

Зоопланктон озер отрогов плато Путорана и прилегающих территорий (север Красноярского края)

О. П. ДУБОВСКАЯ, А. А. КОТОВ*, Н. М. КОРОВЧИНСКИЙ*, Н. Н. СМИРНОВ*, А. Ю. СИНЕВ**

*Институт биофизики СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/50
E-mail: dubovskaya@ibp.krasn.ru*

** Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский просп., 33*

*** Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
биологический факультет
119991, Москва, Ленинские горы*

АННОТАЦИЯ

Проанализированы видовой состав и показатели биомассы сетного зоопланктона четырех больших и 35 малых озер из 10 участков, расположенных между 69,5 и 67,5° с. ш. и ~87 и 92° в. д., обследованных в июле–августе 2001 и 2003–2004 гг. Распределение отдельных видов и изменения структуры зоопланктона обсуждаются с точки зрения возможного влияния потепления климата.

Ключевые слова: зоопланктон, Copepoda, Cladocera, Rotifera, видовой состав, биомасса, биогеография, озера Заполярья, глобальное потепление.

Несмотря на интенсивное освоение Красноярского севера, в частности Норильского региона, водоемы прилегающих к Норильской промышленной зоне территорий – плато Путорана, Норило-Пясинской, Хантайской и Курейской озерно-речных систем – остаются малоизученными в гидробиологическом отношении. В литературе приводятся сведения о зоопланктоне крупных “норильских” озер Лама, Мелкое, Глубокое, Собачье, Кета [1], крупных озер плато Путорана разных речных бассейнов – Някшинда, Виви, Дюпкун и др. [2], Някшинда [3] и Хантайского

водохранилища [4, 5]. Публикаций о зоопланктоне малых озер западных отрогов плато Путорана и прилегающих территорий нами не найдено, за исключением очень скурых сведений по некоторым водоемам собственно Норильской промышленной зоны [6]. Между тем количество малых озер разного происхождения (термокарстовых, пойменных, болотных и др.) в бассейнах рек Норильской, Пясины, Хантайки, Курейки и собственно Енисея велико. Отмечается [7], что в Норильской депрессии – долине, непосредственно примыкающей к плоскогорью Путорана с запада, – расположено множество небольших мелководных озер (менее 1 га) преимущественно термокарстового происхождения общей площадью около 550 км². Исследование видового состава зоопланктона водоемов это-

Дубовская Ольга Петровна
Котов Алексей Алексеевич
Коровчинский Николай Михайлович
Смирнов Николай Николаевич
Синев Артем Юрьевич

го малоизученного региона, тем более на новом качественном уровне (см., например [8, 9]), должно представлять немалый интерес для современной биогеографии Палеарктики.

Заполярные экосистемы, сформированные в экстремальных природных условиях, особенно чувствительны и к любому антропогенному воздействию, и к глобальному изменению климата [10–12]. За последние 50 лет прошлого столетия среднее за каждые 10 лет увеличение температуры воздуха у поверхности земли на западе Североамериканской Арктики и зоны бореальных лесов составило 0,31 °С [13], потепление выражено также и в Сибири [10, 14–16]. Потепление становится причиной существенных изменений сезонной динамики биомассы зоопланктона, состава доминантов, изменения его среднего размера, что влечет изменения во всем трофическом каскаде “фитопланктон – зоопланктон – рыбы” и существенно влияет на экологический статус водоема и качество воды. Отмечено, что эти изменения во многом аналогичны таковым при эвтрофировании водоемов [15–18]. Кроме того, в последнее время наблюдается структурная перестройка всех сообществ в экосистемах многих озер за счет проникновения в них чужеродных (часто “южных”) видов, во многих случаях оказывающих негативное влияние на функционирование экосистем [9, 19]. Продвижение теплолюбивой фауны на север может быть связано и с современным глобальным потеплением климата [17]. С позиций изучения и прогнозирования влияния глобального потепления на структуру и функционирование экосистем актуальным является определение ведущих видов (доминантов, субдоминантов) зоопланктона озер на массовом материале, изучение его состава в пространственном аспекте с точки зрения систематики и биогеографии.

Цель работы – охарактеризовать современный видовой состав сетного зоопланктона малоисследованного северного региона, включая доминантов и субдоминантов по биомассе, дать характеристику сходства и различия его состава в широтном и долготном аспектах в сравнении с другими регионами, выделить области обитания отдельных характерных видов и выявить возможные измене-

ния в структуре озерного зоопланктона, связанные с изменением климата.

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Рассматриваемые здесь 39 озер из 10 участков (рис. 1) обследованы в июле–августе 2001 и 2003–2004 гг. Участки расположены за Северным полярным кругом на обширной территории, простирающейся между 69°32' и 67°23' с. ш., 86°45' и 91°54' в. д. В пределах этой территории имеются хорошо развитая речная сеть и ряд озер, относящихся к самой большой группе крупных озер Средней Сибири (Путоранские озера). Основными речными системами являются Норило–Пясинская (к ней относятся озера Лама, Капчук – отпшнуровавшийся залив оз. Лама, соединенные рекой, оз. Глубокое, р. Кетаирбэ и соответствующие участки), Хантайская (оз. Кутара-



Рис. 1. Карта-схема обследуемого региона (точки – отдельные озера или группы озер). Названия участков даны нами по одноименным озерам или рекам, названия малых озер даны нами.

