

Структура гидробиоценозов минеральных и термальных источников Байкальского региона: обзор

В. В. ТАХТЕЕВ¹, И. О. ЕРОПОВА^{1,2}, И. Н. ЕГОРОВА³, Г. И. КОБАНОВА¹, Д. А. КРИВЕНКО^{3,6},
А. В. ЛИШТВА¹, Г. Д. ИЛЬИН^{1,2}, Г. И. ПОМАЗКОВА¹, Г. Л. ОКУНЕВА¹, Т. Я. СИТНИКОВА⁴,
Т. Е. ПЕРЕТОЛЧИНА⁴, Е. Р. ХАДЕЕВА⁵, О. Г. ЛОПАТОВСКАЯ¹

¹ Иркутский государственный университет
664003, Иркутск, ул. Карла Маркса, 1
E-mail: Amphipoda@yandex.ru

² Байкальский музей Иркутского научного центра СО РАН
664520, пос. Листвянка Иркутской обл., ул. Академическая, 1

³ Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132

⁴ Лимнологический институт СО РАН
664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3

⁵ Институт географии им. В. Б. Сочавы СО РАН
664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 1

⁶ ФГБУ “Заповедное Прибайкалье”
664050, Иркутск, ул. Байкальская, 291Б

Статья поступила 20.03.2018

После доработки 15.05.2018

Принята к печати 21.05.2018

АННОТАЦИЯ

Обобщены имеющиеся литературные данные и материалы собственных исследований 14 минеральных и 19 термальных источников Байкальского региона, проведенных в 1997–2017 гг. Заложены почвенные профили, отобраны пробы воды, водорослей, лишайников, мхов, сосудистых растений, качественные и количественные пробы зообентоса. Почвы в районе источников короткопрофильные, с химическим составом, соответствующим составу воды, получили название “парапочки”. В минеральных источниках выявлены 257 видов водорослей, из них большая часть (196 видов) – диатомовые. Флора лишайников оказалась неспецифичной. В минеральных источниках обнаружены семь видов, в

окружении термальных источников собрано 100 низших таксонов. В минеральных хлоридно-натриевых источниках по доминирующей в биомассе группе макробес позвоночных выделены шесть типов сообществ зообентоса: гастроподный, турбеллярный, хирономидный, амфиподный, психодидный и эфидридный. В термальных источниках выявлены четыре типа сообществ зообентоса: гастроподные (с подразделением на моно-, би- и тридоминантные), одонатоидные, амфиподные и хирономидные. Для термальных источников большей частью свойственны высокие уровни биомассы, соответствующие эвтрофным и гипертрофным озерам. Подтверждается видовой статус эндемичного для высокотермальных источников моллюска *Lymnaea thermobaicalica*.

Ключевые слова: Прибайкалье, минеральные источники, горячие источники, почвы, водоросли, лишайники, сообщества зообентоса.

В декабре 1996 г. Комитет по Всемирному наследию ЮНЕСКО признал оз. Байкал объектом Всемирного природного наследия. Помимо самого озера, глубочайшего и самого древнего на планете, в его окружении существует большое количество не менее уникальных природных объектов. Это обусловлено сложным геологическим строением, горным характером рельефа местности и соответствующим ему большим ландшафтным разнообразием. В частности, Байкальский регион крайне богат рефугиальными экосистемами, наземными и водными [Плещанов, Тахтеев, 2008], вследствие повторения в ландшафтах высотной поясности картины широтной зональности.

Рефугиумы – это экстразональные убежища реликтовых видов флоры и фауны (т. е. находящиеся вне широтной природно-климатической зоны). Они включают не только виды, но также биологические сообщества, не свойственные данной широте и природно-климатической зоне.

Несомненно, рефугиальными микроэкосистемами являются минеральные и термальные (горячие) источники, которых немало в Байкальском регионе. Часть минеральных источников малой минерализации связана с карбонатными горными породами. Однако большая часть минеральных вод Прибайкалья возникает при растворении глубинных пластов каменной соли кембрийского возраста [Ломоносов и др., 1977]. Излияния термальных вод приурочены обычно к линиям пересечения геологических разломов, и сами воды имеют глубинное происхождение [Ламакин, 1968; Ломоносов и др., 1977; Намсараев и др., 2011].

В течение XX в. эти минеральные источники Прибайкалья достаточно подробно исследовались гидрогеологами и гидрохимикиами,

по составу и происхождению их вод имеется немало публикаций. Так, группой Б. Б. Намсараева и его учеников из Института общей и экспериментальной биологии СО РАН (г. Улан-Удэ) детально изучалась структура прокариотного населения, в том числе бактериально-водорослевых матов, формирующихся в зоне высоких температур [Намсараев и др., 2011; Калашников и др., 2014; Будагаева и др., 2015; Раднагуруева и др., 2016; и др.]. Н. Н. Хмелева и А. П. Остапеня [1987] отмечали высокий уровень первичной продукции в геотермальных источниках и большое количество кислорода, производимого компонентами бактериально-водорослевых матов – от 5 до 20 г/м² в сутки. Выявлена оптимальная для фотосинтеза температура – 37,5 °С.

Однако по видовому составу фауны, высших растений и эукариотных водорослей количество работ очень невелико. Так, описан состав водорослей Котельниковского источника [Киселев, 1937], наличие в нем своеобразных брюхоногих моллюсков [Резвой, 1937; Жадин, 1950], присутствие эндемичного водного клеша *Thermacarus thermobius* Sokolov в источнике Хакусы [Schwoerbel, 1987], а также изучен видовой состав полужесткокрылых нескольких гидротерм Бурятии [Хмелева, Мороз, 1988], в нескольких горячих ключах выявлен реликтовый вид стрекоз [Бельшев, 1956].

Впервые описание экстразональной флоры и фауны рефугиальных систем, в том числе геотермальных, приведено в коллекти孚ной монографии А. С. Плещанова с соавт. [Плещанов и др., 1990]. Исследованы отдельные реликтовые и эндемичные элементы фауны, например, южнопалеарктическая стрекоза *Orthetrum albistylum* Selis [Бельшев, 1956, 1960а, 1960б; Тахтеев, Рожкова, 2013; Борисов, 2014, 2016], брюхоногие моллюски

Lymnaea thermobaicalica Kruglov et Starobogatov и *L. hakusyensis* Kruglov et Starobogatov [Круглов, Старобогатов, 1989; Круглов, 2005; Ситникова, Тахтеев, 2006; Тахтеев и др., 2009; Ситникова, Тахтеев, 2013]. Об их таксономическом статусе речь пойдет ниже. Такие термофильные элементы названы “ключевыми реликтами”, по аналогии с ключевыми ископаемыми в палеонтологии [Плешанов, Тахтеев, 2008]. Они являются маркерами природно-климатической обстановки прошлых эпох. Но до начала работ авторов статьи данные о сообществах водных животных отсутствовали.

Детальные сведения об этих памятниках природы, в том числе биологические, крайне важны для разработки мер охраны и рационального (неразрушительного) использования этих объектов, многие из которых пользуются большой популярностью у отдыхающих.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В период с 1997 по 2017 г. проведены семь специальных экспедиций по минеральным и термальным источникам северной части Прибайкалья, а также ряд попутных сборов в ходе экспедиций по оз. Байкал. Комплексными обследованиями охвачены 14 естественных выходов минеральных и 19 – термальных вод (рис. 1). На каждом источнике проводили его общее описание, фиксировали координаты, в месте излияния отбирали пробы воды для гидрохимического анализа. Там, где было возможно, закладывали почвенные разрезы по стандартной методике. Описание почв осуществляли с верхнего горизонта до почвообразующей породы или до горизонта появления грунтовых вод. Химические анализы воды выполняли согласно руководству А. А. Резникова и др. [1970], анализы почв – по Л. А. Воробьевой [2006]. Температуру, общую минерализацию, pH и ионно-солевой состав воды выражали в виде формулы М. Г. Курлова [1928]. Также проводили отбор проб водорослей в водной среде (в горячих источниках – в разных температурных зонах) и с поверхности прилегающей к воде почвы, образцов мхов, лишайников (водных и околоводных – в самих источниках, наземных – с различных субстратов в зоне отепляющего влияния термальных источников);

в ранневесенний период (март) гербариизировали вегетирующие высшие растения. Водоросли частично доставляли в живом виде для лабораторного культивирования, их определение производили при микроскопировании по ряду отечественных и зарубежных определителей, таксономических сводок и обзорных статей. Таксономия на уровне отделов приведена согласно работам Н. П. Масюк и И. Костикова [2002], П. М. Царенко [2005].

Количественные пробы зообентоса отбирали с помощью круглых бентометров площадью 0,017 и 0,026 м², качественные – гидробиологическим сачком. Тип сообщества макрообентоса определяли по доминирующей в биомассе таксономической группе [Тахтеев, 2018].

Часть материалов по биологии минеральных и термальных источников ранее опубликована в развернутом виде [Тахтеев и др., 2000, 2005, 2006, 2010а, б, 2017; Еропова и др., 2016; Егорова и др., 2017] и здесь приводится их обобщение в форме обзора, с частичными дополнениями.

МИНЕРАЛЬНЫЕ ИСТОЧНИКИ

Значительная часть хлоридно-натриевых минеральных источников в Байкальском регионе приурочена к Предбайкальскому предгорному прогибу, включающему бассейны верхней Лены, рек Тутура, Киренга, Улькан [Ломоносов и др., 1977], который является компенсационным по отношению к Байкальской горной области (рифтовой зоне), и начал формироваться с позднего мезозоя [Замараев и др., 1976].

