Труды Зоологического института РАН
Том 320, № 4, 2016, с. 473–487

УДК 574.52

ПОЯВЛЕНИЕ НОВЫХ ВИДОВ ЗООПЛАНКТОНА В ВОДОЕМАХ ДЕЛЬТЫ Р. ЛЕНЫ

Е.Н. Абрамова[1]* и И.А. Жулай[2]

[1]*ФГБУ Государственный природный заповедник "Усть-Ленский", ул. Академика Федорова 28, 678400 Тикси, Россия; e-mail: abramova-katya@mail.ru*

[2]*Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская наб. 7/9, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: irinazhulay@mail.ru*

РЕЗЮМЕ

В условиях потепления климата усиливается влияние р. Лены на пойменные водоемы её обширного водосборного бассейна. Речные воды, попавшие во время весеннего половодья в водоемы поймы, в дальнейшем способствуют пассивному расселению их фауны в северном направлении. В течение последних 15 лет в водных экосистемах южного участка дельты р. Лены неоднократно фиксировалось появление новых для фауны этого района видов зоопланктона. Семь «инвазивных» видов принадлежат к ветвистоусым ракообразным (Cladocera), четыре – к веслоногим (Copepoda) и один вид коловраток (Rotifera). Некоторые представители Cladocera – *Sida crystallina* (O.F. Müller, 1776), *Limnosida frontosa* (Sars, 1862), *Diaphanasoma brachyurum* (Lievin, 1848) и *Polyphemus pediculus* (Linnaeus, 1761) – неоднократно появлялись и исчезали из состава зоопланктона пойменных водоемов о. Самойловский в течение периода наблюдений. Другие [*Simocephalus vetulus* (O.F. Muller, 1776)] образовали локальные популяции в пойменной части острова. Третьи (*Acroperus harpae* (Baird, 1834) и *Holopedium gibberum* Zaddach, 1855) начали постепенно расселяться из низкой поймы в озера первой надпойменной террасы с высотой до 10–16 м. Распространение покоящихся стадий гидробионтов, вероятнее всего, происходит при участии водоплавающих птиц. В годы с экстремально высоким весенним половодьем экспансии видов, не характерных для данного района, носят катастрофический характер. На примере *H. gibberum* показано, что массовые инвазии некоторых представителей зоопланктона могут вызвать быструю перестройку биоценоза водоема и нарушить экологическое равновесие в нем, приводя к паразитарным эпизоотиям.

Ключевые слова: биологические инвазии, дельта р. Лены, озерные экосистемы, речной сток, *Holopedium gibberum*

THE OCCURRENCE OF THE NEW ZOOPLANKTON SPECIES IN THE LENA RIVER DELTA

E.N. Abramova[1]* and I.A. Zhulay[2]

[1]*Lena-Delta State Nature Reserve, Akademika Fedorova Str. 28, 678400 Tiksi, Russia; mail: abramova-katya@mail.ru*

[2]*Saint Petersburg State University, Universitetskaya Emb. 7/9, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: irinazhulay@mail.ru*

ABSTRACT

The Lena River impact on the water bodies of its catchment area increases in connection of climate warming. During spring floods the river water enters the numerous floodplain water basins, further promotes the passive dispersal of their fauna in the northern direction. The occurrences of new (for the local fauna) zooplankton species

* *Автор-корреспондент / Corresponding author.*

repeatedly documented in the lakes on Samoylov Island in the south part of the Lena Delta over the last 15 years. Seven "invasive species" belong to Cladocera, four to Copepoda and one species of Rotifera. Some cladocerans – *Sida crystallina* (O.F. Müller, 1776), *Limnosida frontosa* (Sars, 1862), *Diaphanasoma brachyurum* (Lievin, 1848) and *Polyphemus pediculus* (Linnaeus, 1761) – several times appeared and disappeared in the floodplain aquatic habitats on Samoilovsky Island during the observation period. *Simocephalus vetulus* (O.F. Muller, 1776) found conditions here to be favorable and formed the local population in the floodplain pools. *Acroperus harpae* (Baird, 1834) and *Holopedium gibberum* Zaddach, 1855 started to settle from low floodplain in neighboring water ecosystems of the first delta terrace with a height of 10–16 m. The spread of resting stages of zooplankton are likely to occur with the participation of waterfowl. In years with extremely high spring tide, the expansion of species, not typical for the area, was of a catastrophic nature. A massive invasion of certain species, for example *Holopedium gibberum* Zaddach, 1855, can cause a rapid restructuring of the lake biocoenosis and disturb the ecological balance in it, resulting in parasitic epizootic.

Key words: biological invasions, Lena River Delta, lake ecosystems, river flow, *Holopedium gibberum*

ВВЕДЕНИЕ

Изменения климата могут оказывать как прямое, так и опосредованное воздействие на структуру и функционирование арктических водных экосистем, на такие их параметры, как видовое разнообразие, комплекс доминантных видов, фенология отдельных видов, трофическая структура, продуктивность. Кроме того, климатические изменения способствуют увеличению количества биологических инвазий (Rautio and Korhola 2002; Adrian et al. 2009; Richardson, 2008; Rautio et al. 2011; Carter and Schindler 2012).

Большое число арктических рек способно обеспечивать пути для колонизации пресноводных видов, обитание которых в настоящее время (в силу климатических ограничений) определено субарктическими или умеренными областями водосборных бассейнов этих рек (Hebert et al. 2007). На фоне повышения температуры будет наблюдаться увеличение стока и усиление сезонных колебаний уровня воды в крупных арктических реках, возрастет продолжительность и частота экстремальных паводков (Petrson et al. 2002; Berezovskaya et al. 2005). В этих условиях речные водотоки будут оказывать более широкое воздействие на пойменные водоемы их водосборного бассейна и способствовать активному расселению фауны этих водоемов в северном направлении. Последнее повлечет за собой изменения ареалов распространения ряда видов и тем самым повлияет на биоразнообразие, как на локальном, так и на региональном уровнях (Wrona et al. 2006).

Река Лена с ее многочисленными притоками, сложной дельтой и разнообразными пойменными водоемами представляет собой один из обширнейших водных бассейнов земного шара (Керер [Kerer] 1968). Дельта р. Лены с площадью около 32 тыс. км^2 (Антонов [Antonov] 1967) – одна из крупнейших дельт в мире, богата различными водоемами термокарстового и старичного происхождения. Здесь насчитывается около 60 тыс. озер, в среднем на каждые 1000 км^2 приходится 2120 озер (Мостахов [Mostakhov] 1973), расположенных на различных в возрастном и геоморфологическом отношении уровнях дельты (пойма, первая, вторая и третья надпойменные террасы), сформировавшихся в позднем плейстоцене или в течение голоцена (Schwamborn 2002).

Пелагическая фауна озер играет большую роль не только в функционировании тундровых экосистем дельты Лены, являясь важным звеном пищевых цепей в водоемах, но и влияет на формирование планктонных комплексов прибрежных районов моря Лаптевых (Abramova and Tuschling 2005). Годовой сток р. Лены колеблется от 428 до 645 км^3, из которых 83% приходится на четыре летних месяца (июнь–сентябрь) (Антонов [Antonov] 1956). Большое влияние может оказывать эта речная магистраль и на распространение водных ракообразных. Попадая со стоком в низовья, разные виды могут формировать изолированные популяции, приуроченные к низовьям крупных рек, и расселяться затем по близлежащим тундровым водоемам (Вехов [Vekhov] 1981).

Первые сведения об элементах зоопланктона в устье р. Лены принадлежат В.М. Рылову [Rylov]

(1928), который обнаружил здесь четыре вида копепод. Первые пробы зоопланктона в самой р. Лене, от Якутска до начала Быковской протоки дельты (Рис. 1), были собраны летом 1925 г. А.Л. Бенинг [Bening] (1942), обработав эти материалы, приводит общий список планктонных организмов, включающий в себя 50 форм. Одной из особенностей ленского планктона автор считал присутствие в его составе *H. gibberum,* обнаруженного в р-не Жиганска, примерно в среднем течении р. Лены (Бенинг [Bening] 1942). Изучение зоопланктона непосредственно дельты р. Лены связано с деятельностью Якутского отделения ВНИОРХа, впервые летом 1942 г. обследовавшего Трофимовскую и Быковскую протоки (Рис. 1), а также мелкие водоемы дельты в гидробиологическом отношении. В общей сложности было обнаружено 37 форм зоопланктона, в том числе 16 видов ветвистоусых рачков (Cladocera), среди которых *H. gibberum* не фигурирует (Урбан [Urban] 1949).

