrobiologicheskij zhurnal [Hydrobiological Journal]* **23** (6), 66–70. (In Russian).
- Khlebovich, V.V., 1971. Osobennosti sostava vodnoy fauny v zavisimosti ot solenosti sredy [Features of the aquatic fauna composition depending on salinity in the environment]. *Zhurnal obshchej biologii [Biology Bulletin Reviews]* **23** (2), 90–97. (In Russian).
- Khlebovich, V.V., 1974. Kriticheskaya solenost' biologicheskikh protsessov [Critical salinity of biological processes]. Nauka, Leningrad, USSR, 236 p. (In Russian).
- Kozlov, O.V., Arshevsky, S.V., Arshevskaya, O.V., Pavlenko, A.V., 2018. Gipergalinnyi limnoplankton yugo-zapada Zapadno-Sibirskoy ravniny [Hyperhaline limnoplankton of the southwest of the West Siberian Plain]. *Materialy III Mezhdunarodnoy konferentsii "Aktual'nye problemy planktonologii" [Proceedings of the III International Conference "Actual problems of planktonology"]*. Kaliningrad, Russia, 104–107. (In Russian).
- Lazareva, V.I., 1994. Transformatsiya soobshchestv zooplanktona mal'nykh ozyor pri zakislenii [Transformation of zooplankton communities in small lakes during acidification]. In: Komov, V.T. (ed.), *Struktura i funktsionirovanie ekosistem acidnykh ozer [Structure and functioning of ecosystems of acid lakes]*. Nauka, St. Petersburg, Russia, 150–169. (In Russian).
- Lazareva, V.I., 1996. Zooplankton in small lakes of southern Karelia at different levels of pH and humification. *Russian Journal of Ecology* **27** (1), 30–36.
- Lin, Q., Xu, L., Hou, J., Liu, Z., Jeppesen, E., Han, B.P., 2017. Responses of trophic structure and zooplankton community to salinity and temperature in Tibetan lakes: implication for the effect of climate warming. *Water Research* **124**, 618–629. <http://www.doi.org/10.1016/j.watres.2017.07.078>

- Marmorek, D.R., Korman, J., 1993. The use of zooplankton in a biomonitoring program to detect lake acidification and recovery. *Water, Air, & Soil Pollution* **69** (3–4), 223–241. <http://www.doi.org/10.1007/BF00478160>
- Rukovodstvo po gidrobiologicheskomu monitoringu presnovodnykh ekosistem [Guidelines for hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems], 1992. Abakumov, V.A. (ed.). Gidrometeoizdat, St. Petersburg, Russia, 319 p. (In Russian).
- Shelford, V.E., 1913. Animal communities in temperate America, as illustrated in the Chicago Region; a study in animal ecology. *The Geographic Society of Chicago. Bulletin* **5**, 1–362.
- Sterner, R.W., Elser, J.J., Vitousek, P., 2002. Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere. Princeton university, Princeton, UK, 440 p.
- Svirskaya, N.L., 1991. Modifikatsii zooplanktonnykh soobshchestv v usloviyakh antropogennogo zakisleniya [Modifications of zooplankton communities under conditions of anthropogenic acidification]. *Trudy Mezhdunarodnogo simpoziuma "Ekologicheskie modifikatsii i kriterii ekologicheskogo normirovaniya" [Proceedings of the International Symposium "Environmental Modifications and Criteria for Ecological Regulation"]*. Gidrometeoizdat, Leningrad, Russia, 137–143. (In Russian).
- terBraak, C.J.F., 1985. Correspondence analysis of incidence and abundance data: properties in terms of a unimodal response model. *Biometrics* **41**, 859–873. <http://www.doi.org/10.2307/2530959>
- Uimonen-Simola, P., Tolonen, K., 1987. Effects of recent acidification on Cladocera in small clear-water lakes studied by means of sedimentary remains. *Hydrobiologia* **145**, 343–351.
- Vandysh, O.I., 2002. Vliyanie zakisleniya na zooplanktonnye soobshchestva malyykh ozyor gornoi tundry (na primere Evro-Arkticheskogo regiona) [Acidification effect on the zooplankton communities of small lakes in the mountain tundra (by the example of the Euro-Arctic region)]. *Vodnye resursy [Water Resources]* **29** (5), 602–609. (In Russian).
- Vesnina, L.V., 2003. Struktura i funktsionirovanie zooplanktonnykh soobshchestv ozernykh ekosistem yuga Zapadnoy Sibiri [Structure and functioning of zooplankton communities in lake ecosystems in the south of Western Siberia]. *Doctor of Science in Biology thesis*. Barnaul, Russia, 308 p. (In Russian).
- Zadereev, E.S., Drobotov, A.V., Tolomeev, A.P., Anishchenko, O.V., Yolgina, O.E., Kolmakova, A.A., 2021. The effect of salinity and nutrient load on the ecosystems of selected lakes in the south of Siberia. *Journal of Siberian Federal University. Biology* **14** (2), 133–153. <http://www.doi.org/10.17516/1997-1389-0343>
- Zapadnaya Sibir [Western Siberia], 1963. Richter, G.D. (ed.). Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR, Moscow, USSR, 488 p. (In Russian).
- Zdanovich, V.V., Kriksunov, E.A., 2004. Gidrobiologiya i obshchaya ekologiya: slovar' terminov [Hydrobiology and general ecology: glossary]. Drofa, Moscow, Russia, 192 p. (In Russian).