В связи с нередко встречающимся неправильным пониманием необходимо уточнить, что минеральными считаются воды с содержанием солей не менее 1 г/л. При этом они делятся на слабо минерализованные (1–5 г/л), средней минерализации (5–10 г/л), сильно минерализованные (10–35 г/л) и рассолы (>35 г/л) [Куликов и др., 1991]. В Прибайкалье имеются источники всех этих групп. По преобладающему аниону в регионе распространены воды гидрокарбонатные, сульфатные и хлоридные. Преобладают хлоридно-натриевые воды океанического состава, изливающиеся из глубоких горизонтов, растворяющие залегающие там пласты кембрийской

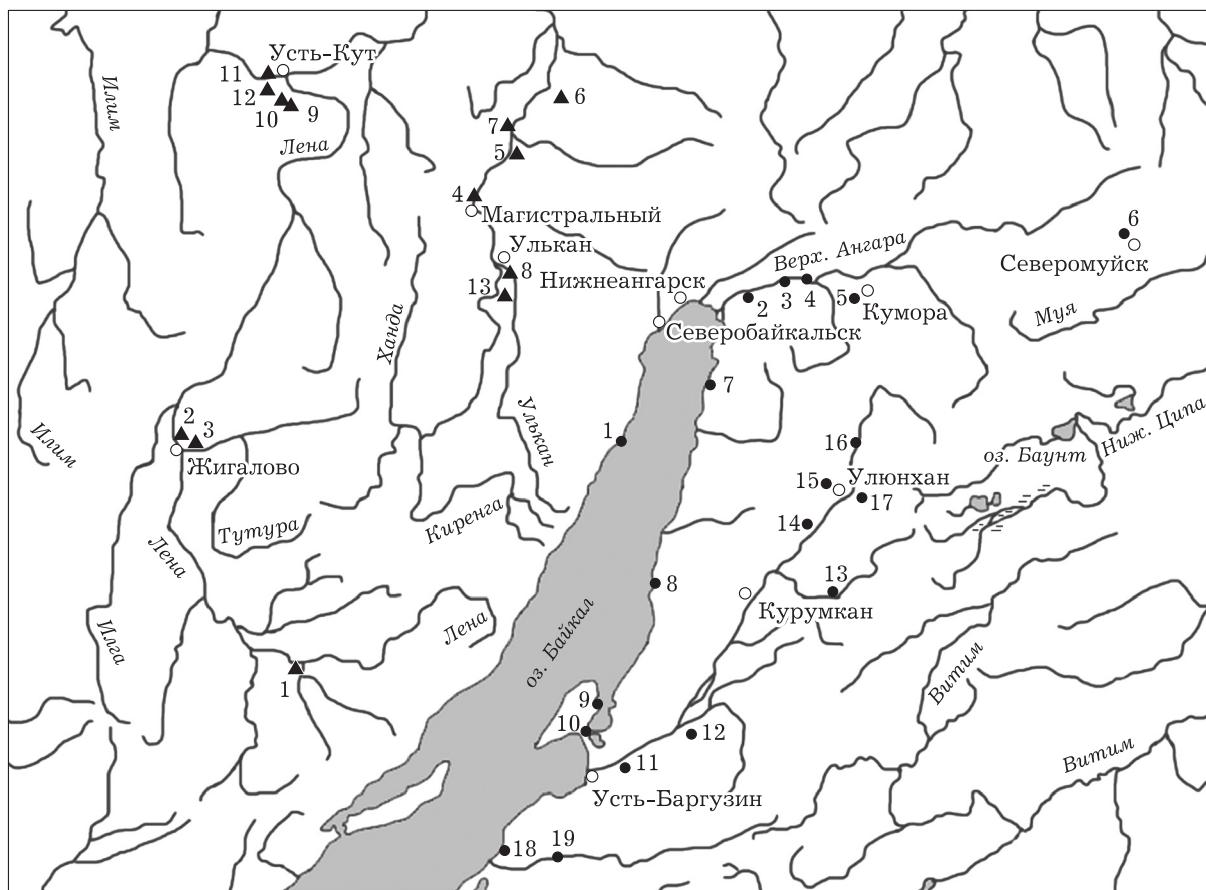


Рис. 1. Карта-схема расположения исследованных источников. Треугольники – минеральные источники: 1 – Тарельский ($53^{\circ}49'28,9''$ с. ш., $106^{\circ}26'13,4''$ в. д.), 2 – Тутурский-1 (мелкое озерцо, $54^{\circ}48'09,6''$ с. ш., $105^{\circ}14'01,3''$ в. д.), 3 – Тутурский-2 (основной грифон, $54^{\circ}48'03,5''$ с. ш., $105^{\circ}14'53,8''$ в. д.), 4 – Ключевской ($56^{\circ}12'08''$ с. ш., $107^{\circ}30'11''$ в. д.), 5 – Карнауховский (Студеный, $56^{\circ}28'27,2''$ с. ш., $107^{\circ}51'13,4''$ в. д.), 6 – Солянский ($56^{\circ}52'06,6''$ с. ш., $108^{\circ}18'23,8''$ в. д.), 7 – Ермаковский ($56^{\circ}37'51,8''$ с. ш., $107^{\circ}46'58,6''$ в. д.), 8 – Ульканский ($55^{\circ}52'15,6''$ с. ш., $107^{\circ}55'00,7''$ в. д.), 9 – Турукский основной (на берегу р. Лены, $56^{\circ}40'48,9''$ с. ш., $105^{\circ}44'00,2''$ в. д.), 10 – Турукский малый (на берегу р. Турука, $56^{\circ}40'02,3''$ с. ш., $105^{\circ}43'58,4''$ в. д.), 11 – Усть-Кутский-1 (скважина, левый берег р. Кута, $56^{\circ}47'50,0''$ с. ш., $105^{\circ}37'24,4''$ в. д.), 12 – Усть-Кутский-2 (озеро, правый берег р. Кута, $56^{\circ}47'17,2''$ с. ш., $105^{\circ}37'11,0''$ в. д.), 13 – Мунокский нефтесодержащий (минеральная вода "Талая", $55^{\circ}42'44,1''$ с. ш., $107^{\circ}49'01,9''$ в. д.). Не показан источник Олхинский (юго-западнее г. Иркутск, $52^{\circ}09'30,3''$ с. ш., $104^{\circ}06'16,0''$ в. д.). Кружки – термальные источники: 1 – Котельниковский ($55^{\circ}04'$ с. ш., $109^{\circ}06'$ в. д., протяженное термальное поле), 2 – Верхняя Займка ($55^{\circ}50'18,6''$ с. ш., $110^{\circ}09'29,8''$ в. д.), 3 – Дзелинда ($55^{\circ}57'57,2''$ с. ш., $110^{\circ}31'21,5''$ в. д.), 4 – Киронский ($55^{\circ}57'17,5''$ с. ш., $110^{\circ}42'19,6''$ в. д.), 5 – Ирканинский ($55^{\circ}50'32,5''$ с. ш., $111^{\circ}10'37,2''$ в. д.), 6 – Окусианский ($56^{\circ}11'30,8''$ с. ш., $113^{\circ}33'02,2''$ в. д.), 7 – Хакусский ($55^{\circ}21'34,4''$ с. ш., $109^{\circ}49'42,3''$ в. д.), 8 – Давшинский ($54^{\circ}21'22,8''$ с. ш., $109^{\circ}29'59,4''$ в. д.), 9 – Змеиный ($53^{\circ}45'58,5''$ с. ш., $109^{\circ}01'38,2''$ в. д.), 10 – Кулиное болото ($53^{\circ}37'06''$ с. ш., $108^{\circ}57'51''$ в. д.), 11 – Гусихинский ($53^{\circ}24'52''$ с. ш., $109^{\circ}21'24''$ в. д.), 12 – Алгинский ($53^{\circ}36'50,4''$ с. ш., $109^{\circ}57'56,2''$ в. д.), 13 – Гаргинский ($54^{\circ}19'12,4''$ с. ш., $110^{\circ}59'37,8''$ в. д.), 14 – Аллинский ($54^{\circ}42'00,9''$ с. ш., $110^{\circ}42'10,7''$ в. д.), 15 – Кучигерский ($54^{\circ}52'54,5''$ с. ш., $111^{\circ}00'27,8''$ в. д.), 16 – Умхейский ($54^{\circ}59'15,6''$ с. ш., $111^{\circ}07'07,5''$ в. д.), 17 – Сеюйский ($54^{\circ}50'08,9''$ с. ш., $111^{\circ}18'05,8''$ в. д.), 18 – Горячинский ($52^{\circ}59'15,2''$ с. ш., $108^{\circ}18'27,6''$ в. д.), 19 – Золотой Ключ (Туркинский, $53^{\circ}00'07,8''$ с. ш., $108^{\circ}43'47,9''$ в. д.)

каменной соли. Гидрогеологически они делятся на два типа: усольский и усть-кутский.

Усольский тип минеральных вод представляет собой хлоридно-натриевые соленые воды и слабые рассолы (3–80 г/л; разбав-

ленные – не ниже 1 г/л), часто с содержанием сероводорода и брома. Содержание Na^+ и Cl^- обычно не менее 80 %-экв., содержание Ca^{2+} не более 25 % [Ломоносов и др., 1977]. Источники этого типа: Тарельский*,



Рис. 2. Ульканский минеральный источник недалеко от устья р. Улькан. Многочисленные мелководные геокрены сливаются в широкую протоку с соленой водой глубиной не менее 50 см. Фото М. С. Коновалова

Тутурский, Ключевской, Ульканский, Ермаковский, Солянский, Карнауховский*.

Усть-Кутский тип минеральных вод – это хлоридно-натриевые воды и рассолы (до 157 г/л), их состав – как у усольских вод, но с повышенным содержанием радона [Ломоносов и др., 1977]. К ним относятся источники Усть-Кутский (озеро и скважина) и Турукский.

Облик минеральных источников крайне разнообразен: типичные реокрены, с довольно большой скоростью изливающиеся из склона горы (Ключевская группа источников); лимнокрены – от небольшого озерца примерно метр в ширину до крупного глубоководного озера глубиной до 10 м (Ермаковский источник); геокрены – с высачиванием минеральной воды через почву, в дальнейшем она может сливаться в крупную соленую протоку (рис. 2).

Формирование почвенного покрова возле минеральных источников имеет свои особенности. Почвы находятся под влиянием периодического или постоянного поступления вод различного состава, минерализации и тем-

пературы. Поскольку процесс обводнения не всегда постоянен, то успевает сформироваться органогенный горизонт, или привносится легкий песчаный материал. В таком случае в почвенном профиле отмечается слоистость. В настоящее время нет специальной классификации почв около минеральных источников, поэтому они получили название “парапочвы” (примитивные почвы). По происхождению данные почвы являются синлитогенными, имеют короткий профиль; согласно используемой в России “Классификации...” [2004], относятся к отделам аллювиальные почвы, стратоземы и слаборазвитые. Они, как правило, щебнистые, засоленные и гумусированные. Химический состав воды источника и почвы в большинстве случаев одинаков: наиболее распространены сульфатно-хлоридный натриевый или сульфатно-хлоридный кальциево-натриевый типы засоления; содержание солей варьирует от 0,5 до 4,0 %. Реакция почвенной суспензии от слабокислой до щелочной (рН 6,1–9,2).

В минеральных хлоридно-натриевых источниках по доминирующей группе макробеспозвоночных выделяются шесть типов сообществ зообентоса [Тахтеев и др., 2017] (табл. 1):

* Слабоминерализованные источники, явно разбавленные поверхностными водами, с минерализацией 1,1–1,4 г/л.

Таблица 1

Доминирующие группы макрообентоса в минеральных источниках и их зависимость от степени минерализации воды (по: [Тахтеев и др., 2017])

Источник	Минерализация в месте отбора, г/л	Доминирующая группа	Доля группы, %	
			по численности	по биомассе
Тарельский	1,1	Gastropoda	28,6	69,2
Карнауховский	1,4	Planariidae	36,0	40,3
Тутурский-1	1,8	Chironomidae	68,6	24,7
Тутурский-2	3,7	То же	25,0	54,5
Ермаковский (в ручье)	2,5–2,7	»	82,2	68,5
Солянский (устье)	2,4	Amphipoda	67,7	69,7
Солянский (исток)	5,1	То же	78,4	98,0
Ключевской	8,2–10,5	»	36,4–66,7	76,7–85,7
Ульканский	8,7	»	83,3–100,0	98,3–100,0
Турукский основной	22,8–27,9	Chironomidae	95,5–100,0	97,5–100,0
Турукский малый	2,65	Psychodidae	34,9	39,3
Усть-Кутский (озеро)	123,0	Ephydriidae	96,7	97,8

1. Гастроподный – только при минерализации 1,1 г/л.