Несколько позже выходит статья П.Л. Пирожникова и Е.Л. Шульги [Pirozhnikov and Shulga] (1957) с результатами анализа обширного материала по зоопланктону, собранного вновь на протяжении р. Лены от Якутска до начала дельты во время экспедиции Якутского отделения ВНИОРХа. Кроме того, были обследованы Оленекская и Туматская протоки дельты, бухта Тикси, Оленекский залив и залив Неелова. Из 75 форм зоопланктона, приведенных авторами, 14 видов принадлежат к ветвистоусым ракообразным; *H. gibberum* среди них отсутствует. Последний факт авторы связывают с повышенной общей минерализацией реки и, в частности, с относительно высоким содержанием хлоридов. По мнению П.Л. Пирожникова и Е.Л. Шульги [Pirozhnikov and Shulga] (1957) *H. gibberum* обитает в некоторых водоемах бассейна р. Лены, но, попадая непосредственно в реку, рачки, вероятнее всего, погибают, и единственная находка *H. gibberum* в районе Жиганска А.Л. Бенингом [Bening] (1942) указывает на попадание этого рачка из озер лесотундры. Отсутствие некоторых представителей Copepoda и Cladocera в составе ленского зоопланктона [среди них *H. gibberum* и *Polyphemus pediculus* (Linnaeus, 1761)], авторы определяют как отличительную черту пелагической фауны р. Лены от планктонных комплексов Енисея и Оби (Пирожников и Шульга [Pirozhnikov and Shulga] 1957).

Дальнейшие гидробиологические исследования р. Лены и ее дельты связаны с рыбохозяйственной экспедицией 1957 г., результаты которой наиболее полно изложены в работе Е.Ф. Керера [Kerer] (1968), где автором приводятся подробные сведения о зоопланктоне 12 пойменных озер, трех термокарстовых воронок и трех мелких проток в районе Оленекской протоки. Общий список планктонных организмов по всем водоемам насчитывает 139 форм, 26% (37 форм) из которых составляли Cladocera. В обширном списке видов зоопланктона различных озер поймы р. Лены и её дельты *H. gibberum* отсутствует.

Результаты гидробиологических исследований 1964 г. отражены в работе Р.А. Серкиной [Serkina] (1969). Материал был собран почти в тех же местах, что и во время экспедиции 1957 г. В составе зоопланктона проток дельты р. Лены обнаружено 26 видов, на приморских участках – 21 вид. В статье не приводятся видовые списки планктонной фауны, упоминаются лишь некоторые массовые виды коловраток (Rotifera) и веслоногих ракообразных (Copepoda).

Следующий этап изучения зоопланктона дельты р. Лены связан с созданием в 1985 г. заповедника «Усть-Ленский», в состав которого вошла большая часть территории дельты. С 1988 г. гидробиологические наблюдения проводятся на всех крупных протоках дельты и многочисленных разнотипных озерах. Начиная с 2000 г. ежегодные мониторинговые исследования ведутся в водоемах острова Самойловский, результаты которых публикуются в виде ежегодных отчетов заповедника («Летопись природы»).

В данной работе мы предприняли попытку проанализировать влияние р. Лены на состав и структуру планктонных сообществ пойменных водоемов и озер первой надпойменной террасы о. Самойловский за последние 15 лет (2000–2015 гг.). В контексте данной статьи термины «инвазивные виды» и «виды-вселенцы» условно применяются к видам, которые впервые отмечены в не характерных для них тундровых экосистемах дельты р. Лены. Ранее их распространение ограничивалось более умеренными областями водосборного бассейна р. Лены. Речь идет о расселении водных беспозвоночных и расширении их ареалов на север по климатическим причинам. Далее по тексту термины «инвазивные виды» и «виды-вселенцы» будут приведены в кавычках. Основное внимание

уделено появлению и распространению новых для дельты р. Лены видов ветвистоусых ракообразных (Cladocera) и, прежде всего, *Holopedium gibberum* Zaddach, 1855 в разнотипных озерах о. Самойловский. Мы определили этот вид согласно Мануйловой [Manujlova] (1964), но, учитывая последние генетические исследования представителей рода Holopedium, выявившие в этом роде три новых криптических вида, рачок, обнаруженный нами в озерах дельты р. Лены, может быть и *Holopedium glacialis*. Последний широко распространен в умеренных областях Северной Америки (Rowe et al. 2007).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Остров Самойловский площадью около 1200 га расположен в южной части дельты р. Лены (72° 22´N, 126°28´E), примерно в 120 км к югу от побережья моря Лаптевых (Рис. 1).

Остров состоит из низкой пойменной части на западе, которая ежегодно затапливается речными водами в весеннее половодье. Восточная (большая) часть острова представлена первой надпойменной террасой высотой 10–16 м, на которую речная вода во время весеннего паводка заходит только в годы высокого половодья. На этой части острова представлены все характерные для первой аллювиальной террасы дельты р. Лены типы озер: старичные, большие термокарстовые озера и маленькие озерки полигонально-валиковой тундры (Рис. 1).

На юге острова Самойловский расположена система из трех старичных озер (1–3, Рис. 1) с глубинами от 5 до 15 м. Мелководная прибрежная зона озер покрыта зарослями макрофитов (*Arctophila* sp. и *Carex* sp.). В озера 1 и 3 ежегодно заходит речная вода во время весеннего половодья, обычно в первую неделю июня. Озеро 2 подтапливается речными водами только в годы с аномально высоким весенним уровнем воды. Озера 4 и 5 мы отнесли к большим термокарстовым озерам, имеющим разный генезис (Рис. 1). Озеро 4 часто попадает под речное влияние, в него паводковые воды заходят со стороны низкой поймы. Западная часть озера мелководна и покрыта зарослями арктофилы. В открытой восточной части глубины достигают 6 м. В озеро 5 на высоком северном берегу острова речные воды не поступали как минимум последние 15 лет. Неравномерные заросли макрофитов встречаются по периметру этого озера. Глубины не превышают 5 м. Мелководный водоем 6 (<1 м глубиной) представляет собой остаток небольшой протоки. Ежегодно весной он полностью заливается речной водой, образуя вместе с окружающим понижением рельефа обширный бассейн. К концу лета от него остаётся узкий ручеёк с зарослями арктофилы по берегам. Водоем имеет постоянное сообщение с рекой. Все озера, кроме последнего, не промерзают зимой полностью, сохраняя у дна положительную температуру (Boike et al. 2015).

Пробы зоопланктона отбирались ежегодно в летний период с 2000 по 2015 гг. из перечисленных водоемов острова Самойловский (чаще всего в июле и августе). Последние три года сбор материала проводился также в конце зимы (апрель–май). Для летнего отбора проб использовали сети Апштейна с диаметром входного отверстия 25 см, длина конуса – 0.5 м, размер ячеи конуса – 100 и 200 μm. Количественные пробы брали в наиболее глубоком месте водоема, облавливая столб воды от дна до поверхности. Для получения качественных проб сеть протягивали в толще воды в разных частях водоема. Были выполнены как вертикальные, так и горизонтальные ловы. Зимний отбор проб проводили из лунки во льду сетью с теми же параметрами, но меньшего диаметра (20 см). Фиксировали материал 4% нейтральным формалином или 70% спиртом. Периодичность отбора проб зоопланктона в разные годы из разных водоемов варьировала от 3 до 10 дней. Одновременно измеряли температуру воды у поверхности. В отдельные годы проводили измерения электропроводности, pH, концентрации кислорода и хлорофилла «а». Всю пробу зоопланктона или её часть просчитывали в камере Богорова под бинокуляром. Определяли вид, пол и стадию развития организмов. Детальный таксономический анализ и снимки ракообразных были выполнены с использованием микроскопа Olympus BX60, оснащенного цифровой камерой.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для изученных озер о. Самойловский характерна низкая минерализация воды – < 200 мг/л. В ионном составе преобладают гидрокарбонат ионы, ионы кальция и магния. Вода практически