- 1 – участок “Лама”: озера Лама, Капчук, Ручьевое;
- 2 – участок “Глубокое”: озера Глубокое, Брусничное;
- 3 – участок “Кутарамакан”: озера Кутарамакан (центр, залив), Люда, Люба, Бьянка; 4 – участок “Эндэ”: озера Алиса, Екатерина, Вера, Соня, Эла; 5 – участок “Кетаирбэ”: озера Пищуха, Овсянка, Шелю, Дип, Нагорное; 6 – участок “Ирбэ”: озера Медвежье, Малое Медвежье, Утиное; 7 – участок “Горбиачин”: озера Светлана, Ольга, Оленья; 8 – участок “Тукаланда”: озера Олеся, Машенька, Большая и Малая Надежда, Большая и Малая Лена; 9 – участок “Хантайка”: озера Подкова и Малая Подкова, Чих, Кривое; 10 – участок “Черная”: озера Дольчатое, Гагара, Кипрейное, Красивое

макан, реки Ирбэ, Горбиачин, Тукаланда, Хантайка), Курейская (р. Эндэ), Енисейская (р. Черная) (см. рис. 1). Все они принадлежат прямо или косвенно бассейну Северного Ледовитого океана. Из 39 озер только четыре крупные, глубоководные, тектонического происхождения (Лама, Капчук, Глубокое, Кутарамакан), остальные 35 – небольшие, мелководные, различного происхождения. В частности, озера Подкова и М. Подкова, Чих, Кривое (участок Хантайка*) – старичные; озера Б. Надежда, Машенька (Тукаланда), Утиное, М. Медвежье (Ирбэ), Овсянка (Кетаирбэ), Ручьево (Лама) – плотинные (запруженные ручьи или родники), в той или иной мере проточные; остальные озера – термокарстовые или аккумулятивные, некоторые расположены на торфяниках и окружены болотами, часть из них сильно заросшие макрофитами, например Шелое, Нагорное (Кетаирбэ), Эла, Соня (Эндэ). Озера Вера, Екатерина, Алиса (Эндэ) находятся в каскаде, соединены ручьем, причем верхние озера имеют более темную воду по сравнению с нижним (оз. Алиса) светловодным. Из небольших озер наиболее значительны по площади водного зеркала (порядка десятков сотен тысяч квадратных метров) Брусничное (участок Глубокое), Олеся (Тукаланда), Медвежье (Ирбэ), Ольга, Олень (Горбиачин), Бьянка (Кутарамакан), Алиса, Екатерина (Эндэ), Подкова (Хантайка). Рыбы в малых озерах представлены в основном гольянами р. *Roxinus*, сем. Cyprinidae [20], многие из малых озер безрыбны.

Участки с обследованными озерами группируются в направлении с севера на юг следующим образом (см. рис. 1): Лама, Глубокое, Кетаирбэ и Кутарамакан, Тукаланда и Ирбэ, Хантайка, Черная и Горбиачин и Эндэ (участки, соединенные союзом *и*, находятся примерно на одной широте, но на разной долготе). В направлении с востока на запад участки располагаются следующим образом: Кутарамакан и Эндэ, Лама и Глубокое и Ирбэ, Кетаирбэ и Горбиачин, Тукаланда, Хантайка, Черная (участки, соединенные союзом *и*, близки по долготе, но находятся на разной широте).

*Далее в скобках приведены названия участков, аналогичные названиям основных озер и рек (см. рис. 1).

Следует отметить, что участки Черная, Хантайка – равнинные (< 150 м над ур. м.), остальные расположены в той или иной степени гористой местности. Все участки находятся в зоне северной тайги (лиственничные леса) и лесотундры. По сравнению с Западной Сибирью и Европейской Россией границы зон здесь значительно смещаются на север – редкостойные лиственничные леса распространяются до 70–72° с. ш. [7]. Климат субарктический с продолжительной холодной зимой и коротким летом, повсеместно присутствует вечная мерзлота.

Рассмотренные участки расположены на значительном расстоянии от г. Норильска, в пределах ~80 (участок Кетаирбэ) – ~250 км по прямой (участок Эндэ). По гидрохимическому и гидробиологическому районированию относятся к фоновым или условно фоновым по отношению к влиянию воздушных выбросов Норильского промышленного комплекса; наиболее вероятно их влияние на участки Тукаланда и Хантайка [21].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

На каждом озере намечали 1–5 станций отбора проб воды в зависимости от его размера и формы. Пробы брали каждый год однократно (даты отбора приведены в табл. 1). На глубоководных озерах на каждой станции или на срединной отбирали интегральную пробу с горизонтов трофослоя: с поверхности, глубина 0,5S и 1S или 1S и 2,5S (S – прозрачность по диску Секки, м) и придонную. Воду отбирали батометром Рутнера объемом 6 л, а на мелководных станциях и в мелких озерах – батометром или ведром, при этом захватывали слой ~0–1 м. Полученный объем воды из нескольких батометров с каждого горизонта, или 3–5 ведер (30–54 л), последовательно фильтровали через сеть Апштейна из капронового сита № 76 (ячейка около 80 мкм). Пробы фиксировали 4 % формалином. Температуру воды измеряли водным термометром, pH – портативным pH-метром “pHep2” (Hanna Instruments, США). В случаях измерения содержания кислорода кислородомером N5221 (MERA-ELWRO, Польша) или Mo-128 (Mettler Toledo, Швейцария) измерения температуры проводили встроенными в них термодатчиками.