2. Турбеллярный – при минерализации 1,4 (до 2?) г/л.

3. Хирономидный – при разных уровнях минерализации, от 1,8 до 27,9 г/л. Хирономидные сообщества свойственны также многим пресным родникам в Байкальском и других регионах.

4. Амфиподный – на основе широко распространенного вида *Gammarus lacustris* Sars, при солености 5–10,5 г/л. Этот вид часто называют пресноводным, но на самом деле он эвригалинный, может обитать в водоемах с соленостью 20 г/л и выше, но его популяции вырождаются в типично пресных водах с минерализацией менее 0,3 г/л [Новоселов, 1999].

5. Психодидный или бабочницевый – в малых родниках с небольшой минерализацией (2,65 г/л).

6. Береговушковый, или эфидридный (доминанты – мухи сем. Ephydriidae) – в рассолах крепостью (ориентировочно) более 50 г/л. В гипергалинном озере, питаемом источником Усть-Кутский, в зообентосе Ephydriidae по биомассе имеют долю 97,8 % (см. табл. 1).

Из галофильных элементов фауны, выявленных в минеральных источниках, можно назвать остракод *Eucypris inflata* (Sars), *Cyprinotus salinus* (Brady), гарпактициду *Cleotocampitus retrogressus* Schmank. Последний вид может обитать в очень крепких рассолах; так, он является массовым видом в гипергалин-

ных озерах Крыма с минерализацией до 360 г/л [Anufriieva, 2015].

Крайне интересно нахождение в трех минеральных источниках – Ключевском, Тутурском основном и Непском (Катангский р-н Иркутской обл., за пределами Прибайкалья) типично морских организмов – фораминифер *Trochammina bami* Okuneva et Tachteew [Окунева, Тахтеев, 2007; Тахтеев и др., 2017]. В разливах воды Ключевского источника это наиболее многочисленная группа макрофауны (253 765 экз./м²); в Тутурском источнике их значительно меньше (6353 экз./м²). Учитывая громадное расстояние до океана, приходится предполагать пути их проникновения на континент. Занос птицами на такое расстояние крайне маловероятен. Возможно, в одно из последних межледниковых, при повышении уровня океана, произошла кратковременная трансгрессия морских вод с севера, достигшая Предбайкальской впадины.

Уровень биомассы зообентоса минеральных источников сильно различается – до 74 раз (табл. 2). Можно заметить, что низкий уровень данного показателя характерен для источников малой минерализации. Минимальное количественное обилие макрообентоса выявлено в нефтесодержащем источнике Мунокский (Талая) на берегу р. Киренга (биомасса 0,28 г/м²; см. табл. 2). В более соленных источниках уровень биомассы соответствует олиготрофным и мезотрофным озерам. Ее высокий уровень, соответствующий β-эв-

Таблица 2

Физико-химические свойства воды, показатели общей биомассы макрообентоса в некоторых минеральных источниках и оценка уровня их трофности

Источник	Ионный состав и физические свойства воды (формула Курлова)	Общая биомасса макрообентоса, г/м ²	Диапазоны шкалы трофности водоемов умеренной зоны по С. П. Китаеву [2007] (биомасса, г/м ²)	Уровень трофности источника
Тутурский-1	M 1,79 $\frac{\text{Cl} 88 \text{ HCO}_3 8}{\text{Na} 69 \text{ Mg} 16 \text{ Ca} 15}$ T 21° pH 7,5	4,77	2,5–5,0	α-мезотрофный
Тутурский-2 (основной)	M 3,66 $\frac{\text{Cl} 92 \text{ HCO}_3 5 \text{ SO}_4 3}{\text{Na} 69 \text{ Mg} 19 \text{ Ca} 12}$ T 5,5° pH 7,4	0,52	< 1,25	α-олиготрофный
Ключевской	M 8,98 $\frac{\text{Cl} 97 \text{ HCO}_3 2 \text{ SO}_4 1}{\text{Na} 78 \text{ Ca} 13 \text{ Mg} 9}$ T 6,5° pH 7,2	2,15	1,25–2,5	β-олиготрофный
Карнауховский	M 1,40 $\frac{\text{Cl} 90 \text{ HCO}_3 8 \text{ SO}_4 2}{\text{Na} 74 \text{ Mg} 18 \text{ Ca} 8}$ T 3° pH 7,4	4,53	2,5–5,0	α-мезотрофный
Мунокский (Талая)	M 0,68 $\frac{\text{Cl} 59 \text{ HCO}_3 31 \text{ SO}_4 10}{\text{Na} 51 \text{ Ca} 27 \text{ Mg} 22}$ T 4° pH 7,2	0,28	< 1,25	α-олиготрофный
Солянский (исток)	M 5,06 $\frac{\text{Cl} 97 \text{ SO}_4 2 \text{ HCO}_3 1}{\text{Na} 90 \text{ Ca} 6 \text{ Mg} 4}$ T 7,5° pH 7,3	38,35	20,0–40,0	β-эвтрофный
Солянский (устье)	M 2,41 $\frac{\text{Cl} 94 \text{ HCO}_3 3 \text{ SO}_4 3}{\text{Na} 85 \text{ Ca} 8 \text{ Mg} 7}$ T 8° pH 7,4	24,29	20,0–40,0	To же
Ермаковский (исток ручья из озера)	M 2,51 $\frac{\text{Cl} 89 \text{ HCO}_3 7 \text{ SO}_4 4}{\text{Na} 74 \text{ Ca} 15 \text{ Mg} 11}$ T 5° pH 7,8	18,35	10,0–20,0	α-эвтрофный
Ульканский	M 8,74 $\frac{\text{Cl} 98 \text{ SO}_4 1 \text{ HCO}_3 1}{\text{Na} 83 \text{ Ca} 10 \text{ Mg} 7}$ T 22° pH 7,1	10,24–24,00	10,0–20,0; 20,0–40,0	α-эвтрофный – β-эвтрофный
Турунский основной	M 27,93 $\frac{\text{Cl} 99}{\text{Na} 86 \text{ Ca} 9 \text{ Mg} 5}$ T 17° pH 6,4	0,29–2,35	< 1,25;	α-олиготрофный –
Усть-Кутский (озero, у уреза воды)	M 123,0 $\frac{\text{Cl} 99 \text{ SO}_4 1}{\text{Na} 59 \text{ Ca} 28 \text{ Mg} 12}$ T 8,2° pH 5,6	72,00	1,25–2,5	β-олиготрофный
			> 40,0	гипертрофный

Причина e. В формуле Курлова M – общая минерализация, г/л; T – температура, °С в месте излияния источника или отбора пробы; pH – водородный показатель (кислотно-щелочная реакция); в числителе дроби – содержание анионов в %-эквивалентах, в знаменателе – содержание катионов в %-эквивалентах (указываются только те ионы, содержание которых не менее 5 %-экв.).

трофным водоемам, отмечен в источнике Солянский на левом берегу р. Домугда, правого притока р. Киренга – 38 г/м². Источник имеет несколько выходов в виде лимнокренов, чащебразных луж; высокий уровень биомассы в них достигается за счет большого обилия амфипод *Gammarus lacustris*. Вероятно, из окружающего леса в эти лужи поступает много аллохтонного дегрита, служащего пищей гаммарусу. Все выходы сливаются в короткую речку Солянка, впадающую в р. Домугда. В устье р. Солянка уровень биомассы понижается, но все равно соответствует β-эвтрофному водоему – 24 г/м² (см. табл. 2).

При попытке сравнения полученных материалов с таковыми из других регионов оказалось, что по ним публикации практически отсутствуют. Большое количество работ имеется по фауне и сообществам зообентоса пресноводных родников разных регионов мира. При этом, по-видимому, наиболее универсальными являются сообщества на основе доминирования личинок хирономид [Тахтеев, 2018], что наблюдается даже в Новой Зеландии [Barquin, Death, 2011]. Отчасти экологическими аналогами сообществ минеральных источников могут являться сообщества соленых озер. Возможно и другое: поскольку в ряде публикаций отсутствуют данные о степени минерализации исследованных родников, либо (в работах европейских авторов) указана только электропроводность воды в миллисименсах на метр (мС/м), часть источников, подразумеваемых в качестве пресноводных, на деле являются источниками малой минерализации. Однако полевого измерения электропроводности недостаточно для полноценной характеристики водного объекта – она зависит от температуры, и для перерасчета в минерализацию требует введения поправочных коэффициентов.

Можно рассмотреть наличие минеральных излияний в других регионах с залежами пластов каменной соли. В России к таковым относится Пермский край. Однако исследование многочисленных (119) источников Пермского Прикамья показало, что состав их фауны – характерный для пресных вод, с преобладанием сообществ с доминированием личинок Chironomidae; в реокренах к ним добавляются личинки мошек Simuliidae и по-

денок Baetidae [Паньков, Крашенинников, 2012].

Исследование альгофлоры минеральных источников выявило 257 низших таксонов из шести отделов: Cyanoprokaryota (Cyanophyta), Euglenophyta, Bacillariophyta, Xanthophyta, Chlorophyta и Streptophyta. Наиболее богато представлены диатомовые (196 таксонов, или 76 %) [Егорова и др., 2017]. Наиболее богаты видами источники Турукский (102 таксона) и Тарельский (92 таксона), сильно различающиеся по содержанию солей. Наиболее бедным оказалось соленое озеро, образуемое Усть-Кутским источником (12 таксонов). Сравнение альгофлор разных источников по индексу Жаккара обнаружило незначительность сходства между ними (значения варьируют от 1,9 до 16,0 %), при этом не играла роль ни степень минерализации, ни географическая удаленность источников друг от друга [Егорова и др., 2017].

В большинстве источников преобладали индифферентные по отношению к солености виды, в гипергалинном Усть-Кутском источнике – водоросли, характерные для соленых вод, такие как *Halamphora acutiuscula* (Kützing) Levkov, *H. coffeeaeformis* (C. Agardh) Levkov, *Amphora delicatissima* Krasske, *Percursaria percursa* (C. Agardh) Rosenvinge и др.

Особый интерес представляет находка *P. percursa*, типично морского вида зеленых водорослей, в четырех источниках – Усть-Кутском, Ключевском, Тутурском и Непском [Судакова, Егорова, 2009]. В озере Усть-Кутского источника водоросль представлена немногочисленными нитями, однако в ручье, который изливается из озера, формирует обильный войлок, местами совместно с *Mougeotia* sp. Вопрос о способе проникновения этого морского вида в Байкальский регион, как и фораминиферы *T. bami*, остается открытым.