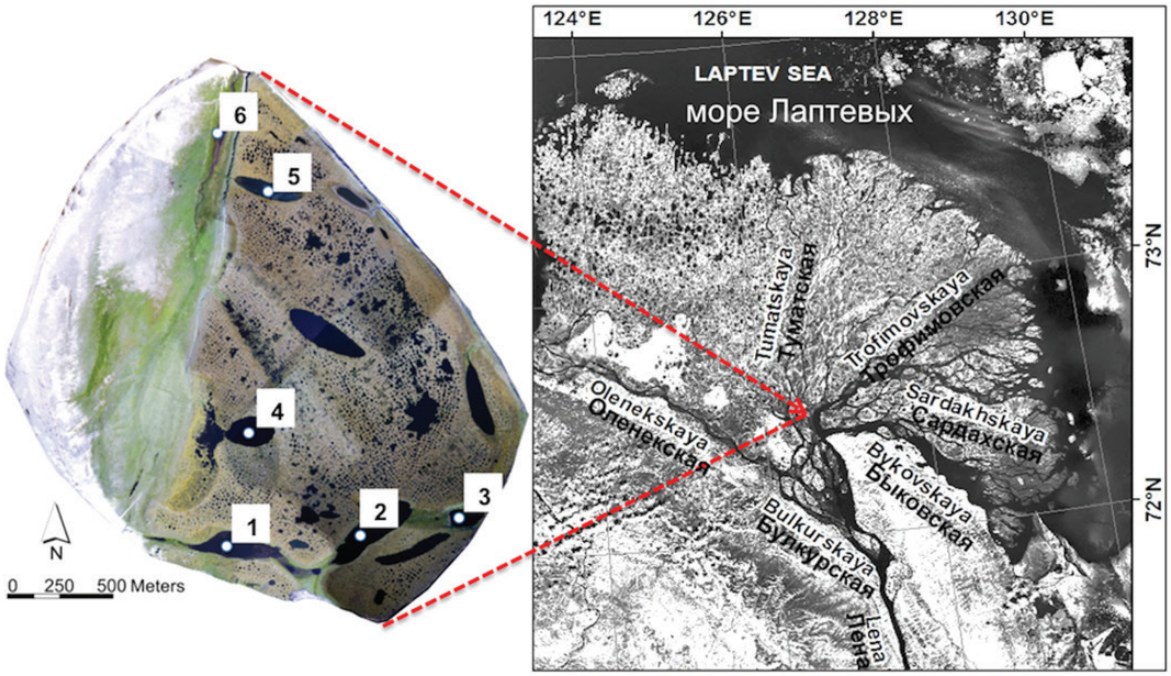

Рис. 1. Расположение острова Самойловский в дельте р. Лены (справа) и расположение обследованных водоемов на острове Самойловском (слева).

Fig. 1. Samoylov Island location within the Lena River Delta (right) and positions of investigated lakes on Samoylov Island (left).

бесцветная с хорошей прозрачностью до 4.5 м (Четверова и др. [Chetverova et al.] 2013). Средняя электропроводность в июле–августе обычно не превышает 127 мкСм/см. В конце мая, при активном таянии льда, электропроводность поверхностного слоя воды снижается до 8–10 мкСм/см. Реакция воды близка к нейтральной (pH 6.5–7.5). Насыщение воды кислородом составляет 60–70% и может достигать 100% в ветреные дни. За счет ветрового перемешивания аэробные условия благоприятны по всему столбу воды.

В апреле–мае во всех озерах о. Самойловский температура воды у поверхности была около 0 °C, придонная изменялась от 2.65 до 4.4 °C. Максимальная толщина льда в это время превышает 2 м. Лед полностью сходит только к началу июля. В середине июля вода у поверхности прогревается в среднем до 12–13 °C, понижаясь на 1–2 градуса в августе. Температурная стратификация воды выражена слабо или вовсе отсутствует. В мелких водоемах, таких как номер 6, температура воды может резко изменяться на 8–10 градусов, следуя за температурой воздуха. Период открытой воды составляет около трех месяцев.

Поступление биогенных элементов в озера происходит за счет их привноса рекой, вымывания из активного слоя почвы, а также в результате таяния снега и мерзлоты. Наибольшие концентрации фосфатов (до 5 мг/л) зафиксированы в термокарстовых озерах в начале июля, сразу после таяния снега и льда и до начала активации биологических процессов. Водоемы, подтапливаемые речной водой во время весеннего половодья, характеризуются высокими концентрациями кремния – до 1000 мг/л, содержание которого в два раза ниже в озерах, не попадающих под воздействие ленской воды (Четверова и др. [Chetverova et al.] 2009). Аналогичная картина наблюдается с распределением хлорофилла «а». Летом 2014 г. в озерах, в которые попала речная вода, средние концентрации хлорофилла в течение июля–августа изменялись от 1.2 до 2.7 мг/л. В незатопленном озере 5 содержание хлорофилла в те же месяцы было ниже (0.6–0.96 мг/л).

Всего в изученных водоемах (Рис. 1) нами было обнаружено 20 видов ветвистоусых ракообразных (Cladocera), из которых семь были встречены на этом острове впервые в течение последних 15 лет

Таблица 1. Список ветвистоусых ракообразных (Cladocera) в водоемах острова Самойловский: 1–3 – старичные озера; 4–5 – термокарстовые озера; 6 – пойменный водоем.

Table 1. List of Cladocera in the waters of the Samoilovsky Island: 1–3 – oxbow lakes; 4–5 – thermokarst lakes; and 6 – floodplain pond.

Виды (species) / Водоемы (water bodies)	1–3	4–5	6
Alonopsis elongata Sars, 1862	+		
Bosmina longirostris (O.F. Müller, 1776)	+		+
B. obtusirostris Sars, 1861	+	+	+
Bosminopsis deitersi Richard, 1895	+		+
Daphnia longispina (O.F. Müller, 1776)			+
D. longiremis Sars, 1862	+		
D. cuculata Sars, 1862	+		+
D. pulex s.l. (De Geer, 1778)	+	+	
D. middendorffiana Fisher, 1851		+	
Ceriodaphnia quadrangula (O.F. Müller, 1785)	+		+
Chydorus sphaericus s.l. (O.F. Müller, 1776)	+	+	+
Pseudochydorus globosus (Baird, 1843)		+	
Eurycercus lamellatus (Müller, 1785)			+
**Diaphanosoma brachyurum* (Lievin, 1848)			+
**Holopedium gibberum* Zaddach, 1855	+	+	+
**Polyphemus pediculus* (Linnaeus, 1761)	+		+
**Sida crystallina* (O.F. Müller, 1776)			+
**Limnosida frontosa* (Sars, 1862)			+
**Simocephalus vetulus* (O.F. Müller, 1776)			+
**Acroperus harpae* Baird, 1834	+		+

Примечание: * – виды впервые встреченные на острове Самойловском.

Note: * – species encountered on Samoilovsky Island for the first time.

(Табл. 1). *Sida crystallina* (O.F. Müller, 1776) была первым из этих семи видов, который присутствовал в единичных экземплярах в пробе, взятой из пойменного водоема 6 в начале августа 2001 г. Повторно *S. crystallina* была обнаружена в той же небольшой зарастающей макрофитами протоке в северной части острова в июле 2008 г. В этом же году впервые для района исследований в составе зоопланктона были встречены такие виды, как *Limnosida frontosa* (Sars, 1862), *Diaphanasoma brachyurum* (Lievin, 1848), *Simocephalus vetulus* (O.F. Muller, 1776), *P. pediculus* и *H. gibberum*

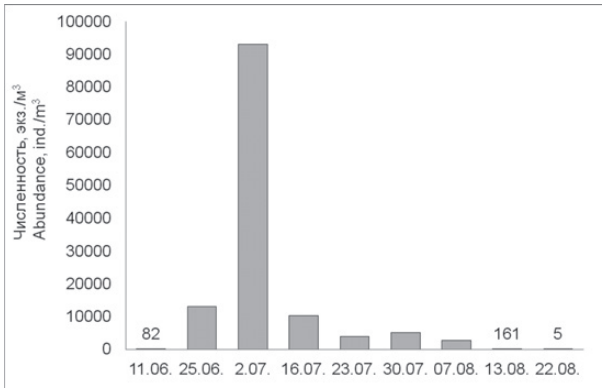

Рис. 2. Динамика численности *H. gibberum* (экз./м³) в старичном озере 1 летом 2014 г.

Fig. 2. Dynamics of *H. gibberum* abundance (ind./m³) in the oxbow lake 1 in summer 2014.

(Табл. 1). Численность всех перечисленных кладоцер не превышала 60 экз./м³, кроме *S. crystallina,* чьё количество достигало 360 экз./м³ в июле 2008 г. Тогда же *P. pediculus, H. gibberum и Acroperus harpae* (Baird, 1834) отмечены и в качественных пробах из озера 1, расположенного на первой надпойменной террасе острова Самойловский (Рис. 1).