Морфометрические и гидрологические показатели озер

Участок	Озеро	Дата	Глубина, м*	Прозрачность, м*	Температура, °С**	Раств. О ₂ , % насыщения**	рН**
1	2	3	4	5	6	7	8
Лама	Лама	30.07.03	>50	7,0	12,1(0)–9,2(0)	93,6(0)–112,8(0)	6,8–7,0
	Капчук	01.08.03	16	7,0	11,1(0)–9,4(h)	95,0(0)–70,0(h)	6,5–6,9
	Ручьево	03.08.03	0,5	До дна	10,1	95,0	7,0–7,2
Глубокое	Глубокое	12.08.01	36	6,5	13,5(0)–5,5(h)	81,8(0)–44,1(h)	Нд
	Брусничное	11.08.01	1,5	До дна	17,2–18,9	82,1–85,7	»
Кетаирбэ	Пищуха	20.07.03	1,5	»	16,5–17,5	Нд	7,0
	Овсянка	20.07.03	2	»	11,3–11,5	»	7,0
	Шелоу	23.07.03	1	»	15,0	»	6,8
	Дип	23.07.03	2	»	16,0–16,3	»	6,8
Кутарамакан	Нагорное	25.07.03	1	»	19,5	»	7,4
	Оз. – центр	24.07.04	>30	4,3	12,0(0)–7,8(0)	»	7,3
	Залив	17.07.04	11	4,7	9,0(0)	»	7,3
		25.07.03	11	5,0	9,0(0)–6,0(h)	102,0(0)–87,0(h)	6,8–6,6
	Люда	18.07.04	0,5	До дна	21,0	Нд	8,2
		22.07.03	2	»	14,9	109,0	7,6
	Люба	18.07.04	0,5	»	23,5	Нд	7,4
		22.07.03	1,5	»	15,9	108,0	7,4
Ирбэ	Бьянка	19.07.04	2	»	21,5–22,0	Нд	7,8–7,9
		25.07.03	3	»	13,0	109,0	6,6–6,7
	Утиное	06.08.04	1	»	8,0–8,4	Нд	7,0–7,2
		31.07.01	1,2	»	8,5	100,2	Нд
Эндэ	Медвежье	03.08.01	2,3	»	15,4	71,8	»
	М. Медвежье	08.08.04	1	»	11,8	Нд	6,8–6,9
	Алиса	03.08.03	6	3,3	16,2(0)–5,8(h)	116,0(0)–22,0(h)	8,5–6,7
	Екатерина	05.08.03	11	3,2	17,8(0)–5,0(h)	107,0(0)–22,5(h)	6,9–7,4
	Вера	06.08.03	5	3,0	16,1(0)–6,9(h)	95,0(0)–74,0(h)	7,0–6,9
	Соня	07.08.03	1,5	До дна	13,8	96,0–98,0	7,1
Тукаланда	Эла	04.08.03	1,5	»	22,8	112,0	5,8
	Олеся	11.08.04	1	»	12,5	Нд	7,6–7,8
	Машенька	11.08.04	1	»	12,0	»	8,1–8,5
	Б. Надежда	09.08.04	1	»	8,0	»	8,3
		04.08.01	1,8	»	11,0	76,0–86,0	Нд
	М. Надежда	09.08.04	1	»	12,0	Нд	8,5
		04.08.01	1	»	20,8	110,0	Нд
	Б. Лена	09.08.04	1	»	12,0	Нд	4,2
		01.08.01	0,7	»	15,7	96,0	Нд
		01.08.01	0,5	»	15,8	90,0	»
Горбиачин	Светлана	30.07.04	0,5	»	17,5	Нд	6,7
		23.07.01	1,5	»	15,0	90,0	Нд
	Ольга	30.07.04	1	»	20,7–20,9	Нд	6,9–7,2
		17.07.01	1,8	»	24,9–25,5	91,0–94,0	Нд
	Олень	31.07.04	1,5	»	21,0–22,0	Нд	6,7–6,9
	14.07.01	0,7–1,5	»	22,1–23,3	148,9–153,7	Нд	

1	2	3	4	5	6	7	8
Хантайка	Подкова	26.07.04	1	До дна	17,0–17,5	Нд	9,3–9,4
	М. Подкова	30.07.04	1	»	21,0–21,5	»	9,8
	Чих	29.07.04	1	»	19,5–24,5	»	7,8
	Кривое	02.08.04	1	»	20,0–21,0	»	10,0
Черная	Дольчатое	14.07.04	1	»	22,8–24,5	»	6,4–6,5
	Гагара	14.07.04	1	»	23,5–23,8	»	5,3–5,6
	Кипрейное	17.07.04	1	»	20,0	»	8,1
	Красивое	18.07.04	1	»	20,5	»	5,5–6,2

П р и м е ч а н и е. * Приведены максимальные по станциям отбора проб глубина и прозрачность; ** даны пределы колебаний величин по станциям и глубинам (0 – у поверхности, h – у дна); Нд – нет данных.