Недавно этот же вид водорослей обнаружен в оз. Горки на юге Западно-Сибирской равнины [Свириденко и др., 2015]. Вода в озере сульфатно-хлоридно-натриевая с минерализацией, близкой к океанической – 31,8 г/л. Авторы относят *P. percursa* к эвригалинным видам. Видимо, так оно и есть, поскольку этот вид в небольшом количестве встречен в термальном источнике Верхняя Заимка при минерализации 0,21 г/л, т. е. практически в пресной воде.

В трех источниках (Тарельском, Тутурском-1 и Усть-Кутском-1) А. В. Лиштва выявил семь видов лишайников из четырех родов, из них пять видов – истинно водные, два способны выдерживать затопление [Егорова и др., 2017]. Среди них, вероятно, два реликтовых для Байкальского региона вида рода *Bagliettoa*. Обнаруженные водные лишайники, по-видимому, также индифферентны по отношению к солености, поскольку все виды встречаются в пресных водоемах и водотоках, в регионе они известны из вод с крайне низкой минерализацией (горные реки и ручьи хр. Хамар-Дабан, оз. Байкал и др.). Тем не менее лишайник *Dermatocarpon arnoldianum* Degel. встречен в истоке ключа Усть-Кутский-1 (вода из скважины) при минерализации выше океанической – 52,9 г/л.

ТЕРМАЛЬНЫЕ ИСТОЧНИКИ

Впервые сведения об одном из горячих источников, Котельниковском на берегу оз. Байкал, привел Д. Г. Мессершмидт, первый учёный – исследователь Сибири, в первой половине XVIII в. В том же веке И. Г. Георги описал еще один источник на берегу озера – Хакусский.

В гидрогеологии принято считать термальными воды, температура которых в течение всего года не опускается ниже 20 °С [Ломоносов и др., 1977]. Источники с температурой выше 42 °С считаются высокотермальными. Несмотря на то, что в обиходе их часто называют минеральными, общая минерализация гидротерм северной части Прибайкалья невелика и чаще всего не превышает 0,5 г/л (редко больше). Они относятся к азотным термам [Ломоносов, Пиннекер, 1980], так как в газовом составе преобладает азот. В ряде источников содержатся в том или ином количестве сероводород, радон и фтор.

В ходе исследования геотермальные рефugiумы посещались неоднократно: в августе 1997 г., марта 1999 г., августе 2004 и 2006 гг., в марте 2016 и 2017 гг. Материалы 1997–2006 гг. детально опубликованы ранее [Тахтеев и др., 2000, 2006, 2009, 2010б], поэтому ниже речь идет в основном о результатах двух последних экспедиций. Март оказался очень удобен для посещения горячих источников Байкальской рифтовой зоны:

крайне резко выражен контраст между термальным полем источника, где уже отмечается вегетация растений, активность насекомых и т. п., и окружающими ландшафтами, покрытыми даже не начавшими таять снегами. Уже нет сильных морозов, день достаточно длинный, отсутствует домогающий гнус, грунтовые дороги со снежным накатом гораздо более удобные, чем летом.

В среднем наступление фенологической весны на термальных источниках происходит на 1,5–2 месяца раньше, чем в их окружении. Однако имеет значение дебит источника и глубина окружающего снежного покрова. Поэтому в марте разные горячие источники выглядят неодинаково. Так, на обширном термальном поле источника Хакусы 20 марта наблюдалась настоящая весенняя картина, тогда как источник Кирон 18 марта выдавал себя только небольшой промоиной с теплым потоком среди высоких сугробов.

Горячие источники также могут выходить на поверхность в виде рео-, лимно- и геокренов, либо сочетают в себе их особенности (рис. 3, 4).

Расход воды гидротерм сильно варьирует – от десятых долей литра до 40 л/с (Хакусский источник). Дебит Котельниковского и Аллинского источников, видимо, еще выше, но это трудно установить, так как разгрузка части термальных вод происходит ниже уровня вод оз. Байкал и на дне р. Алла.

Все гидротермы Северного Байкала и Баргузинской долины являются азотными сульфатно-натриевыми, содержат кремнекислоту [Ломоносов и др., 1977]. Для них характерно абсолютное преобладание сульфата натрия и небольшая минерализация (не более 0,5–1,0 г/л). Но они также относятся к нескольким типам, различающимся по составу [Ломоносов и др., 1977].

Аллинский тип термальных вод характеризуется широкими пределами колебаний сульфатов и гидрокарбонатов. Содержит кремнекислоту. Имеется небольшое количество сероводорода и радона. Минерализация обычно не более 0,5 г/л. Из исследованных источников к этому типу относятся Аллинский, Верхняя Заимка, Дзелинда, Кирон.

Кульдурский тип характеризуется высоким содержанием фтора (0,014–0,026 г/л) при минерализации 0,30–0,75 г/л. Воды гидрокар-



Рис. 3. Сеюйский термальный источник. Вода при температуре 52 °С из небольшого геокрена сразу пополняет горячее озеро (лимнокрен) с обильными бактериально-водорослевыми матами. Фото В. В. Тахтеева



Рис. 4. Сеюйский термальный источник. Вода, изливаясь из озера, формирует теплый, богатый органикой ручей (реокрен). Фото В. В. Тахтеева

бонатные, реже сульфатно-гидрокарбонатные натриевые. Содержат кремнекислоту. Характеризуются наличием карбонатов (Ca^{2+} + CO_3^{2-}). Вследствие этого большинство проб воды имеет щелочную реакцию – pH достигает 9 и более. К этому типу относится ряд источников Баргузинской долины: Умхей, Кучигер, Сеюйский, а также Котельниковский на берегу оз. Байкал.

Горячинский тип характеризуется абсолютным преобладанием ионов сульфата и натрия. Это щелочные термы (pH до 9,2), содержат кремнекислоту, фтор, часто радон. Минерализация на уровне пресных или слабо соленых вод (до 0,5–1,5 г/л). К этому типу относится Хакусский источник, а также Гаргинский (бассейн Баргузина), который подробно описан ранее [Тахтеев и др., 2006].

Кроме непосредственного излияния, в окружении гидротермы часто сохраняется бесснежный, но не промерзший участок. Почвы около термальных источников, как и около минеральных, относятся в основном к синлитогенным, реже дерново-подбурам (глееватым). Содержание солей по профилю может меняться (уменьшаться, затем снова возрастать). Химический состав воды источника и водной вытяжки из почвы почти одинаковы. Для почв характерны специфические условия почвообразования: постоянное избыточное увлажнение; формирование под лугово-болотной, реже под лесной растительностью; стабильно высокие температуры; отсутствие вечной мерзлоты, характерной для данной широты; разнообразие почвообразующих пород, которые представлены галькой, дресвой и песками.

В почвенных разрезах часто в нижних горизонтах обнаруживаются компоненты флювиогляциального происхождения – галька, голубая глина. Верхние горизонты темно-серые или буровато-желтые, обильно пронизаны корнями растений, их химический состав соответствует составу воды источника. Нижние горизонты (глубже 20–25 см) сизые, голубые или охристые. Значения pH изменяются от 6,5 до 8,0, нейтральные соли накапливаются в основном в нижних горизонтах. Содержание гумуса во всех почвах резко уменьшается вниз по профилю и достаточно высокое (5,15–7,40 %) только в пределах верхних слоев 3–10 см.

Сообщество животных-гидробионтов функционирует круглый год. Для него характерны брюхоногие моллюски, личинки хирономид и мух-львинок, личинки стрекоз, нередко амфиоподы. Из амфиопод может быть представлен *Gammarus lacustris* (при слишком низкой минерализации он не встречается), например, в источниках Давшинском и Кулном. Однако в ряде гидротерм формируются сообщества с *Gmelinoides fasciatus* Stebbing – байкальским по происхождению видом. Из состава байкальской фауны это сравнительно термофильный элемент. Он способен активно мигрировать вверх по течению рек и таким образом достигает мест разгрузки термальных источников. Обитает при температурах до 29 °C [Тахтеев и др., 2009]. В отличие от *G. lacustris*, не выносит повышенной минерализации воды, формируя устой-

чиво существующие популяции только при временном снижении солености хотя бы до 1–2 ‰ (г/л) [Березина и др., 2001].

Несомненной достопримечательностью гидротерм Байкальского региона является реликтовая стрекоза *Orthetrum albistylum*. Ее сплошной ареал охватывает южную часть Палеарктики, а на территории Байкальской рифтовой зоны ее личинки обитают только дискретными популяциями в 16 термальных источниках при температурах 25–34,5 °C [Борисов, 2016]. Вид включен в Красную книгу Республики Бурятия [2013]. Интересен факт, что он обычен на равнинах в странах Центральной Азии, а в термальных источниках этого региона обычным видом является близко родственный *Orthetrum brunneum* (Fonscolombe) [Борисов, 2015].

Из источника Хакусы описаны два вида прудовиков *Lymnaea (Radix) thermobaicalica* Kruglov et Starobogatov и *L. hakusyensis* Kruglov et Starobogatov. Первый из них известен также из высокотермальных источников Котельниковский, Дзелиндинский и Гаргинский. Моллюски обитают при температурах до 31 (возможно, до 34) °C на поверхности щебня, бактериально-водорослевых матов, на отмершей древесине, погруженной в воду или хотя бы смачиваемой ею. Позднее предложено считать этих близких по морфологии моллюсков одним видом [Тахтеев и др., 2009] или парапатрическими экотипами одного вида [Sitnikova et al., 2014].

Недавно вышла в свет статья коллектива авторов [Aksanova et al., 2017], которые на основании молекулярно-генетических данных утверждают, что описанные Н. Д. Кругловым и Я. И. Старобогатовым [1989] эндемики байкальских гидротерм *Lymnaea (Radix) thermobaicalica* и *L. (R.) hakusyensis* (подрод *Radix* они считают самостоятельным родом) являются только экотипами (внутривидовыми морфами) широко распространенного в Голарктике вида *L. auricularia* (L.).

Авторами данной статьи также проведен анализ нуклеотидных последовательностей гена СОI mtДНК хакусских лимнеид длиной 633 п. н., и выявлено, что морфы *thermobaicalica* и *hakusyensis* имеют общие гаплотипы и различаются одной нуклеотидной заменой в положении 269. Генетическая дистанция между ними составляет 0,2 %, что соот-

вествует, согласно Zou et al. [2012] и Liu et al. [2016], внутривидовой изменчивости. Несмотря на то, что генетическая дистанция между лимнеидами из Хакус и *L. (R.) auricularia* из водоемов Западной Сибири составляет всего 1,8 %, можно считать, что в источнике Хакусы существует самостоятельный молодой вид с двумя морфотипами, который полностью адаптировался к условиям существования в горячих источниках. Все попытки содержания хакусских лимнеид в искусственных условиях не увенчались успехом, тогда как обычные виды *Lymnaea* из р. Ангара и других водоемов Прибайкалья хорошо живут в лаборатории и дают кладки.