В последующие годы наблюдений (2009–2013 гг.) половина перечисленных видов, кроме *S. vetulus*, *H. gibberum* и *A. harpae,* не была нами встречена в составе зоопланктона исследуемых озер. *S. vetulus* образовал устойчивую самовоспроизводящуюся популяцию в пойменном водоеме 6. *H. gibberum* периодически появлялся и исчезал в летнем планктоне различных водоемов первой надпойменной террасы и ни разу повторно не попался в пробах из поймы. В июле–августе 2009 г. *H. gibberum* был обнаружен не только в старичном озере 1, но и в термокарстовом озере 4 с численностью, изменяющейся от 30 до 60 экз./м³. Следующие находки этого рачка были сделаны в июле 2012 г. в озерах 1, 4 и 5 в количестве 0.2–2.2% от общей численности зоопланктона в пробах. Летом 2013 г. в озере 4 относительная численность *H. gibberum* достигала 11% от общего количества кладоцер в пробах и была равна численности аборигенного вида *Daphnia pulex* s.l. (De Geer, 1778). Среди ветвистоусых рачков присутствовал *A. harpae* – повторная находка вида после лета 2008 г. в планктоне водоемов острова Самойловский.

Весной 2014 г. уровень весеннего половодья оказался таким высоким, что речные воды полно-

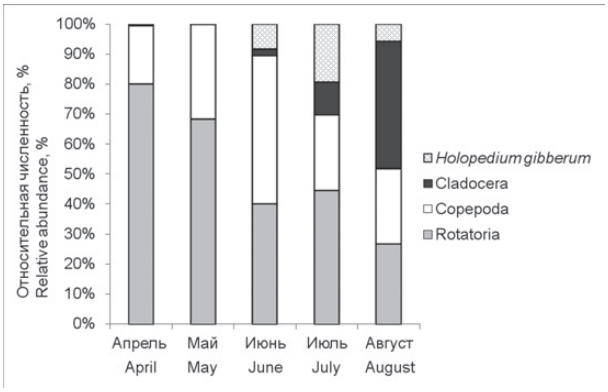

Рис. 3. Относительная численность (%) основных таксонов и доля *H. gibberum* в общей численности зоопланктона в старичном озере 1 летом 2014 г.

Fig. 3. Relative abundance (%) of mean taxa and share of *H. gibberum* in the total zooplankton abundance in the oxbow lake 1 in summer 2014.

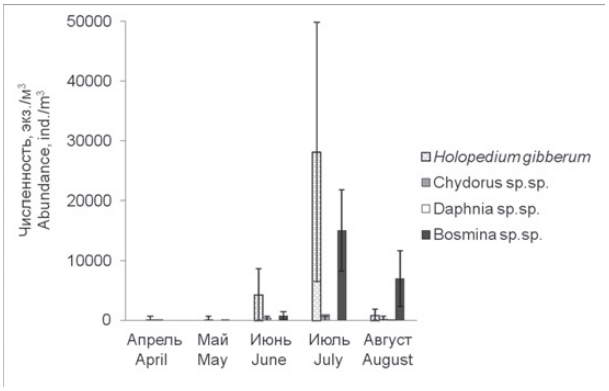

Рис. 4. Средняя численность (± стандартная ошибка) основных родов Cladocera (экз./м^3) в старичном озере 1 летом 2014 г.

Fig. 4. Average abundance (±SE) of Cladocera genus (ind./m^3) in oxbow lake 1 in summer 2014.

стью покрыли пойменную часть острова и в разной степени затопили практически все озера первой надпойменной террасы за исключением озера 5 на севере острова (Рис. 1). Речная вода попала в озера в первых числах июня, когда водоемы еще полностью покрыты льдом, не считая закраин, и значительно повысила уровень воды в них. Это вызвало поднятие льда и заметное увеличение закраин. Первые молодые особи *H. gibberum* были встречены в пробах из первого старичного озера 11 июня при температуре воды 2.4 °С. Число особей в планктоне быстро увеличивалось, достигнув своего максимума 2 июля, когда была зарегистрирована максимальная численность рачка (> 93 тыс. экз./м^3) при температуре воды 10.4 °С. В течение июля наблюдалось постепенное снижение численности *H. gibberum*, продолжавшееся до конца августа, когда кладоцера практически изчезла из состава пелагического сообщества (Рис. 2).

Следует отметить, что в старичных озерах на о. Самойловский ветвистоусые ракообразные (Cladocera) ранее никогда не являлись доминирующей группой планктонных организмов. В разные сезоны года здесь численно преобладали коловратки (Rotifera), составляя до 70–80% от обшей численности зоопланктона. Вторыми по количеству были веслоногие ракообразные (Copepoda). Их доля в общей численности пелагической фауны в летние месяцы достигала 20–30%. После половодья 2014 г. эта ситуация сохранилась только во втором старичном озере, куда *H. gibberum* не попал. Благодаря массовому появлению этого вида в пелагиали озера 1, относительная общая численность ветвистоусых ракообразных заметно в нем возросла (Рис. 3). Средняя относительная численность только одного *H. gibberum* составила в июне 2014 г. около 10% и в июле увеличилась до 20% от общей численности зоопланктона (Рис. 3).

Максимум был отмечен 16 июля, когда доля *H. gibberum* составила 38% от общего числа планктонных организмов, сократившись до 8% к концу этого месяца, а в конце августа и вовсе упала до 0.1%. Но и в августе, когда *H. gibberum* практически исчез из пелагиали озера, относительная численность кладоцер оставалась необычно высокой (до 45%) (Рис. 3). В это время среди кладоцер доминировали *Bosmina longirostris* (O.F. Müller, 1776) и *B. obtusirostris* Sars, 1861 (Рис. 4). Можно также отметить резкое увеличение общей численности зоопланктона в водоеме за счет бурного развития *H. gibberum*. По многолетним данным средняя общая численность планктона в июле в старичном озере 1 редко превышала 15 тыс. экз./м^3, но в июле 2014 г. средняя численность планктонных организмов в этом водоеме была примерно в 10 раз выше. В летний сезон 2014 г. *H. gibberum* присутствовал также в небольшом количестве, не более 2–3 % от общей численности организмов в пробах, в составе пелагической фауны старичного озера 3 и термокарстового озера 4.

Созревание молоди *H. gibberum,* появившейся в середине июня, происходило быстро. Самки с яйцами в выводковых камерах присутствовали в планктоне с середины июля до конца первой декады августа, на которую пришелся пик интен-

Рис. 5. Самка *H. gibberum* с покоящимися яйцами из старичного озера 1 летом 2014 г.

Fig. 5. Female of *H. gibberum* with resting eggs from oxbow lake 1 in summer 2014.

сивности размножения *H. gibberum*. В это время яйценосные самки составляли более 70% от общей численности рачков. В среднем на одну самку приходилось по 5–7 яиц. Яица были темного цвета с плотной оболочкой (Рис. 5). Их дальнейшее развитие не наблюдалось; по-видимому, яйца были покоящимися. Самцы за весь период наблюдений летом 2014 г. встречены не были, возможно, из-за их небольшого количества. В общей сложности время развития одной генерации в озере 1 заняло около 70 дней летом 2014 г.

Латентные яйца *H. gibberum,* благополучно перезимовавшие в озере 1 на острове Самойловский, летом 2015 г. дали новую генерацию рачков. При этом в апреле–мае этого года *H. gibberum* в составе озерного планктона отсутствовал. В первых числах июня, когда наблюдалось весеннее половодье, незначительное количество речной воды (по сравнению с предыдущим годом) попало в озеро 1, не вызвав каких-либо заметных изменений в составе его пелагической фауны. В пробе, взятой из озера в начале июля при температуре воды 5.9 °C, численность голопедиума уже составила > 16 тыс. экз./м^3 или около 20% от общей численности зоопланктона в пробах. В популяции в это время преобладали самки без яиц. Появившиеся во второй половине июля яйценосные самки *H. gibberum* имели в большинстве своем партеногенитические