Камеральную обработку проб зоопланктона проводили стандартным счетным методом [22] в камере Богорова, особой просчитывали во всей пробе или в объеме квоты, взятой штемпель-пипеткой. До 30 экз. каждого вида или более крупной учитываемой систематической группы измеряли с помощью окулярной линейки для получения средних размеров, необходимых для расчета биомассы по стандартным уравнениям связи длины и массы тела [22–24]. Определение видов проводили под микроскопом PZO Warszawa (Poland) и флуоресцентным микроскопом Axioskop 40 (Carl Zeiss), фотографировали камерой “MC-3254R/MFG 3ccd color video camera” (AVT-Horn, Aalen, Germany) с использованием программного обеспечения AxioVision 3.1.

Несмотря на то что отбирали только сетные пробы, недоучитывающие биомассу мелких коловраток, ее также рассчитывали, полагая этот недоучет небольшим в связи с использованием в сети мелкоячеистого капронового газа. Для каждого озера в каждый год составляли ранжированный от большего к меньшему ряд по биомассе видов (групп), в случае отбора нескольких проб – по средней для озера (по этим пробам) биомассе видов и групп. В ранжированном ряду этих биомасс выделяли 1-й вид (группу) с наибольшей биомассой – “доминант по биомассе” и 2-й вид (группу) – “субдоминант по биомассе”. Эти два вида (группы) для всех озер образовали сводную табл. 2, в которой их биомасса в каждом озере выделена жирным шрифтом. Для многих озер в этой таб-

лице оказались и третьи виды в ранжированном ряду биомасс – “2-е субдоминанты по биомассе”. Не вошедшие в эту таблицу другие “2-е субдоминанты по биомассе” и остальные виды помещены в табл. 4 и 5, в которых знаком “*” (для вторых субдоминантов) и знаком “+” (для остальных видов) отмечалось их присутствие без указания величины биомассы.

Озера условно назывались копепоидными (каляноид- и циклопоидными) или кладоцерными, если доминант и первый субдоминант по биомассе зоопланктона в них были соответственно представителями копепод (каляноид, циклопоид), кладоцер. Если принадлежность первого субдоминанта отличалась от таковой доминанта, озера назывались двойным названием: копепоидно-(каляноидно-, циклопоидно-) кладоцерными, копепоидно-коловраточными, кладоцерно-копепоидными, кладоцерно-коловраточными и т. д.

Для видового состава сетного зоопланктона рассчитывали простой индекс сходства Жаккара [25] как отношение числа общих видов между сравниваемыми совокупностями к числу видов в объединенном по этим совокупностям списке. Достоверность различий по участкам средних биомасс, максимального для озера числа видов в пробе ($S_{пр}$), общего числа видов ($S_{общ}$) проверяли методом однофакторного дисперсионного анализа, для сравнения некоторых участков рассчитывали для этих показателей стандартный t -критерий Стьюдента, для некоторых парных данных рассчитывали коэффициент корреляции Пирсона [26].

Биомасса (мг/м³) доминирующих видов и групп сетного зоопланктона (выделенных жирным шрифтом первых двух в ранжированном ряду средних для озера биомасс видов и групп) для 39 озер из 10 участков (без учета биомассы жаброногов)