Хакусские лимнеи репродуктивного возраста почти в 2 раза меньше по размерам по сравнению с обычной *L. auricularia*, и имеют существенные отличия в половой системе и в строении раковины [Круглов, 2005].

Судя по ежегодным сборам лимнеид в течение 10 лет, в Хакусах постоянно присутствуют оба морфотипа, соответствующие, возможно, двум поколениям: весенне-летнему – морфотипы *hakusensis* с более крупной раковиной и широким устьем, и *thermobaicalica* – поздне-летне-осеннему. И это, несмотря на почти постоянную температуру воды и наличие пищи. Вероятно, в данном случае наибольшую роль в расхождении популяции на два морфотипа играет фактор продолжительности светового дня. Эти моллюски действительно являются уникальными объектами живой природы в окружении Байкала.

В термальных источниках на основе доминирования в биомассе выделены четыре типа сообществ макрообентоса, один из них с тремя подтипами.

1а. Гастроподный монодоминантный. Доминирующим видом является *Lymnaea (Galba) sibirica* Westerlund – источники Окусиканский у трассы БАМ, Хойто-Гольский в Восточном Саяне [Тахтеев и др., 2009].

1б. Гастроподный бидоминантный. В источнике Хакусы его слагают эндемики *Lymnaea (Radix) thermobaicalica* и *Gyraulus takhteevi* Sitanikova et Peretolchina, 2018, для которого также характерно существование двух морфотипов. По-видимому, аналогичная (таксономически и экологически) пара видов *Radix* и *Gyraulus* характерна для источника Дзелинда [Тахтеев и др., 2009].

1в. Гастроподный тридоминантный – в сообществе участвуют по одному виду из трех семейств: *Bithyniidae*, *Valvatidae* и *Planorbidae*. Сложился в месте излияния источника Верхняя Займка [Еропова и др., 2016].

2. Одонатоидный – доминируют личинки стрекоз, в основном реликтового вида *Orthetrum albistylum*, обильны также личинки мухлевинок *Stratiomyidae*. Характерно для части термального поля источника Хакусы [Еропова и др., 2016] и источников Баргузинской долины [Борисов, 2016].

3. Амфиподный, чаще всего монодоминантный – на основе широко распространенного вида *Gammarus lacustris* или байкальского *Gmelinoides fasciatus*. Сформировано участками на источнике Верхняя Займка [Еропова и др., 2016], а также на Гусихинском и Давшинском [Тахтеев и др., 2000].

4. Хирономидный – это количественно бедный биоценоз, существующий на периферии некоторых термальных излияний (Гаргинский источник) [Тахтеев и др., 2006].

Для термальных источников характерен в основном очень высокий уровень биомассы макрообентоса, соответствующий уровню эвтрофных и даже гипертрофных озер, согласно шкале С. П. Китаева [2007] (табл. 3). Это объясняется высокой первичной продукцией в самом источнике [Хмелева, Остапеня, 1987], а также обильным поступлением органики извне. Это лиственный опад, окаймляющие берега мхи, падающие в горячую воду и погибающие наземные насекомые, и др.

Максимальная биомасса макробеспозвоночных – почти 56 г/м² – отмечена в разбавленной гидротерме возле ст. Окусикан (восточный портал Северомуйского тоннеля) (см. табл. 3). Резко доминирующей группой там являются гастроподы *Lymnaea (Galba) sibirica*.

В пределах России гидротермальных систем немного, однако, вопреки ожиданию, данных о количественных характеристиках зообентоса в этих системах весьма мало. Вероятно, условия в части из них просто непригодны для формирования сообществ животных. Так, многие гидротермы Курильских островов и о-ва Сахалин имеют очень кислую и ультракислую реакцию среды (pH 1–4, иногда и менее) [Жарков, 2008; Kalacheva et al., 2017]. В то же время гидротермы Камчатки имеют реакцию от слабокислой до ще-

Физико-химические свойства воды, показатели общей биомассы макрообентоса в некоторых термальных источниках и оценка уровня их трофности

Источник	Ионный состав и физические свойства воды (формула Курлова)	Общая биомасса макрообентоса, г/м ²	Диапазоны шкалы трофности водоемов умеренной зоны по С. П. Китаеву [2007] (биомасса, г/м ²)	Уровень трофности источника
Верхняя Замка, исток, 18.03.2016	M 0,16 $\frac{\text{SO}_4 \text{ 55}}{\text{Na 80}} \frac{\text{HCO}_3 \text{ 31}}{\text{Ca 19}} \frac{\text{Cl 14}}{\text{Mg 10}}$ T 28,8° pH 8,2	13,59	10,0–20,0	α-эвтрофный
Верхняя Замка, разлив, 18.03.2016	Состав тот же, T 12,0°	43,06	> 40	гипертрофный
Хакусы, оставающие разливы, 20.03.2016	M 0,17 $\frac{\text{SO}_4 \text{ 58}}{\text{Na 74}} \frac{\text{HCO}_3 \text{ 33}}{\text{Ca 24}} \frac{\text{Cl 9}}{\text{Mg 10}}$ T 47,0° pH 8,8	13,42–25,47*	10,0–20,0; 20,0–40,0	α-эвтрофный – β-эвтрофный
Окусиканский, 30.07.2006	M 0,12 $\frac{\text{Cl 52}}{\text{Na 71}} \frac{\text{HCO}_3 \text{ 31}}{\text{Ca 19}} \frac{\text{SO}_4 \text{ 17}}{\text{Mg 10}}$ T 20,0° pH 7,5	55,88	> 40	гипертрофный
Ирканинский, 28.07.2006	M 0,52 $\frac{\text{Cl 43}}{\text{Na 80}} \frac{\text{SO}_4 \text{ 38}}{\text{Ca 16}} \frac{\text{HCO}_3 \text{ 19}}{\text{Mg 10}}$ T 29° pH 7,4	7,85	5,0–10,0	β-мезотрофный
Сенойский, теплый ручей, 22.03.2017	M 0,17 $\frac{\text{HCO}_3 \text{ 65}}{\text{Na 97}} \frac{\text{CO}_3 \text{ 17}}{\text{Ca 2}} \frac{\text{Cl 10}}{\text{SiO}_3 \text{ 8}}$ T 55° pH 9,55	23,56–30,41	20,0–40,0	β-эвтрофный

* Среднее значение по всей зоне разливов до слияния с холодным ручьем – 19,69 ± 3,17 г/м² (n = 4).

лочной [Никитина, 1983; Вакин, 2003], однако сведения об их фауне отрывочны. Представляет интерес указание громадного обилия эндемичного для камчатского источника Ходутка вида брюхоногих моллюсков *Lymnaea hadutkae* Kruglov et Starobogatov, питающегося бактериально-водорослевым матом – численности до 75 000 экз./м² и биомассы до 2 кг/м² [Хмелева и др., 1985]. Эти же авторы упоминают об обитании в гидротерме олигохет, нематод, амфипод, жуков, личинок мух.

Детальному обследованию подвергнута гидротермальная система Пымвашор в субарктической зоне [Болотов и др., 2011, 2012; Беспалая, 2011]. Ее общая протяженность менее 1 км. В сообществах зообентоса гидротерм при 19,5–28,5 °С доминируют брюхоногие моллюски сем. *Lymnaeidae*, составляя 90–100 % численности, средний показатель которой в разных теплых ручьях варьирует в пределах 425–9850 экз./м², максимальное значение 13 600 экз./м². Однако моллюски представлены только широко распространенными видами – *Lymnaea ovata* (Draparnaud), *L. lagotis* (Schrank), *L. fontinalis* (Studer), эндемики отсутствуют. Сообщества резко контрастируют с таковыми в холодном ручье Пымвашор, принимающем термальные воды: в нем в основном доминируют моллюски сем. *Planorbidae*. По мнению этих авторов, “кратковременность существования гидротерм в геологических масштабах времени ... обусловила низкий уровень эндемизма их фауны” [Болотов и др., 2012].

Из гидротермальных систем за пределами России, судя по весьма скромным результатам поиска литературы, описывались в основном рыбы, многие из которых признаны локальными эндемиками этих систем [Болотов и др., 2016]. Очевидно, беспозвоночным уделялось очень мало внимания. Об этом говорит такой пример. В 1937 г. известный датский зоолог С. Л. Туксен работал на термальных источниках Исландии и посвятил сообществам населяющих их животных целую книгу, к сожалению, оставшуюся для нас недоступной [Тихен, 1944]. Недавно появилось краткое сообщение о фауне хирономид исландских источников [Kreiling et al., 2017], в котором упоминаются несколько самых

распространенных в них видов (*Cricotopus sylvestris*, *Arctopelopia* sp. и *Procladius* sp.), выявленных в результате повторения авторами маршрутов Туксена спустя 80 лет. Авторы пишут, что их исследование было более масштабным, чем работы Туксена, и охватило 49 точек излияний, реокренов и лимнокренов. По-видимому, на протяжении этих десятилетий зоологическими исследованиями гидротерм Исландии мало занимались. Интересны замечания авторов о том, что благодаря стабильным условиям обитания термальные источники могут считаться рефугиумами для беспозвоночных (исходная посылка для начала настоящих исследований более 20 лет назад!), и выступать в качестве “поставщиков” видов при повторной колонизации различных пресноводных экосистем [Kreiling et al., 2017].

По-видимому, в водотоках Исландии, подверженных геотермальному воздействию, личинки хирономид лидируют по количеству представленных видов, а по обилию – широко распространенный вид гастропод *Lymnaea peregra* (O. F. Müller) и личинки мошек *Simulium vittatum* Zetterstedt [Friberg et al., 2009]. По другим данным, в участках одного из исландских озер, подверженных воздействию стоков вод с геотермальной электростанции, видовой состав таксоценоза хирономид обедняется по сравнению с холодноводными участками [Snorrason et al., 2011].

На территории Китайской народной республики только в Тибете находятся сотни термальных источников с щелочной или нейтральной реакцией, вплоть до абсолютной высоты 3–5 км, которые прошли тщательную гидрогеологическую “инвентаризацию” [Liao, 2018]. Тем не менее работ по их гидрофауне и сообществам зообентоса не удалось найти; возможно, они опубликованы на китайском языке. Вероятно, авторы настоящей статьи стали одними из первых в проведении подобных исследований.

Сборы водорослей в 2016–2017 гг. оказались немногочисленными. В ходе исследования изучена альгофлора в ассоциациях с мохообразными у береговой линии гидротерм и/или обитающих в поверхностном слое почвы в зоне влияния термальных источников, в том числе в зоне заплеска воды.