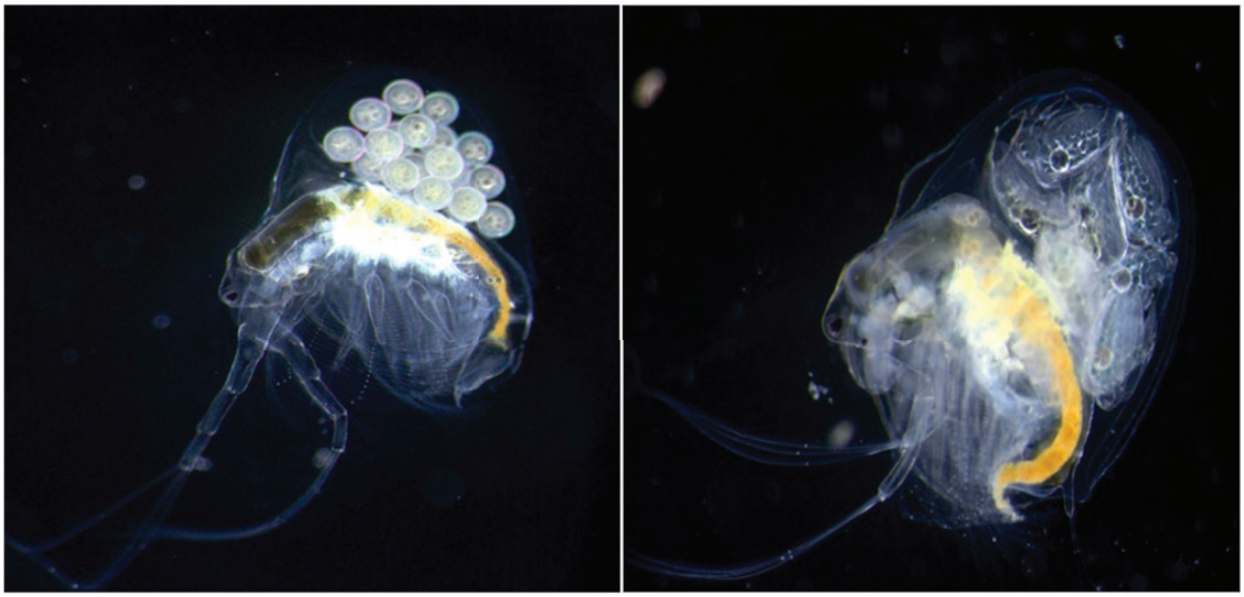

Рис. 6. Самки *H. gibberum* с партеногенетическими яйцами (слева) и с зародышами (справа) в старичной озере 1 летом 2015 г.

Fig. 6. Female of *H. gibberum* with partenogenetic eggs (left) and with embryons (right) from oxbow lake 1 in summer 2015.

яйца, которые начинали развиваться без задержки (Рис. 6). Среднее количество яиц на одну самку было выше, чем в предыдущем году, и составило 11–12 яиц. Как и летом 2014 г., самцы в популяции *H. gibberum* обнаружены не были.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проникновения «видов-вселенцев» в водоемы южной части дельты р. Лены неоднократно фиксировались в течение последних 15 лет. Это напрямую связано с заметными изменениями гидрологического режима реки в этот период. По данным Института водных проблем в последнее десятилетие на р. Лене отмечался более ранний и интенсивный подъем волны весеннего половодья. Наступление пика половодья сдвинулось на 5 дней, на более ранние сроки, а значение максимального расхода увеличилось на 7500 м^3/с (9%). Среднегодовой объем стока р. Лены только за последнее десятилетие вырос на 97 км^3, что по отношению к предыдущему десятилетию составляет 19.6% (Отчет [Report] 2012).

На первом этапе наших наблюдений (2000–2007 гг.), появление новых видов в составе пелагической фауны водоемов о. Самойловский носило эпизодический характер. Первыми колонистами из ветвистоусых ракообразных были *S. crystallina* и циклопы *Macrocyclops albidus* (Jurine, 1820) и *Paracyclops fimbriatus* (Fischer, 1853), встречавшиеся в отдельные годы в пойменном водоеме 6. В дальнейшем *P. fimbriatus* был обнаружен в некоторых термокарстовых озерах первой надпойменной террасы о. Самойловский. Прежние единичные находки *M. albidus* уже имели место в озерах в районе Оленекской протоки (Абрамова [Abramova] 1996). Все три рачка фигурируют в видовом списке зоопланктона пойменных водоемов низовий р. Лены (Керер [Kerer] 1968).

На втором этапе исследований (2008–2015 гг.) экспансия новых видов планктонных беспозвоночных стала носить более выраженный характер. В вершине дельты р. Лены, по данным Тиксинского управления по гидрометеорологии, максимальный уровень весеннего половодья в 2008 г. пришелся на 2 июня и составил 1168 см, что на 223 см выше среднемноголетнего уровня в этом районе. Речная вода подтопила почти все водоемы острова Самойловский, что привело к появлению в летнем планктоне семи видов ветвистоусых ракообразных, не характерных для района наших исследований: *L. frontosa*, *D. brachyurum*, *S. vetulus*, *S. crystallina, A. harpae, P. pediculus* и *H. gibberum*. Первые два вида ранее фигурировали в списках планктона двух проток дельты р. Лены (Пирожников и Шульга [Pirozhnikov and Shulga] 1957). Остальные из перечисленных видов, за исключением *H. gibberum,* широко представлены в пойменных прирусловых озерах бассейна р. Лены (Керер [Kerer] 1968).

Из веслоногих ракообразных, встреченных нами впервые в составе пелагической фауны пойменного водоема 6 в разные летние сезоны, интересно отметить двух калянид: *Eurytemora arctica* Wilson et Tash, 1966 и *Eurytemora gracilicauda* Akatova, 1949. *E. arctica* является новым видом не только для дельты р. Лены, но и для Палеарктики в целом. Прежде сведения о распространении *E. arctica* ограничивались водоемами Аляски (Боруцкий и др. [Borutskiy et al.] 1991). Мы не можем с уверенностью утверждать, что появление этого вида в планктоне на острове Самойловский, является результатом его заноса водами р. Лены из более южных районов. Как и на Аляске, *E. arctica* обнаружена нами в небольших озерках полигонально-валиковой тундры и временных водоемах пойменной части острова. По всей видимости, это – типичные для данного вида биотопы. Что касается *E. gracilicauda,* то известно, что вид обитает в пойменных водоемах нижнего течения р. Колымы, на северо-восточном побережье Камчатки и на западе Аляски (Акатова [Akatova] 1949; Heron 1964). Недавно был описан новый подвид этого вида – *Eurytemora gracilicauda occidentalis* E. Fefilova, 2008 с островов Баренцева моря (Фефилова [Fefilova] 2008). В литературе отсутствуют сведения о каких-либо находках *E. gracilicauda* в водоемах бассейна р. Лены. Вопрос о происхождении и распространении *E. arctica,* как и *E. gracilicauda,* в районе наших исследований требует дальнейшего изучения.

Следующее высокое весеннее половодье наблюдалось в 2014 г., когда почти весь о. Самойловский вновь оказался затоплен речной водой. Это вызвало различного уровня изменения в составе планктонных сообществ отдельных водоемов. В летних сборах из старичного озера 2 в единичных экземплярах была обнаружена мизида *Mysis relicta* Loven, 1862, никогда прежде не встречавшаяся в планктоне этого озера. Вид имеет

циркумполярное распространение и населяет глубокие, холодные и олиготрофные озера (Scharf and Koschel 2004). Во временных водоемах пойменной части острова Самойловский снова была обнаружена *E. arctica,* а в третьем старичном озере – *E. gracilicauda*. Следует отметить и появление в 2014 г. в пелагических сообществах старичных озер 1 и 3 коловратки *Brachionus quadridentatus* (Hermann, 1783) с численностью, не превышающей 1% от общей численности организмов в пробах. Ранее этот вид неоднократно встречался в низкой пойменной части острова и отсутствовал в составе планктона озер первой надпойменной террасы. На фоне всех перечисленных выше инвазий ситуацию с *H. gibberum,* наблюдаемую летом 2014 г., можно образно назвать настоящим нашествием.

H. gibberum относится к видам с преимущественно голарктическим распространением, сплошной ареал которого ограничен таежной зоной. В более южных широтах вид встречается фрагментарно, в основном в реликтовых водоемах, сохранившихся со времен оледенения (Коровчинский [Korovchinskiy] 2004). Известно, что последнее оледенение в плейстоцене сыграло большую роль в распространении различных организмов, в том числе и планктонных беспозвоночных (Weider and Hobaek 2000; Rautio et al. 2011). Существует мнение, что *H. gibberum* сохранился в свободной от ледника Берингии и уже оттуда начал распространяться по всей Арктике (Hebert et al. 2007). При анализе циркумполярного распределения пресноводной фауны этот вид был встречен только в озерах Сибирского сектора Берингии (Samchishina et al. 2008), восточнее дельты р. Лены. *H. gibberum* может служить индикатором олиготрофии водоемов (Pejler 1965), предпочитая водную среду с низким уровнем минерализации и (даже в пределах основного ареала) заселяя далеко не все водоемы (Rowe 2000). Вид обычен при pH воды 4.0–7.5 и концентрациях кальция, не привышающих 20 ppm (Hamilton 1958), но и в рамках этих характеристик распределение *H. gibberum* носит нерегулярный характер, что говорит о существовании других факторов, влияющих на распространение этой крупной кладоцеры. Анализ сезонной динамики и размерной структуры популяции *H. gibberum* в озерах Швеции показал их строгую зависимость от присутствия и состава хищных рыб в водоеме (Stenson 1973). Кроме того, динамика численности рачка и его жизненный цикл могут иметь прямую зависимость от температурного режима водной среды (Podshivalina et al. 2012) и от концентрации кальция в водоемах. Уменьшение кальция в воде считается основной причиной повсеместного заселения голопедиумом озер восточных районов Северной Америки (Jeziorski et al. 2015).