Виды и группы – доминанты и субдоминанты по биомассе	Лама		Глубокое		Кутарамакан										Эндэ				
	Лам	Кап	Руч	Глу	Бру	Кут	Кут.залив	Люда	Люба	Бьянка	Али	Екаг	Вера	Сон	Эла				
	2003		2001		2004	2003	2004	2003	2004	2003	2004	2003							
1. COPEPODA науплии	6	0,1	3	0,1	2	7	24	17*	3	2	4	0,1	4	5	5	3	2	1	1
2. CALANOIDA копеподиты	40	23*		1	1	289	154	544	544	303	10	26	633	519	515	723	30	1	
3. <i>Limnocalanus macrurus</i> Sars	53	46		19*	16	46*		424*	400		28	13			9	35	228		573
4. <i>Heterosore borealis</i> (Fischer)						5	4	1			136	163	375	70*					267
5. <i>H. appendiculata</i> Sars					28				1862	1019	171	42*							577
6. <i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)									13	328*	113*	54							26
7. <i>E. graciloides</i> (Lilljeborg)						47	415	352	7	3	4	3	16	7	87	4	79	4	23
8. <i>Acanthodaptomus denticornis</i> (Wierzejski)						10	19	6					12		27	1	7		
9. <i>A. tibetanus</i> (Daday)															0,3				
10. <i>Mixodiaptomus theeli</i> (Lilljeborg in Guerne et Richard)															1	1			1039
11. CYCLOPOIDA копеподиты	23*	34	2	12	2	47	415	352			11	24	16						
12. <i>Cyclops scutifer</i> Sars						146	15		1	2									
13. <i>C. insignis</i> Claus																			
14. <i>Sida crystallina</i> (O. F. Müller) ¹																			
15. <i>Daphnia cristata</i> Sars																			
16. <i>D. cf. longispina</i> O. F. Müller ¹																			
17. <i>D. galeata</i> Sars ¹																			
18. <i>Eurycercus lamellatus</i> (O. F. Müller)																			182*
19. <i>Acroperus angustatus</i> Sars ¹																			
20. <i>Ophryoxorus gracilis</i> Sars ¹																			
21. <i>Bosmina</i> (<i>Bosmina</i>) <i>longirostris</i> (O. F. Müller) ¹																			1
22. <i>Bosminaa</i> (<i>Eubosmina</i>) <i>cf. longispina</i> Leydig ¹																			
23. <i>Polyphemus pediculus</i> (Linné)																			
24. <i>Bythotrephes crassicaudus</i> Lilljeborg ¹																			15*
25. <i>Trichocerca bicristata</i> (Gosse)																			
26. <i>Asplanchna priodonta helvetica</i> Imhov ² – треугольной формы																			
27. <i>Keratella quadrata longispina</i> Thiebaud) ³ – <i>K. q. quadrata</i> (Müller)																			1
28. <i>Kellicottia longispina longispina</i> (Kellicott)	0,1	0,1		0,1		0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4	10*	1		0,0

Виды и группы	Тукаланда										Хангайка				Черная														
	Олеся		Машенька		Б. Надежда		М. Надежда		Б. Лен		М. Лен		Подк		М. Под		Чих		Кри		Доль		Гаг		Кип		Кра		
	2001	2004	2001	2004	2001	2004	2001	2004	2001	2004	2001	2004	2001	2004	2001	2004	2001	2004	2001	2004	2001	2004	2001	2004	2001	2004	2001	2004	
1. СОР. науплии	0,2	0,2	3	1	3	8	0,2																						
2. САL. копеодиты	4	2	6*		40	56																							
3. <i>L. tascutus</i>																													
4. <i>H. borealis</i>																													
5. <i>H. appendiculata</i>	3	227	4																										
6. <i>E. gracilis</i>																													
7. <i>E. graciloides</i>																													
8. <i>A. denticornis</i>																													
9. <i>A. tibetanus</i>																													
10. <i>M. theeli</i>																													
11. СУС. копеодиты	2*	2	1	59	316	4	16	1	1																				
12. <i>C. scutifer</i>																													
13. <i>C. insignis</i>				5	52																								
14. <i>S. crystallina</i>	1																												
15. <i>D. cristata</i>	0,4																												
16. <i>D. cf. longispina</i>																													
17. <i>D. galeata</i>																													
18. <i>E. lamellatus</i>																													
19. <i>A. angustatus</i>	2	21		4*	2	1																							
20. <i>O. gracilis, O. g. kolyomensis</i>	6	6																											
21. <i>Bosmina longirostris</i>																													
22. <i>Bosmina cf. longispina</i>																													
23. <i>P. pediculus</i>	7*	3	10																										
24. <i>B. crassicaudus</i>																													
25. <i>T. bicristata</i>																													
26. <i>A. p. helvetica</i>																													
27. <i>K. q. longispina</i> ³ , <i>K. q. quadrata</i>	1		1	4	1	84	134																						
28. <i>K. l. longispina</i>	3	1	2*	5																									

Примечание. Здесь и далее в таблицах¹ – см. раздел "систематико-фаунистические замечания", * – звездочкой отмечена биомасса вторых субдоминантов; в случаях доминирования копеодитов *Salpaoida* и *Cyclopoidea* куревом выделена биомасса вида, чьи копеодиты преобладали (в оз. Оленье копеодиты калянид состояли из таковых *H. appendiculata* и неопределенного вида *Eudartotus*, не вошедшего в таблицу).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Крупные глубоководные тектонические озера (Лама, Капчук, Глубокое, Кутарамакан) характеризуются высокой прозрачностью по диску Секки (4–7 м). Большинство малых озер мелководны, с глубиной не выше 3 м, и прозрачны (см. табл. 1). Озера Алиса, Екатерина, Вера (Эндэ) отличаются большей глубиной (5–11 м) и довольно высокой прозрачностью (около 3 м). В них, как и в глубоких тектонических озерах, наблюдается вертикальная стратификация температуры воды, содержания растворенного кислорода и величины показателя рН (см. табл. 1).

Следует отметить, что летом 2004 г. уровень воды в озерах и реках был низкий, т. е. площадь водного зеркала и глубина во всех исследуемых повторно озерах были меньше, чем в 2001 и 2003 гг. Особенно это заметно на небольших мелководных озерах, превратившихся фактически в лужи с глубиной не более 0,5–1 м (Люба, Светлана, Б. Лена) или вообще пересохших (М. Лена).