В 2016 г. на трех источниках (Верхняя Заимка, Дзелинда, Хакусы) зарегистрированы виды из четырех отделов: Cyanoprokaryota (восемь представителей из пяти родов), Eustigmatophyta (один вид), Chlorophyta (шесть видовых и родовых таксонов) и Streptophyta (один вид). Выявленные водоросли характерны для наземных или водно-наземных условий обитания. Большинство обнаруженных морфотипов и ранее встречались вблизи термальных источников [Лопатовская, Максимова, 2006]. Во всех образцах присутствуют колониальные водоросли рода *Nostoc* Vaucher ex Bornet et Flahault – широко распространенные представители цианопрокариот. В источнике Верх. Заимка в массе представлены округлые (но не шаровидные, немного сплющенные) колонии вида *Nostoc cf. pruniforme* C. Agardh. Колонии этого вида в огромном количестве разбросаны в мелкой (1–2 см) воде по всему термальному полю источника, которое протянулось на расстояние в несколько сотен метров. В источниках Верх. Заимка и Хакусы выявлены зеленые водоросли рода *Coelastrella*, которые на территории Байкальского региона встречаются единично.

В Дзелиндинском источнике доминируют синезеленые водоросли (цианопрокариоты). В воде в массе обнаружены *Microcystis muscicola* (Meneghini) Elenkin и *M. hansgirgiana* (Hansgirg) Elenkin – оба вида характерны для различных водоемов, в том числе и горячих источников. Водорослевые пленки в воде образовывали *Oscillatoria terebriformis* (Ag.) Elenk., *O. princeps* Vauch., *Phormidium foveolarum* (Mont.) Gom. Обильное развитие цианопрокариот отмечено и в пробе мхов вблизи Дзелиндинской термы. Преобладали не имеющие гетероцит нитчатые *Phormidium* sp. и *Oscillatoriales* gen. sp. Осцилляториевые – это типичный компонент альгофлоры термальных источников; характерны они и для субаэрофитных условий.

В экспедиции 2017 г. собраны представители 16 видов водорослей на трех источниках (Алла, Умхей, Сеюйский). Всего выявлены представители двух отделов – Cyanoprokaryota (10 таксонов) и Chlorophyta (шесть таксонов). В образцах преобладали цианопрокариоты, что наблюдалось как непосредственно в полевом материале, так и при

культивировании. В Умхейском и Сеюйском источниках доминировала только *Lyngbya* sp., в Аллинском – *Leptolyngbya boryana* Anagnostidis et Komárek, *Nostoc* sp., *Scytonema* sp. Характерных обитателей термальных источников выявлено три вида, все найдены на источнике Алла – *Chroococcus cf. thermalis* (Meneghini) Nägeli (Cyanoprokaryota), *Jaaginema geminatum* (Meneghini ex Gomont) Anagnostidis et Komárek (Cyanoprokaryota), *Chlorella saccharophyla* (Krüger) Migula (Chlorophyta). Для проверки определений ряда таксонов необходимы молекулярно-генетические исследования.

Ранее, при обработке сборов 1997 и 1999 гг., Л. А. Ижболдина обнаружила в составе фитобентоса 30 видов водорослей из 12 источников. Доминирующими в водах горячих источников она считала синезеленые водоросли рода *Phormidium* [Тахтеев и др., 2000]. Ею определены шесть таксонов, из которых в большинстве водоемов обнаружен *Ph. tenue* (Menegh) Gom. Наряду с ними, широко представлены роды *Synechocystis*, *Microcystis*, *Gloeocapsa*, *Nostoc*, *Lyngbya*, *Oscillatoria*, *Spirulina*, *Plectonema*.

Из сборов 2004 г. из семи термальных источников Е. А. Судакова определила 240 видов водорослей из четырех отделов [Тахтеев и др., 2006]. Это свидетельствует о богатстве альгофлоры гидротерм и о том, что ее изучение очень перспективно. При этом по числу таксонов диатомовые водоросли (37 %) превзошли синезеленых (32 %), но уступили им по способности переносить экстремально высокие температуры, хотя в исследованных термах встречались при температурах до 56 °С. При наиболее высоких температурах (74 °С, излияние Гаргинского источника) обнаружены *Gloeocapsa punctata* Nägeli s. ampl. Hollerb. и *Plectonema nostocorum* Born. (Cyanoprokaryota).

Для сравнения отметим, что к числу типичных термофилов в источниках разных регионов планеты относятся две нитчатые синезеленые водоросли, способные давать массовые разрастания – *Phormidium laminosum* (Ag.) Gom. и *Mastigocladius laminosus* Cohn. [Голлербах, 1977; Никитина, 1983; Jørgensen, Nelson, 1988; и др.]. Первая из них обнаружена только в Аллинском источнике в 2004 г. при 63 °С, вторая – не найдена.

Образцы высших растений обработаны только за 2016 г. На четырех горячих источниках Северного Байкала – Верх. Заимка, Дзелинда, Котельниковский и Хакусы – выявлены в общей сложности 27 видов вегетирующих мохообразных. Часть из них собрана за границей гидротермального поля, на камнях, почве, отмершей древесине в условиях достаточного увлажнения и незначительного прогрева субстрата. Распределение количества видов по источникам следующее: Верх. Заимка – семь видов, Дзелинда – девять, Котельниковский – 10 (два вида указаны Л. В. Бардуновым [1961]), Хакусы – 24, из них пять видов отмечены Л. В. Бардуновым [1961], и еще пять – А. С. Плещановым и С. Г. Казановским [2000]. На всех четырех источниках выявлены *Amblystegium serpens* (Hedv.) Schimp. и *Bryum pseudotriquetrum* (Hedv.) P. Gaertn., B. Mey. et Scherb. На источнике Хакусы на поляне с водой, разлитой из гидротермы, отмечен редкий вид мха – *Fissidens adianthoides* Hedw., включенный в Красную книгу Республики Бурятия [2013].

На источниках с большим расходом воды и обширным термальным полем в марте начинают вегетировать цветковые растения. Так, на источнике Верх. Заимка в проточной воде на глубине до 30 см отмечены единичные особи *Potamogeton gramineus* L. и *Myriophyllum sibiricum* Kom. На мелководье гидротермального поля обитают *Ceratophyllum demersum* L., *Potamogeton maackianus* A. Benn., *P. perfoliatus* L., *Lemna trisulca* L., а также инвазионный в регионе вид – *Elodea canadensis* Michx. На поверхности воды в массе активно вегетирует ряска *Lemna minor* L. На источнике Дзелинда около гидротермы отмечено отрастание *Hylotelephium triphyllum* (Haworth) Holub., антропофитного вида *Cirsium esculentum* (Siev.) C. A. Mey. и доледникового реликта *Pilea mongolica* Wedd. На Дзелинде ранее И. Г. Ляхова [1989] обнаружила целый ряд доледниковых термофильных реликтовых видов сосудистых растений различного генезиса: *Rycereus nilagiricus* (Hochst. ex Steud.) E. G. Camus (Cyperaceae), *Lycoporus europaeus* L. (Lamiaceae), *Lythrum intermedium* Ledeb. (Lythraceae), *Truellum sieboldii* (Meisn.) Soják (Polygonaceae), *Thelypteris palustris* Schott (Thelypteridaceae), *Pilea mongolica* (Urticaceae). *P. nilagiricus* и *T. palustris*

включены в Красную книгу Республики Бурятия [2013].

На мысе Котельниковском в водоемах на берегу озера, подпитываемых термальными водами, развиты куртинообразные монодоминантные заросли из *Elodea canadensis* и *Myriophyllum spicatum* L. Судя по всему, эти растения вегетируют круглый год. На поляне с разлитой термальной водой источника Хакусы в куртине из *Sphagnum squarrosum* Crome отмечен *Vaccinium vitis-idaea* L.; в воде и на влажной почве в массе – *Lemna minor*, которая, вероятно, вегетирует здесь круглогодично. На склоне, из которого изливается термальный поток, обитает хвощ *Equisetum hyemale* L. и наблюдается отрастание листьев *Fragaria vesca* L.

В результате исследований лишайников в окружении горячих источников в 2016 и 2017 гг. обнаружены 100 видов (в том числе один подвид) из 52 родов и 25 семейств. Установлено, что среди ведущих семейств, включающих в себя наибольшее число видов, тремя лидирующими являются Parmeliaceae (19 видов), Lecanoraceae (14 видов) и Cladoniaceae (12 видов). Среди ведущих родов, в свою очередь, лидирующими являются *Cladonia* – 12 видов, роды *Lecanora* и *Bryoria* – по шесть видов.

Наибольшее количество видов лишайников – 46 – выявлено в районе источника Умхей, в районе источника Хакусы – 30 видов и в районе Сеюнского источника собраны 26 видов. Наиболее самобытной оказалась лихенофлора окрестностей горячего источника Алла: обнаружен только один общий вид, встретившийся также в окрестностях источника Хакусы. Эколого-субстратный анализ лишайников позволил выявить в сумме по всем горячим источникам (сборы 2016 и 2017 гг.) 61 эпифит, 58 эпиксилов, 57 эпилитов, 46 эврисубстратных видов и четыре эпифриофитных. По количеству эпифитов лидирует кедр (сосна сибирская), на котором обнаружены 16 видов.

Примечателен факт, что лихенофлора окрестностей горячих источников северо-восточного Прибайкалья оказалась слабо специфичной и типичной для этого региона Восточной Сибири. Выявлен только один вид, внесенный в Красную книгу Иркутской обл. [2010] – *Normandina pulchella* (Borrer) Nyl.,

обнаруженный на замшелом бревенчатом мостике через ручей, стекающий из купальни горячего источника Хакусы. Возможно, часть редких видов собрать не удалось.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе многолетних работ исследованы 14 минеральных и 19 термальных источников Байкальского региона. Большинство минеральных источников хлоридно-натриевые по составу, но они сильно различаются по минерализации – от 1,1 до 123 г/л. Предложена классификация сообществ макрозообентоса источников на основе доминирующей в биомассе группы фауны. Для минеральных источников выявлены шесть типов сообществ, для термальных – четыре типа (один с тремя подтипами), структура которых зависит от степени и типа минерализации воды, а также от ее температуры. К примеру, в источниках малой минерализации (1–2 г/л) доминантами выступают те же группы, что и в пресных водах Восточной Сибири: личинки хирономид и турбеллярий. Для источников средней минерализации (8–10 г/л) свойственно большое обилие амфипод *Gammarus lacustris*. Крепкий рассол Усть-Кутского источника (озеро) характеризуется почти сто процентным доминированием личинок мух-береговушек (Ephydriidae). Моллюски *Lymnaea thermobaicalica* и личинки стрекоз *Orthetrum albistylum* встречаются при высоких температурах воды (до 31–34 °C). Бокоплав *Gmelinoides fasciatus* формирует обильные популяции в термальных водах, но избегает температур выше 29 °C.

Общим для всех водных микроэкосистем – рефугиумов галофильных и термофильных реликтов – является стабильность условий обитания в течение всего года, что резко отличает их от других природных и искусственных водоемов региона. Часть источников расположена на территории заповедников, другая часть находится в стороне от транспортных путей, труднодоступна и редко посещается людьми. Особую обеспокоенность вызывает состояние термальных источников, активно используемых в бальнеологических целях. Необходимо разработать универсальные правила пользования термальными во-

дами, строить тротуары во избежание ходьбы людей по термальному полю, устанавливать информационные стенды.