Выше было показано, что *H. gibberum* неоднократно появлялся в одних озерах о. Самойловский и исчезал в других в течение 15 лет наблюдений. После высокого половодья 2008 г., когда рачок был впервые обнаружен в пойменном водоеме 6, его дальнейшее распространение из низкой поймы по озерам первой надпойменной террасы могло происходить за счет переноса покоящихся стадий водоплавающими птицами (Reid and Reed 1994). Нельзя исключить и возможность нашего участия в расселении вида по острову при сборе проб планктонной сетью, но ни в одном из водоемов *H. gibberum* не демонстрировал столь бурного развития, как летом 2014 г. в старичном озере 1. Очевидно, что случайный занос любого вида в новое местообитание не приводит автоматически к его натурализации и прогрессу. Натурализация вселенцев происходит на фоне взаимодействия с аборигенными видами, в первую очередь близкородственными. Сценарии этого взаимодействия варьируют от сосуществования до конкурентного вытеснения (Alimov and Bogutskaya 2004; Lazareva 2008). Важным моментом также является наличие/отсутствие позвоночных хищников в водоеме, которые зачастую определяют состав и размерную структуру популяций населяющего его планктонного сообщества. Считается, что крупные представители зоопланктона выедаются рыбами более активно, чем мелкий зоопланктон (O'Brien et al. 1979). С другой стороны, мелкий планктон, а также молодь крупных видов могут попадать под пресс со стороны беспозвоночных хищников (O'Brien and Kettle 1979).

Мы можем только предположить, какие из вышеприведенных факторов (пищевая конкуренция, позвоночные или беспозвоночные хищники) в большей степени смогут повлиять на успешность акклиматизации *H. gibberum* в арктической водной экосистеме. Специальное изучение рыб, населяющих водоемы острова Самойловский, не проводилось. Известно, что в составе ихтиофауны озер есть постоянный обитатель – колюшка де-

вятииглая (*Pungitius pungitius* Linnaeus, 1758), но могут встречаться и крупные виды сиговых рыб – чир *Coregonus nasus* (Pallas, 1776), сиг *C. lavaretus* Linnaeus, 1758 и муксун *C. muksun* (Pallas, 1814), находки которых отмечались в озерах 1, 3 и 4 первой надпойменной терассы. Рыба заходит в эти озера во время весеннего паводка и остается в них после спада весеннего половодья. В остальных озерах острова Самойловский встречается только колюшка, или рыба отсутствует вовсе. По всей видимости, появившийся в водоеме *H. gibberum* будет более предпочтителен в качестве пищевого объекта для рыб, благодаря своим крупным размерам (O'Brien and Kettle 1979).

Существует также вероятность, что крупный *H. gibberum* может составить серьезную пищевую конкуренцию более мелким видам-фильтраторам в старичном водоеме. Конкурентное превосходство крупных видов зоопланктона обусловлено их большей эффективностью отфильтровывания пищевых объектов (Brooks and Dodson 1965).

Из массовых аборигенных обитателей рачкового планктона в старичных озерах 1–3 можно выделить три вида калянид – *Limnocalanus johanseni* Marsh, 1920, *Eurytemora bilobata* Akatova, 1949 и *Eurytemora foveola* (Johnson M.W., 1961). Последний вид, как и *E. arctica,* является новым для пелагической фауны Палеарктики и представляет значительный интерес для дальнейшего, более детального изучения. Единственное известное местонахождение этого рачка – лагуны Аляски (Боруцкий и др. [Borutskiy] 1991). Все три копеподы являются фильтраторами и играют заметную роль в численности и биомассе зоопланктона старичных водоемов. Среди кладоцер в этих озерах доминируют тонкие фильтраторы *B. longirostris* и *B. obtusirostris*, на втором месте по численности стоит *Chydorus sphaericus* s.l. (O.F. Müller, 1776). В данном случае не только способность быстро отфильтровывать пищу, но и обилие, а также состав кормовых объектов в водоеме могут определять взаимоотношения местной фауны и «вида-вселенца» (Hoenicke and Goldman 1987), варьируя от избирательного разделения ресурсов (Allan 1973) до прямой конкуренции (Thelen 2012). Судя по сравнительно высокой численности босмин в августе 2014 г., мелкие кладоцеры не пострадали от появления пищевого конкурента, но при этом существенно сократилась относительная численность коловраток и копепод (Рис. 3).

Не стоит выпускать из внимания и хищных беспозвоночных в старичных озерах, где, кроме многочисленных циклопов, в планктоне присутствует (хотя и с невысокой численностью) крупная хищная калянида *Heterocope borealis* (Fischer, 1851). Известно, что виды рода Heterocope способны заметно влиять на численность дафний (Dzualowski and O'Brien 2004). Эксперименты с *H. gibberum* показывают, что если с них удалить прозрачный чехол, покрывающий всё тело, то они подвергаются достаточно сильному выеданию беспозвоночным хищником, в то время как интактные особи практически недоступны для схватывания (чехол увеличивает размеры особи почти в 3 раза) (O'Brien and Kettle 1979). В этой ситуации при достаточной кормовой базе и при условии умеренного пресса со стороны рыб *H. gibberum* может быть вполне успешен в упрочении своих позиций в новом для него биоценозе старичного озера на острове Самойловский.

Как будут складываться отношения между голопедиумом и аборигенными видами пелагической фауны и различного рода хищниками, покажет время. На настоящий момент можно говорить только об одной очевидной причине, препятствующей успешной натурализации голопедиума в водоемах острова Самойловский, – это паразиты. В июле 2015 г. большая доля особей *H. gibberum* оказалась зараженной. Тело рачков было буквально насквозь пронизано нитями, торчащими наружу и напоминающими гифы гриба (Рис. 7). В конце концов это заканчивалось гибелью рачков. Последнее говорит о явно антагонистическом типе отношений хозяина и паразита. Проявляя высокую патогенность, паразит приводит к гибели своего хозяина, влияя негативно на численность его популяции (Воронин [Voronin] 1991). В этой ситуации положительную роль для *H. gibberum* может сыграть наличие в водоеме зрительных позвоночных хищников. Рыбами в первую очередь выедаются сильно зараженные, ослабленные особи с пониженной подвижностью. В этом случае позвоночные выступают в роли своеобразных санитаров популяций водных беспозвоночных, резко снижая их зараженность паразитами и эпибионтами (Воронин [Voronin] 1991). Однако лабораторные исследования, проведенные на зараженных дрожжами дафниях, показали, что их выедание рыбами вовсе не гарантирует полное исчезновение паразита в водоеме. Около 50%

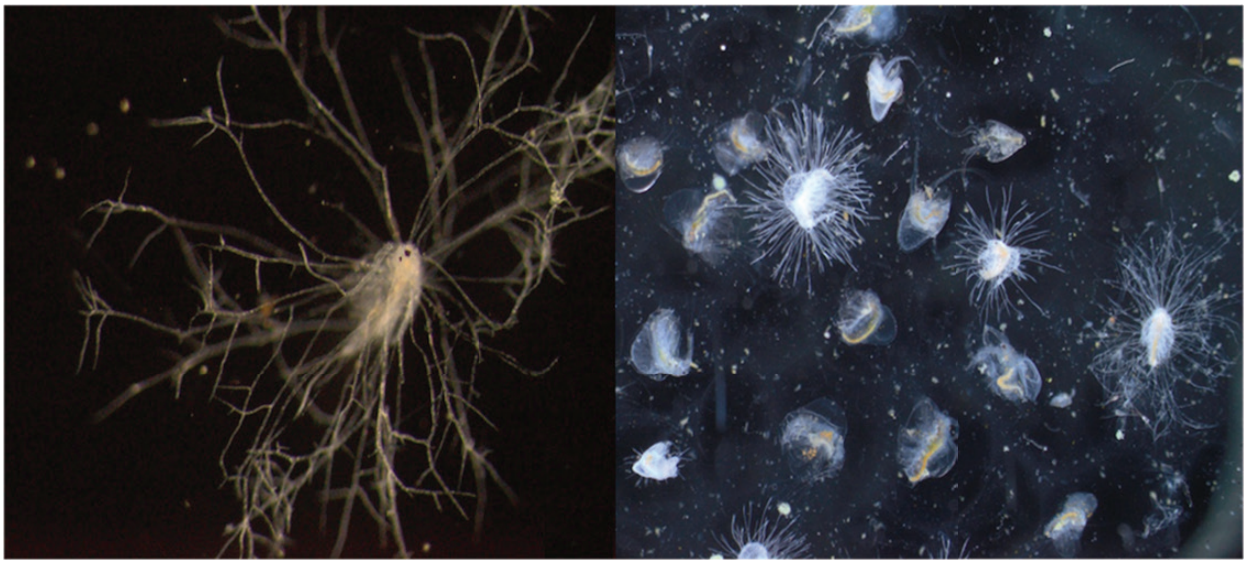

Рис. 7. Зараженная особь *H. gibberum* (слева) и общий вид популяции (справа) в конце июля 2015 в старичном озере 1.