Содержание растворенного в воде кислорода было близко к насыщению или превышало его порог (см. табл. 1). Исключение составляли придонные горизонты озер Глубокое, Алиса и Екатерина, где содержание кислорода было невысоким, что свидетельствует об интенсивно идущих там процессах окисления органического вещества.

Температура воды в озерах существенно различалась (см. табл. 1). Наиболее низкой она была в проточных плотинных озерах на ручьях (Ручьево, Овсянка, Утиное, М. Медвежье, Б. Надежда, Машенька, 8,0–12,0 °С), наиболее высокой – в небольших мелководных, заросших водоемах (12,0–25,5 °С). В период жаркой погоды хорошо прогреваемыми (до 23–25 °С у поверхности) оказались мелководные озера Люба (Кутарамакан), Эла (Эндэ), Ольга, Олень (Горбиачин), Чих (Хантайка), Дольчатое, Гагара (Черная). В отличие от небольших мелководных крупные глубоководные озера не успевали прогреваться: температура воды наиболее прогретых поверхностных слоев в периоды исследований была в пределах 11,1–13,5 °С (см. табл. 1).

По показателю рН озера большинства участков (см. табл. 1) оказались нейтральными (рН 6,5–7,5) [27], большая часть озер участ-

ка Тукаланда, некоторые озера участков Кутарамакан, Эндэ, Хантайка, Черная (Люда, Бьянка, Алиса, Чих, Кипрейное) – слабощелочными (рН 7,5–8,5). Остальные озера участка Хантайка по классификации [27] щелочные (рН > 8,5) и даже сильнощелочные (рН > 9,5 – оз. Кривое, М. Подкова). К защелачиванию среды приводит интенсивный фотосинтез большой массы водорослей, обнаруженной в пробах фитопланктона и сетевого зоопланктона в некоторых озерах с рН > 7,5 (Олеся, озера Хантайки). Высокие рН озер Хантайки могут быть связаны и с природными особенностями подземных вод и подстилающего ложа. К слабокислым водам (рН 5–6,5) относилось большинство озер участка Черная, оз. Эла (Эндэ). Кислым (рН < 5) было только одно озеро – Б. Лена (Тукаланда, 2004 г.). Кислая реакция воды с большой вероятностью может быть связана с болотным питанием этих озер.

В состав доминантов и первых субдоминантов в биомассе зоопланктона по 39 озерам вошли 28 видов и групп (см. табл. 2), их суммарная биомасса составила от 71,1 (Ручьево) до 99,9 % (Машенька) от биомассы всего сетевого зоопланктона в озере (табл. 3). В. И. Лазарева с соавторами [28] относили к “доминирующим” виды с плотностью (экз./м³) ≥ 5 % от суммарной в таксономической группе. Если применить этот подход к данным по биомассе всего зоопланктона, состоящего из трех основных групп (Copepoda, Cladocera, Rotifera), то биомасса видов из табл. 2 составит более 95 % общей (т. е. включит доминирующие виды) в 53,8 % случаев (столбец 6 табл. 3 – 28 случаев из 52). Для большинства озер в табл. 2 оказались виды (группы) – третьи в ранжированном ряду биомасс или “2-е субдоминанты” по биомассе (отмеченные звездочкой). Исключение составили несколько озер, в которых вторыми субдоминантами были не вошедшие в табл. 2 виды, они помещены в табл. 4 или 5. Таких видов для массива данных из 39 озер оказалось 12, в том числе 4 вида копепод, 5 – кладоцер, 3 – коловраток. Суммарная биомасса 40 видов и групп, составленных из первых трех в ранжированном ряду средних биомасс по каждому озеру, оказалась ≥ 95 % биомассы всего зоопланктона в 41 случае из 52 (78,8 % случаев), т. е. эти виды можно считать “до-

Т а б л и ц а 3

Биомасса доминирующих видов и групп (B_d по табл. 2) и общая ($B_{общ}$), доля кладоцер в общей биомассе ($(B_{cl}/B_{общ}) 100 \%$), максимальное число видов в пробе ($Max S_{пр}$), общее число видов ($S_{общ}$) сетного зоопланктона в исследуемых озерах (* – данные по одной станции; ** – вместе с видом жабронога)