Авторы искренне признательны ушедшему из жизни А. С. Плещанову за постановку проблемы и организацию части экспедиций. Выражаем благодарность за помощь в определении мохообразных О. М. Афониной и сосудистых растений – В. В. Чепиноге.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты 17-29-05067-офи, 14-44-04105-РФФИ-Сибирь, 04-04-48738). Исследования брюхоногих моллюсков выполнены в рамках госбюджетных проектов ЛИН СО РАН 0345-2016-0009 (морфологическое изучение) и 0345-2016-0004 (молекулярный анализ).

ЛИТЕРАТУРА

- Бардунов Л. В. Листостебельные мхи побережий и гор Северного Байкала. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 120 с.
Бельшев Б. Ф. Южный вид стрекоз (*Odonata, Insecta*) на горячих источниках Северного Забайкалья // Зоол. журн. 1956. Т. 35, № 11. С. 1735–1736.
Бельшев Б. Ф. Условия существования реликтовой стрекозы *Orthetrum albistylum* Selys в горячем ключе Северо-Восточного Прибайкалья // Там же. 1960а. Т. 39, № 9. С. 1432–1433.
Бельшев Б. Ф. Горячий источник как среда обитания личинок стрекозы // Тр. Баргузинского гос. заповедника. 1960б. Вып. 2. С. 131–133.
Березина Н. А., Хлебович В. В. Панов В. Е., Запорожец Н. В. Соленосная резистентность интродуцированной в бассейн Финского залива (Балтийское море) амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.) // ДАН 2001. Т. 379, № 3. С. 414–416.
Беспалая Ю. В., Болотов И. Н., Усачева О. В. Население моллюсков субарктической гидротермальной экосистемы в зимний период // Зоол. журн. 2011. Т. 90, № 11. С. 1304–1322.
Болотов И. Н., Беспалая Ю. В., Усачева О. В. Заобентос и поселения водных моллюсков в зимний период // Функционирование субарктической гидротермальной экосистемы в зимний период. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. С. 193–217.
Болотов И. Н., Беспалая Ю. В., Усачева О. В. Экология и эволюция гидробионтов в горячих источниках Субарктики и Арктики: формирование аналогичных сообществ, адаптации видов и микрозволюционные процессы // Успехи соврем. биологии. 2012. Т. 132, № 1. С. 77–86.
Болотов И. Н., Аксенова О. В., Беспалая Ю. В., Спицын В. М. Эндемизм фауны пресноводных рыб в геотермальных регионах: обзор молекулярно-биогеографических исследований // Вестн. САФУ. Сер. естеств. науки. 2016. № 1. С. 29–50.
Борисов С. Н. Стрекозы (*Odonata*) термальных источников Баргузинской впадины Байкальской рифтовой зоны // Евразиат. энтомол. журн. 2014. Т. 13, № 2. С. 121–132.

- Борисов С. Н. Стрекозы (Odonata) термальных источников Средней Азии // Зоол. журн. 2015. Т. 94, № 12. С. 1400–1407.
- Борисов С. Н. Стрекозы (Odonata) Баргузинской впадины и полуострова Святой Нос (Северо-Восточное Прибайкалье) // Евразиат. энтомол. журн. 2016. Т. 15, № 4. С. 339–348.
- Будагаева В. Г., Устинова О. В., Бархутова Д. Д., Намсараев Б. Б. Гидрохимическая и микробиологическая характеристика гидротермы Кучигер // Вестн. Бурят. гос. ун-та. 2015. № 3. С. 59–62.
- Вакин Е. А. Ходуткинские термальные источники // Вестн. КРАУНЦ. Сер. Науки о Земле. 2003. № 2. С. 56–69.
- Воробьева Л. А. Теория и практика химического анализа почв. М.: ГЕОС, 2006. 400 с.
- Голлербах М. М. Водоросли горячих источников // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1977. Т. 3. С. 66–68.
- Егорова И. Н., Кобанова Г. И., Судакова Е. А., Лиштва А. В., Тахтеев В. В. Экологическая характеристика хлоридно-натриевых минеральных источников бассейна реки Киренга и верхнего течения реки Лены. Сообщение 2. Флора низших растений: водоросли, лишайники // Биология внутр. вод. 2017. № 4. С. 15–27.
- Еропова И. О., Тахтеев В. В., Ситникова Т. Я., Хадеева Е. Р., Лопатовская О. Г. Макрозообентос некоторых термальных источников Северного Прибайкалья в ранневесенний период // Байкал. зоол. журн. 2016. № 2 (19). С. 54–60.
- Жадин В. И. Жизнь в источниках // Жизнь пресных вод СССР / под ред. Е. Н. Павловского, В. И. Жадина. М.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 3. С. 707–724.
- Жарков Р. В. Типы термальных вод Южных Курил и севера Сахалина и их влияние на ландшафты: автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Хабаровск, 2008. 26 с.
- Замараев С. М., Адаменко О. М., Резанов Г. Ф., Кульчицкий А. А., Адаменко Р. С., Викентьевна Н. М. Структура и история развития Предбайкальского предгорного прогиба. М.: Наука, 1976. 134 с.
- Калашников А. М., Гайсин В. А., Сухачева М. В., Намсараев Б. Б., Пантелеева А. Н., Нуянзина-Болдарева Е. Н., Кузнецова Б. Б., Горленко В. М. Аноксигенные фототрофные бактерии микробных сообществ термального источника Горячинск (Прибайкалье) // Микробиология. 2014. Т. 83, № 4. С. 484–489.
- Киселев И. А. Фитопланктон некоторых горных водоемов Байкальского хребта // Тр. Байкал. лимнол. станции. 1937. Т. 7. С. 53–69.
- Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2007. 395 с.
- Классификация и диагностика почв России / авт. и сост. Л. Л. Шишов, В. Д. Тонконогов, И. И. Лебедева, М. И. Герасимова. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
- Красная книга Иркутской области / под ред.: О. Ю. Гайковой, В. В. Попова. Иркутск: Время странствий, 2010. 478 с.
- Красная книга Республики Бурятия: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. 3-е изд. перераб. и доп. / отв. ред. Н. М. Пронин. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2013. 688 с.
- Круглов Н. Д. Моллюски семейства прудовиков (Lymnaeidae Gastropoda Pulmonata) Европы и Северной Азии. Смоленск: Изд-во СГПУ, 2005. 507 с.
- Круглов Н. Д., Старобогатов Я. И. Морфология и систематика моллюсков подрода *Radix* рода *Lymnaea* (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeidae) Сибири и Дальнего Востока СССР // Зоол. журн. 1989. Т. 68, № 5. С. 17–30.
- Куликов Г. В., Жевлаков А. В., Бондаренко С. С. Минеральные лечебные воды СССР: справочник. М.: Недра, 1991. 399 с.
- Курлов М. Г. Классификация сибирских целебных минеральных вод. Томск: Физиотерапевтич. ин-т, 1928. 74 с.
- Ламакин В. В. Неотектоника Байкальской впадины. М.: Наука, 1968. 247 с.
- Ломоносов И. С., Кустов Ю. И., Пиннекер Е. В. Минеральные воды Прибайкалья. Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1977. 223 с.
- Ломоносов И. С., Пиннекер Е. В. Термальные воды Прибайкалья // Природа. 1980. № 3. С. 78–85.
- Лопатовская О. Г., Максимова Е. Н. Почвы минеральных источников Байкальской Сибири и их альгологическая характеристика. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. пед. ун-та, 2006. 92 с.
- Ляхова И. Г. Флористические находки близ термального источника в Северном Прибайкалье // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 2. С. 254–255.
- Масюк Н. П., Костіков І. Ю. Водорости в системі органічного світу. Київ: Академперіодика, 2002. 178 с.
- Намсараев Б. Б., Бархутова Д. Д., Данилова Э. В. и др. Геохимическая деятельность микроорганизмов гидротерм Байкальской рифтовой зоны / отв. ред. М. Б. Вайнштейн. Новосибирск: Академ. изд-во "Гео", 2011. 302 с.
- Никитина В. Н. Синезеленые водоросли минеральных и термальных источников Кроноцкого заповедника // Вестн. Ленингр. гос. ун-та. 1983. № 15. С. 47–53.
- Новоселов В. А. Биологические особенности гаммаруса в равнинных озерах // Водоемы Алтайского края: биологическая продуктивность и перспективы использования. Новосибирск: Наука, 1999. С. 104–112.
- Окунева Г. Л., Тахтеев В. В. О находке морских раковинных корненожек (Foraminifera) в минеральном источнике в Северном Прибайкалье // ДАН. 2007. Т. 416, № 6. С. 839–840.
- Паньков Н. Н., Крашенинников А. Б. Зообентос родников Урала и Предуралья (Пермское Прикамье) // Вестн. Перм. ун-та. Биология. 2012. Вып. 1. С. 18–24.
- Плещанов А. С., Бардунов Л. В., Макрый Т. В. и др. Уникальные объекты живой природы бассейна Байкала / отв. ред. Л. В. Попов. Новосибирск: Наука, 1990. 224 с.
- Плещанов А. С., Казановский С. Г. Ранневесенний аспект геотермальных рефугиев Северного Прибайкалья // Сохранение биологического разнообразия геотермальных рефугиев Байкальской Сибири: материалы науч. конф. (Иркутск, 21–22 дек. 1999 г.). Иркутск: СИФИБР СО РАН, 2000. С. 23–24.
- Плещанов А. С., Тахтеев В. В. Рефугиумы в Байкальской Сибири как резерваты уникального биоразнообразия // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле: мат-лы науч.-практ. конф. (пос. Листвянка Иркутской обл., 18–20 марта 2008 г.). Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. С. 358–370.
- Раднагуруева А. А., Лаврентьева Е. В., Будагаева В. Г., Бархутова Д. Д., Дунаевский Я. Е., Намсараев Б. Б. Органотрофные бактерии горячих источников Бай-