Fig 7. The infected individual of *H. gibberum* (left) and the general view of the population (right) at the end of July 2015 in the oxbow lake 1.

жизнеспособных спор с пеллетами рыб возвращается обратно в водную экосистему. Этого вполне достаточно для сохранения угрозы эпидемии в естественных популяциях (Duffy 2009).

Анализируя возрастную структуру популяции *H. gibberum* в озере 1 летом 2014 г., следует отметить, что в середине июня вид был представлен только ювенильными особями. Рачок не встречался в этом озере летом предыдущего года. По-видимому, молодь, обнаруженная в июне 2014 г., – это генерация, занесенная в озеро во время весеннего половодья в стадии яйца, так как сами рачки, по мнению П.Л. Пирожникова и Е.Л. Шульги [Pirozhnikov and Shulga] (1957), в речной воде погибают из-за её высокой минерализации и высокого содержания хлоридов. И это выглядит достоверным, так как за всю многолетнюю историю изучения зоопланктона р. Лены зафиксирована только одна находка *H. gibberum* в речной воде (Бенинг [Bening] 1942).

Предположение, что именно яйца, а не молодь *H. gibberum* попали в озеро 1 на острове Самойловский в половодье 2014 г., означает, что паразит уже присутствовал в водоеме или был занесен в него во время половодья одновременно с яйцами голопедиума. Однако, зараженные особи *H. gibberum* не были встречены нами летом 2014 г., когда плотность популяция была особенно высокой (Рис. 2), – обстоятельство, как известно, способствующее развитию разного рода эпизоотий. Эпизоотия проявилась только в следующем 2015 г. при значительно меньшей численности *H. gibberum* в озере. Визуально к концу июля около половины особей в популяции были поражены гифами гриба. Случаи паразитизма, как и комменсализма, встречаются довольно часто в мелких водоемах пойменной части острова Самойловский, где к концу лета численность зоопланктона бывает очень высокой при небольшом объеме воды. Заражению паразитами (грибами и сосущими инфузориями) чаще всего подвержены циклопы. В больших озерах (как старичных, так и термокарстовых) случаи массового заражения паразитами, особенно среди ветвистоусых ракообразных, в течение 15 лет наблюдений на о. Самойловский отмечены не были. Существуют сложные механизмы регуляции паразито-хозяинных взаимоотношений, которые обеспечивают выработку устойчивости данной паразитарной системы на популяционном уровне и определяют длительное и успешное их существование (Евланов [Evlanov] 1993). Очевидно, появление в большом количестве нового вида-хозяина в водоеме привело к нарушению баланса в экосистеме и вспышке численности и активности паразита.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В связи с потеплением климата наблюдаются резкие изменения гидрологического режима р. Лены, особенно ярко выраженные в последние десятилетия. Более ранние сроки и высокий уровень весеннего половодья способствуют усилению экспансии гидробионтов, характерных для водоемов умеренных областей водосборного бассейна р. Лены, в более северные районы. Высокий весенний уровень делает возможным влияние речных вод на формирование пелагических комплексов не только пойменных озер дельты р. Лены, но и водоемов, расположенных на первой надпойменной террасе с высотой 10–16 м. Разнотипные озера первой террасы дельты р. Лены характеризуются устойчивой, сформированной структурой пелагических сообществ, имеющих свою специфику. Исследования показали, что уровень экспансии отдельных «инвазийных видов», как, например *H. gibberum*, может носить лавинообразный характер, вызывая резкие изменения в структуре водной экосистемы. Это выражается в изменении относительной численности основных групп планктонных организмов и, как следствие, приводит к трансформации пищевых цепей в водоеме. Кроме того, исследования показали, что катастрофические нашествия чужеродных видов беспозвоночных могут сопровождаться развитием эпизоотий и нарушением экологического равновесия в арктических водных экосистемах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Наши исследования в дельте р. Лены проводились согласно программе НИР ФГБУ ГПЗ «Усть-Ленский» и в рамках ежегодной российско-немецкой экспедиции «Lena-Delta» (AWI, Потсдам; ААНИИ, Санкт-Петербург). Мы искренне благодарим российских и немецких коллег за техническую помощь и организацию сбора материала. Частично работа выполнена при поддержке российско-немецкой лаборатории для морских и полярных исследований им. О. Шмидта (проект № D1551) (ААНИИ, Санкт-Петербург), а также при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 14-04-00932). Авторы выражают огромную благодарность за предоставленную возможность обработки материалов на научной станции о. Самойловский (ИНГГ, Сиб. отд. РАН, Новосибирск).

ЛИТЕРАТУРА

Abramova E.N. 1996. Copepoda (Crustacea, Copepoda) of the Lena Delta Reserve. Hydrobiological investigations in natural reserves, Moscow, 8: 5–16. [In Russian].

Abramova E. and Tuschling K. 2005. A 12-year study of the seasonal and interannual dynamics of mesozooplankton in the Laptev Sea: Significance of salinity regime and life cycle patterns. *Global and Planetary Change*, **48**(1–3): 141–164.

Adrian R., O'Reilly C.M., Zagarese H., Baines S.B., Hessen D.O., Keller W., Livingstone D.M., Sommaruga R., Straile D., Donk E.V., Weyhenmeyer G.A. and Winder M. 2009. Lakes as sentinels of climate change. *Limnology and Oceanography*, **54**(6, part 2): 2283–2297.

Akatova N.A. 1949. Zooplankton of Kolyma River and its basin. *Uchenye Zapiski Leningradskogo Universiteta. Seriya Biologicheskikh Nauk,* **126**(21): 341–367. [In Russian].

Alimov A.F. and Bogutskaya N.G. (Eds.). 2004. Biological invasions in aquatic and terrestrial ecosystems. KMK Press, Moscow, 436 p.

Allan J.D. 1973. Competition and the relative abundances of two cladocerans. *Ecology*, **54**: 484–498.

Antonov B.C. 1956. The level regime of the Lena River in the spring and autumn periods. *Proceedings of Arctic Research Institute,* **204**(1): 18–61. [In Russian].

Antonov B.C. 1967. The mouth area of the Lena River (hydrological survey). Leningrad, Gidrometeoizdat: 10–34. [In Russian].

Bening A.L. 1942. About the Lena River plankton. *Izvestiya Biologo-Geograficheskogo NII pri Irkutskom Gos. Universitete*, **9**(3–4): 217–230. [In Russian].

Berezovskaya S., Daqing Y. and Hinzman L. 2005. Long-term annual water balance analysis of the Lena River. *Global and Planetary Change,* **48**(1–3): 84–95.

Boike J., Georgi C., Kirilin G., Muster S., Abramova K., Fedorova I., Chetverova A., Grigoriev M., Bornemann N. and Langer M. 2015. Thermal processes of thermokarst lakes in the continuous permafrost zone of northern Siberia – observations and modeling (Lena River Delta, Siberia). *Biogeosciences*, **12**: 1–24, www.biogeosciences.net/12/1/2015/ doi:10.5194/bg-12-1-2015.

Borutsky E.V., Stepanova L.A. and Kos M.C. 1991. Key to Freshwater Calanoida of the USSR. Nauka, Saint Petersburg, 503. [In Russian].

Brooks J.L. and Dodson S.I. 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, **150**: 28–35.

Carter J.L. and Schindler D.E. 2012. Responses of zooplankton populations to four decades of climate warming in lakes of Southwestern Alaska. *Ecosystems*, **15**: 1010–1026.