Участок	Озеро	Год	$B_{общ}$	B_d (табл. 2)	$(B_d/B_{общ}) 100 \%$	$(B_{cl}/B_{общ}) 100 \%$	$Max S_{пр}$	$S_{общ}$
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Лама	Лама	2003	133,8	122,7	91,7	0	6	6
	Капчук		105,1	103,7	98,6	0,9	7	9
	Ручьево		12,2	8,7	71,1	0	7	7
Глубокое	Глубокое	2001	83,6	69,6	83,3	24,9	9	13
	Брусничное		52,8	51,6	97,8	7,5	9	10
Кутарамакан	Кут. – центр	2004	233,3	232,1	99,5	63,0	9	9*
	Кут. залив	2003	816,3	813,5	99,7	2,1	10	13
		2004	538,6	531,0	98,6	0,4	10	13
		2003	2916,1	2854,2	97,9	0,1	9	11
	Люда	2004	2075,6	2055,6	99,0	0,2	8	8*
		2003	542,4	476,1	87,8	5,7	15	16
		2004	356,3	316,6	88,9	17,0	16	16*
	Бьянка	2003	1161,2	1126,4	97,0	5,3	18	22
2004		751,1	728,8	97,0	0,9	13	15	
Эндэ	Алиса	2003	1039,4	933,7	89,8	0,3	12	17
	Екатерина		790,9	777,2	98,3	0,1	10	12
	Вера		442,4	346,7	78,4	0,03	9	12
	Соня		1650,1	1640,9	99,4	64,4	13	13*
	Эла		1156,2	1073,1	92,8	21,6	13	13*
Кетаирбэ	Пищуха	2003	101,2	90,9	89,8	20,3	17	17*
	Овсянка		16,6	13,8	83,3	18,0	22	29
	Шелюу		1945,7	1932,0	99,3	99,8	22	22*
	Дип		58,9	50,0	84,9	59,4	12	15
	Нагорное1-2		232,0	229,0	98,7	15,6	11	16
Ирбэ	Утиное	2001	1255,3	1251,2	99,7	90,4	8	9**
		2004	1421,9	1419,1	99,8	96,3	6	8**
	Медвежье	2001	25,7	21,7	84,3	0,9	5	6
Горбиачин	Мал. Медв.	2004	45,3	35,8	79,1	25,0	10	14
	Светлана	2001	458,1	448,8	98,0	5,2	6*	7**
		2004	3526,5	3098,2	87,9	12,1	12*	13**
	Ольга	2001	169,4	168,3	99,4	0,8	5	5
		2004	358,5	345,1	96,3	23,3	27	37
Тукаланда	Олень	2001	321,2	290,5	90,4	69,4	9	10
		2004	1026,5	1011,4	98,5	1,6	11	13
	Олеся	2001	8,3	7,6	91,5	29,0	7	7*
		2004	58,8	51,4	87,4	80,0	19	23
Машенька	2001	234,3	234,1	99,9	1,07	4	4*	
	2004	60,7	48,6	80,1	52,8	10	15	
	Больш. Надежда	2001	77,5	73,0	94,2	11,2	9	11
		2004	391,6	377,2	96,3	2,5	12	12
	Мал. Надежда	2001	1052,2	1035,0	98,4	8,1	9	9*
		2004	814,8	659,7	81,0	50,0	16	16

1	2	3	4	5	6	7	8	9
	Больш. Лена	2001	1318,3	1306,1	99,1	33,1	9	9*
	Мал. Лена	2001	887,9	882,5	99,4	99,8	8	8*
Хантайка	Подкова	2004	431,8	415,0	96,1	67,7	10	10*
	М. Подкова		2705,8	2637,5	97,5	98,1	19	19*
	Чих		27939,0	27170,6	97,2	99,4	20	23
	Кривое		2281,0	2135,9	93,6	94,7	17	17*
Черная	Дольчатое	2004	749,9	648,4	86,5	65,2	8	8*
	Гагара		850,5	814,0	95,7	7,6	23	23*
	Кипрейное		174,1	147,6	84,8	25,8	9	9*
	Красивое		324,5	237,1	73,1	16,6	20	26

минирующими” по биомассе. Среди них оказались: 17 видов и групп копепод (включая группы “науплиусы”, “копеподиты каляноид”, “копеподиты циклопоид”), 16 – кладоцер, 7 – коловраток (см. табл. 2, 4, 5).

Систематико-фаунистические замечания. Район нашего исследования находится на стыке разных фаунистических провинций – Западно- и Восточно-Палеарктической [29], поэтому здесь возможно смешение и перекрывание ареалов таксонов, характерных для этих провинций. В частности, в озерах Дип (Кетаирбэ) и Олеса (Тукаланда) (см. табл. 2) встречается *Sida crystallina orvita* Korovchinsky наряду с *S. s. crystallina* (O. F. Müller), которые в действительности представляют собой, очевидно, “хорошие” виды [29] и требуют дальнейшего изучения.

В пробах из оз. Красивое (с участка Черная) оказалось несколько представителей рода *Diaphanosoma* Fischer, отличающихся от обычно встречающихся особей *D. brachyurum* (Liévin), отмеченных в другом озере этого же участка, а также в одном озере участка Хантайка (см. табл. 4). Эти необычные особи близки к *D. macrophthalma* Korovchinsky et Mirabdullaev, однако по имеющимся данным этот вид относится к числу “южных” (не отмечен севернее 45° с. ш.), и поэтому трудно ожидать его столь далекое проникновение на север [29]. Статус *D. cf. macrophthalma* из данного региона требует дальнейшего исследования.

Представители группы видов *Daphnia longispina* (см. табл. 2) часто ошибочно относятся к так называемому подроду *Hyalodaphnia*

Schoedler, хотя его выделение некорректно таксономически и мало обосновано с филогенетической точки зрения [30]. В озерах участка Кутарамакан и Хантайка обитает *D. galeata* Sars (см. табл. 2), идентификация которой не вызывает сомнений [31]. Во многих озерах, особенно лишенных рыбного населения, встречается *D. cf. longispina* O. F. Müller. В некоторых мелких безрыбных озерах (Шеллоу, Соня), где обитают хаоборусы, часть особей *D. cf. longispina* была с характерным “зубовидным” выростом на спинной стороне, сходным с описанными у некоторых представителей рода (см., например [32]). В настоящее время систематика дафний группы *longispina* находится в процессе интенсивной переработки [8, 30, 33], поэтому точная видовая принадлежность особей *D. cf. longispina* из собранного нами материала остается пока под вопросом.