- кальской рифтовой зоны // Микробиология. 2016. Т. 85, № 3. С. 347–360.
- Резвой П. Д. Очерк водоемов Байкальского хребта по работам 1930 г. // Тр. Байкал. лимнол. станции. 1937. Т. 7. С. 23–51.
- Резников А. А., Муликовская Е. П., Соколов И. Ю. Методы анализа природных вод. М.: Недра, 1970. 488 с.
- Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В., Мурашко Ю. А., Булатова Е. В. Нахodka зеленой водоросли *Percursaria percursa* (Ag.) Bory (Ulvaceae, Chlorophyta) на юге Западно-Сибирской равнины // Изв. ИГУ. Сер. Биология, экология. 2015. Т. 11. С. 22–31.
- Ситникова Т. Я., Тахтеев В. В. Брюхоногие моллюски (Gastropoda) из горячих источников Прибайкалья // Гидробиология водоемов юга Восточной Сибири. Иркутск: Иркут. ун-т, 2006. С. 137–150.
- Ситникова Т. Я., Тахтеев В. В. Раздел 1.3. Брюхоногие // Красная книга Республики Бурятия: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. 3-е изд., перераб. и доп. / отв. ред. Н. М. Пронин. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2013. С. 47–49.
- Судакова Е. А., Егорова И. Н. О нахождении *Percursaria percursa* (Ulvaceae, Chlorophyta) в минеральных источниках Центральной Сибири // Ботан. журн. 2009. Т. 94, № 11. С. 1697–1699.
- Тахтеев В. В. Классификация источников Байкальского региона по сообществам макробес позвоночных // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2018. № 2. С. 225–236.
- Тахтеев В. В., Ижболдина Л. А., Помазкова Г. И., Провиз В. И., Ситникова Т. Я., Бондаренко Н. А., Мазепова Г. Ф., Рожкова Н. А., Старобогатов Я. И., Галкин А. Н., Плешанов А. С., Бессолицына И. А., Русинек О. Т., Амбросова Е. В. Биота некоторых термальных источников Прибайкалья и связанных с ними водоемов // Исследования водных экосистем Восточной Сибири. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 2000. С. 55–100.
- Тахтеев В. В., Арбузов А. В., Амбросова Е. В., Шаманова С. И., Егорова И. Н., Судакова Е. А. Природные особенности и современное состояние гидротермальных экосистем Восточного Прибайкалья // Природная и антропогенная динамика наземных экосистем: мат-лы Всерос. конф., посвящ. памяти выдающегося исследователя лесов Сибири Анатолия Сергеевича Рожкова (1925–2005 гг.). (Иркутск, 11–15 окт. 2005 г.). Иркутск: Изд-во Иркут. гос. техн. ун-та, 2005. С. 98–101.
- Тахтеев В. В., Судакова Е. А., Егорова И. Н., Шаманова С. И., Ситникова Т. Я., Кравцова Л. С., Рожкова Н. А., Помазкова Г. И., Арбузов А. В., Амбросова Е. В., Дубешко Л. Н., Лопатовская О. Г., Меринг М., Кайгородова И. А., Ливенцева В. Г., Чаплина И. А. К характеристике водных и наземных биоценозов в местах выходов термальных источников в Восточном Прибайкалье // Гидробиология водоемов юга Восточной Сибири. Иркутск: Иркут. ун-т, 2006. С. 111–136.
- Тахтеев В. В., Судакова Е. А., Матвеев А. Н. и др. Биота водоемов Байкальской рифтовой зоны / отв. ред. А. С. Плешанов. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2009. 231 с.
- Тахтеев В. В., Галимзянова А. В., Амбросова Е. В., Кравцова Л. С., Рожкова Н. А., Окунева Г. Л., Семерной В. П., Помазкова Г. И., Лопатовская О. Г. Сообщества зообентоса и их сезонная динамика в незамерзающих источниках Прибайкалья // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2010а. № 6. С. 740–749.
- Тахтеев В. В., Плешанов А. С., Егорова И. Н., Судакова Е. А., Окунева Г. Л., Помазкова Г. И., Ситникова Т. Я., Кравцова Л. С., Рожкова Н. А., Галимзянова А. В. Основные особенности и формирование водной и наземной биоты термальных и минеральных источников Байкальского региона // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. биология, экология. 2010б. Т. 3, № 1. С. 33–36.
- Тахтеев В. В., Рожкова Н. А. Раздел 1.5. Насекомые. Прямобюрох белохвостый, скиммер белохвостый, стрекоза беловершинная // Красная книга Республики Бурятия: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. 3-е изд., перераб. и доп. / отв. ред. Н. М. Пронин. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2013. С. 71.
- Тахтеев В. В., Лопатовская О. Г., Окунева Г. Л., Помазкова Г. И., Самойлова Е. А., Рожкова Н. А. Экологическая характеристика хлоридно-натриевых минеральных источников бассейна реки Киренга и верхнего течения реки Лены. Сообщение 1. Общая характеристика источников и их гидрофауна // Биология внутр. вод. 2017. № 4. С. 3–14.
- Хмелева Н. Н., Голубев А. П., Лаенко Т. М. Экология брюхоногих моллюсков из горячих источников Камчатки // Журн. общ. биологии. 1985. Т. 46, № 2. С. 230–240.
- Хмелева Н. Н., Мороз М. Д. Водные полужесткокрылые Забайкалья // Проблемы экологии Прибайкалья: тез. докл. к III Всесоюз. науч. конф. Иркутск, 5–10 сент. 1988 г. Ч. 3. Иркутск, 1988. С. 89.
- Хмелева Н. Н., Остапеня А. П. Продуцирование органического вещества в геотермальных источниках // Гидробиол. журн. 1987. Т. 23, № 1. С. 8–12.
- Царенко П. М. Номенклатурно-таксономические изменения в системе “зеленых” водорослей // Альгология. 2005. Т. 15, № 4. С. 459–467.
- Aksanova O., Vinarski M., Bolotov I., Kondakov A., Bespalaya Yu., Tomilova A., Paltser I., Gofarov M. Two *Radix* spp. (Gastropoda: Lymnaeidae) endemic to thermal springs around Lake Baikal represent ecotypes of the widespread *Radix auricularia* // J. Zool. Systematics and Evolutionary Res. 2017. Vol. 55, N 4. P. 298–309.
- Anufrieva E. V. Do copepods inhabit hypersaline waters worldwide? A short review and discussion // Chinese Journ. Oceanol. Limnol. 2015. Vol. 33, N 6. P. 1354–1361.
- Barquín J., Death R. G. Downstream changes in spring-fed stream invertebrate communities: The effect of increased temperature range? // J. Limnol. 2011. Vol. 70 (Suppl. 1). P. 134–146.
- Friberg N., Dybkjær J. B., Olafsson J. S., Gislason G. M., Larsen S. E., Lauridsen T. L. Relationships between structure and function in streams contrasting in temperature // Freshwater Biol. 2009. Vol. 54. P. 2051–2068.
- Jørgensen B., Nelson D. C. Bacterial zonation, photosynthesis, and spectral light distribution in hot spring microbial mats of Iceland // Microbial Ecol. 1988. Vol. 16. P. 133–147.
- Kalacheva E., Taran Yu., Voloshina E., Inguaggiato S. Hydrothermal system and acid lakes of Golovnin

- caldera, Kunashir, Kuril Islands: Geochemistry, solute fluxes and heat output // J. Volcanol. Geothermal Res. 2017. Vol. 346. P. 10–20.
- Kreiling A.-K., Ólafsson J. S., Kristjánsson B. K. Chironomidae fauna of springs in Iceland – Tuxen's hot springs revisited // 20th Int. Symp. on Chironomidae, 2–8 July, 2017, Trento, Italy. Abstracts. P. 39.
- Liao Zh. Thermal Springs and Geothermal Energy in the Qinghai-Tibetan Plateau and the Surroundings. Beijing, China: Higher Education Press Limited Company, 2018. 311 p.
- Liu H.-P., Marceau D., Hershler R. Taxonomic identity of two amnicolid gastropods of conservation concern in lakes of the Pacific Northwest of the USA // J. Molluscan Studies. 2016. Vol. 82. P. 464–471.
- Schwoerbel J. Reophile Wassermilben (Acaria: Hydrachnellidae) aus Chile. 3. Arten aus Thermalgewässern // Archiv für Hydrobiologie. 1987. Bd. 120, Hf. 3. S. 399–407.
- Sitnikova T. Ya., Sysoev A. V., Prozorova L. A. Types of freshwater gastropods described by Ya. I. Starobogatov. Family Lymnaeidae // Зоол. исследования. 2014. № 16. C. 7–37.
- Snorrason S. S., Malmquist H. J., Ingólfssdóttir H. B., Ingimundardóttir P., Ólafsson J. S. Effects of geothermal effluents on macrobenthic communities in a pristine sub-arctic lake // Inland Waters. 2011. Vol. 1, N 3. P. 146–157.
- Tuxen S. L. The hot spring of Iceland: Their animal communities and their zoogeographical significance // The Zool. Iceland. 1944. Vol. 1, pt. 11. P. 1–216.
- Zou S., Li Q., Kong L. Multigene barcoding and phylogeny of geographically widespread muricids (Gastropoda: Neogastropoda) along the coast of China // Marine Biotechnol. 2012. Vol. 14. P. 21–34.

The Structure of Hydrobiocenoses in Mineral and Thermal Springs of the Baikal Lake Region: A Review

V. V. TAKHTEEV¹, I. O. EROPOVA^{1,2}, I. N. EGOROVA³, G. I. KOBANOVA¹, D. A. KRIVENKO^{3,6}, A. V. LISHTVA¹, G. D. ILYIN^{1,2}, G. I. POMAZKOVA¹, G. L. OKUNEVA¹, T. Ya. SITNIKOVA⁴, T. E. PERETOLCHINA⁴, E. R. KHADEEVA⁵, O. G. LOPATOVSAYA¹

¹ Irkutsk State University
664003, Irkutsk, K. Marx str., 1
E-mail: Amphipoda@yandex.ru

² Baikal Museum of the Irkutsk Scientific Center, SB RAS
664520, Listvyanka village, Irkutsk Oblast, Akademicheskaya str., 1

³ Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, SB RAS
664033, Irkutsk, Lermontova str., 132

⁴ Limnological Institute, SB RAS
664033, Irkutsk, Ulan-Batorskaya str., 3

⁵ V. B. Sochava Institute of Geography, SB RAS
664033, Irkutsk, Ulan-Batorskaya str., 1

⁶ Federal State Institution "Zapovednoye Pribaikalye"
664050, Irkutsk, Baikal'skaya str., 291B

The available literature data and materials of own research of 14 mineral and 19 thermal springs of the Lake Baikal region conducted in 1997–2017 are summarized. Soil profiles were made, samples of water, algae, lichens, mosses, vascular plants, qualitative and quantitative samples of zoobenthos were collected. The soils in the area of springs have a short profile and chemical composition corresponding to the water chemistry, they are named “parasoils”. Two hundred fifty seven species of algae were found in mineral springs, most of them (196 species) belong to the diatoms. The lichen flora proved to be non-specific. In the mineral springs 7 species were found, in the surroundings of the thermal springs 100 lower taxa were collected. In the mineral sodium chloride springs 6 types of communities of zoobenthos were distinguished according to the dominant in biomass group of the macroinvertebrates: Gastropoda-like, Turbellaria-like, Chironomidae-like, Amphipoda-like, Psychodidae-like and Ephydriidae-like. In thermal springs 4 types of communities of zoobenthos were ascertained: Gastropoda-like (with division into mono-, two- and three-dominant), Odonata-like, Amphipoda-like and Chironomidae-like. High levels of biomass appropriate to the eutrophic and hypertrophic lakes are for the most part characteristic of thermal springs. The species status of endemic to high-thermal springs mollusk *Lymnaea thermobaicalica* is confirmed.

Key words: Pribaikalye, mineral springs, hot springs, soils, algae, lichens, communities of zoobenthos.