Chetverova A.A., Fedorov I.V., Potapova T.M. and Boike J. 2013. Hydrological and geochemical features

of the current state of the lakes on Samoylov Island in the Lena River Delta. Problemy Arktiki i Antarktiki. Saint Petersburg, Arktichesky i Antarktichesky Nauchno-Issledovatelsky Institut, **1**(95): 97–110. [In Russian].

Duffy M.A. 2009. Staying alive: The post-consumption fate of parasite spores and its implications for disease dynamics. *Limnology and Oceanography*, **54**(3): 770–773.

Dzialowski A.R. and O'Brien W.J. 2004. Is competition important to arctic zooplankton community structur? *Freshwater Biology*, **49**: 1103–1111. doi: 10.1111/j.1365-2427.2004.01250.x

Evlanov I.A. 1993. The environmental aspects of sustainability parasitic systems (fish parasites as example): Abstract of the Doctor of Biological Sciences thesis. Tolyatti, 382 p. [In Russian].

Fefilova E.B. 2008. New species of the genus Moraria (Copepoda, Harpacticoida) and subspecies of the Eurytemora genus (Calanoida) from the Barents Sea islands. *Zoologicheskiy Zhurnal*, **87**(4): 393–402. [In Russian].

Hamilton J.D. 1958. On the biology of *Holopedium gibberum* Zaddach (Crustacea: Cladocera). *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, **13**: 785–788.

Hebert P.D.N., Rowe C.L. and Adamowi S.J. 2007. Life at low temperatures: A novel breeding-system adjustment in polar cladoceran. *Limnology and Oceanography*, **52**(6): 2507–2518.

Heron G.A. 1964. Seven species of Eurytemora (Copepoda) from Northwestern North America. *Crustaceana*. **7**(3): 199–211.

Hoenicke R. and Goldman C. 1987. Resource dynamics and seasonal changes in competitive interactions among three cladoceran species. *Journal of Plankton Research,* **9**(3): 397–417.

Jeziorski A., Tanentzap A.J., Yan N.D., Paterson M., Palmer M.E., Korosi J.B., Rusak J.A., Arts M.T., Keller W., Ingram R., Cairns A. and Smol J.P. 2015. The jellification of north temperate lakes. *Proceeding of the Royal Society B*, **82**: 20142449. http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.2449

Kerer E.F. 1968. Zooplankton of the floodplain lakes in the lower reaches of the Lena River. *Uchenye zapiski Leningradskogo Gos. Ped. Instituta*, **311**(1): 37–60. [In Russian].

Korovchinsky N.M. 2004. Cladocera of the order Ctenopoda of the world fauna: morphology, taxonomy, ecology and zoogeography. Moscow, KMK Press, 410 p. [In Russian].

Lazareva V.I. 2008. Distribution and Special Traits of Naturalization of new and rare Zooplankton Species in waterbodies of the Upper Volga Basin. *Inland Water Biology*, **1**(1): 76–83.

Manujlova E.F. 1964. Cladocerans fauna of the USSR. Nauka, Moskva-Leningrad: 328 p. [In Russian].

Mostakhov C.E. 1973. Lakes in the cryolithozone of the USSR. Ground waters of the cryolithozone. 2nd International Conference on Permafrost Studies. Yakutsk, **5**: 118–120. [In Russian].

O'Brien W.J. and Kettle D. 1979. Helmets and invisible armor: structures reducing predation from tactile and visual planktivores. *Ecology*, **60**(2): 287–294.

O'Brein W.J., C. Buchanan and Haney J.F. 1979. Arctic Zooplankton Community Structure: Exception to Some General Rules. *Arctic*, **32**(3): 237–247.

Pejler B. 1965. Regional-ecological studies of Swidish freshwater zooplankton. *Zoologiska Bidrag Uppsala*, **36**: 407–515.

Petrson B.J., Holmes R.M., McClelland J.W., Vorosmarty C.J., Shiklomanov I.A., Shiklomanov A.I., Lammers R.B. and Rahmstorf S. 2002. Increiasing river discharge to the Arctic Ocean. *Science*, **298**: 2171–2173.

Pirozhnikov P.L. and Shulga E.L. 1957. The main characteristics of zooplankton from the Lower Lena River. *Trudy Vsesoyuznogo Gidrobiologicheskogo Obshchestva,* **8**: 219–230 [In Russian].

Podshivalina V.N., Sheveleva N.G. and Bayanov N.G. 2012. Biology and Ecology of *Holopedium gibberum* (Branchiopoda: Cladocera, Ctenopoda) in Palearctic. *Hydrobiological Journal*, **48**(6): 28–36.

Rautio M. and Korhola A. 2002. Effects of ultraviolet radiation and dissolved organic carbon on the survival of subarctic zooplankton. *Polar Biol*ogy, **25**: 460–468.

Rautio M., Dufresne F., Laurion I., Bonilla S., Vincent W.F. and Christoffersen K.S. 2011. Shallow freshwater ecosystems of the circumpolar Arctic. *Ecoscience,* **18**(3): 204–222.

Reid J.W. and Reed E.B. 1994. First Records of Two Neotropical Species of Mesocyclops (Copepoda) from Yukon Territory: Cases of Passiv Dispersal? *Arctic*, **47**(1): 80–87.

Report on research work. 2012. Studies of the sensitivity of large rivers of the Arctic basin to climate change. Institute of Water Problems, Moscow: 1–103. [In Russian].

Richardson A.J. 2008. In hot water: zooplankton and climate change. *ICES Journal of Marine Science,* **65**: 279–295.

Rowe C.L. 2000. Global distribution, phylogeny and taxonomy of the freshwater zooplankton genus *Holopedium*. MSthesis. University of Guelpf, Ontario, 323 p.

Rowe C.L., Adamowicz S.J. and Hebert P.D.N. 2007. Three new cryptic species of the freshwater zooplankton genus *Holopedium* (Crustacea: Branchiopoda: Ctenopoda), revealed by genetic methods. *Zootaxa*, 1656: 1–49.

Rylov V.M. 1928. Materials on the fauna of freshwater copepods (Copepoda, Calanoida) of the Northern Siberia. *Trudy komissii po izucheniyu Yakutskoy ASSR*, **11**: 1–32. [in Russian].

Samchyshyna L., Hansson L.-A. and Christoffersen K. 2008. Patterns in the distribution of Arctic freshwater zooplankton related to glaciation history. *Polar Biology*, **31**: 1427–1435.

Scharf J. and Koschel R., 2004. Distribution, abundance and life history of Mysis relicta (Loven) in the Feldberg Lake District, Germany. *Limnologica*, **34**: 199–212.

Schwamborn G., Rachold V., and Grigoriev M.N. 2002. Late quaternary sedimentation history of the Lena Delta, *Quaternary International*, **89**: 119–134.

Serkina R.A.1969. Plankton and benthos of the Lena Delta and adjacent coastal waters. *Trudy Yakutskogo otdeleniya Sibirskogo NII rybnogo khozyaistva*, **3**: 188–196. [In Russian].

Stenson J.A.E. 1973. On predation and *Holopedium gibberum* (Zaddch) distribution. *Limnology and Oceanography*, **18**(6): 1005–1010.

Thelen A.C. 2012. Population dynamics of Holopedium gibberum in a Pacific Northwest drinking water reservoir: effects of temperature, food, and competition. MS thesis. Washington State University, Washington, 38p.

Urban V.V. 1949. Hydrobiologycal investigations in the Lena Delta. *Izvestiya VNIORKH*, **29**: 75–95. [In Russian].

Vekhov N.V. 1981. Fauna and distribution of Cladocera of the Daphniidae and Bosminidae families in the Arctic and sub-Arctic bodies of water of Europe. *Bulleten Moskovskogo Obshestva Ispytateley Prirody, Otdel Biologicheskiy*, **86**(6): 51–59. [In Russian].

Voronin N. 1991. Role of parasites in regulation of aquatic invertebrates populations. *Proceedings of ZIN RAS*, **25** (2): 89–98. [In Russian]

Weider J. Lawrence and Anders Nobœk. 2000. Phylogeography and arctic biodiversity: a review. *Annalles Zoologici Fennici*, **37**: 217–231.

Wrona F.J., Prowse T.D., Reist J.D., Hobbie J.E., Levesque L.M.J. and Vincent W.F. 2006. Climate change effects on aquatic biota, ecosystem structure and fuctition. *Ambio*, **35**(7): 359–369.

Представлена 25 февраля 2016; принята 24 октября 2016.