Acroperus angustatus Sars первоначально определен как *A. alonoides* Hudendorff (см. [8]), однако по последним данным [34] таксон невалиден. Формы с низким килем встречаются как у *A. harpae*, так и у *A. angustatus*, различать их следует по строению и вооружению плавательных антенн. Второй вид обнаружен в трех озерах только одного участка (Тукаланда), где он при этом является доминирующим видом (см. табл. 2), а первый распространен в исследуемом регионе гораздо шире, будучи встречен в 7 из 10 участков, и не достигает больших численностей (см. табл. 4).

При отсутствии эфиппальных самок и самцов определение видов рода *Chydorus* Leach затруднено [8]. Эфиппальные самки,

Виды, группы	Тукаланда						Хангайка				Черная			
	Б. Над01	04	М. Над01	04	Б. Лен01	М. Лен01	Подк	М. Под	Чих	Крив	Дольч	Гаг	Кипр	Крас
1. <i>A. acutilobatus</i>														
2. <i>L. angustilobus</i>														
3. <i>N. pachypoditus</i>							+		+		*			+
4. <i>M. albidus</i>								+	+	+	+			+
5. <i>E. serrulatus</i>		+												
6. <i>E. macruroides</i>								+	+	+				
7. <i>E. denticulatus</i>											+	+		+
8. <i>C. a. abyssorum</i>														
9. <i>Cyclops</i> sp.														
10. <i>M. viridis</i>		*		+										
11. <i>A. vernalis</i>														
12. <i>A. robustus</i>														
13. <i>A. venustus</i>														
14. <i>Acanthocyclops</i> sp.													+	
15. <i>D. nanus</i>														
16. <i>D. abissicola</i>														
17. <i>M. leuckarti</i>									+		+		+	+
18. <i>C. b. bicolor</i>			+	+	+			+		+				
19. HARPACTICOIDA	+													
20. <i>H. gibberum</i>												+		+
21. <i>L. frontosa</i>														
22. <i>L. setifera</i>														
23. <i>D. brachyurum</i>									+		+			
24. <i>D. sp.</i>														+
25. <i>S. mucronata</i>			+	+				+	+			+	+	+

обнаруженные только в оз. Светлана (Горбиачин), определялись как *C. cf. biovatus* Frey (см. табл. 4). Самец из оз. Люба (Кутарамакан) отнесен также к этому таксону. Партегенетические самки хидорусов из других озер пока остались условно отнесенными к *C. sphaericus* (O. F. Müller) (см. [35, рис. 304]), но эти определения также требуют дальнейшей проверки. По генетическим параметрам продемонстрировано присутствие нескольких видов из группы *sphaericus* на территории Палеарктики (в том числе неопisanного нового вида с двумя яйцами в эфиппиуме), различие которых по признакам партеногенетических самок пока затруднено или невозможно [36].

Camptocercus fennicus Stenroos в значительном количестве обнаружен в литоральных пробах из оз. Ольга (Горбиачин), где в меньшем числе присутствовал также *C. recistrostris* Schoedler (см. табл. 4). Единственный экземпляр *C. fennicus* встречен в одной пробе из оз. Дип (Кетаирбэ). Таким образом, ареал последнего вида, известного до сих пор из Скандинавии и Северо-Восточной Европы [8], оказался существенно расширенным.

Представители таксонов *Ophryoxus gracilis gracilis* Sars и *O. g. kolymensis* Smirnov (см. табл. 2) встречены совместно в озерах Олесья (Тукаланда) и Ольга (Горбиачин), в некоторых озерах других участков они встречались преимущественно отдельно (единичные, особенно ювенильные, особи в пробах не всегда можно было точно определить). Данные подвиды, как и в случае с *S. crystallina*, “возможно, также являются отдельными видами” [8, с. 37].

Род *Bosmina* Baird представлен двумя хорошо различающимися видами. *Bosmina (Bosmina) longirostris* (O. F. Müller) – единственный вид подрода *Bosmina* s. str. в Северной Палеарктике, распространен на участках Хантайка, Черная (см. табл. 2), также встречен в одной пробе из участка Эндэ (оз. Екатерина, где отличался очень длинными мукро и антеннулами с 9 и 18 насечками соответственно). *Bosmina (Eubosmina) cf. longispina* Leydig широко распространена на всех исследованных участках (см. табл. 2), при этом длина антенул и мукро варьировала по озерам и участкам. По-видимому, этот таксон ранее для этого региона обозначался как

B. obtusirostris Sars (см., например [3, 4]). Новейшие генетические исследования показывают, что, несмотря на крайнее многообразие морфотипов представителей подрода *Bosmina (Eubosmina)* Seligo (в том числе в Арктике и Субарктике, см. [37]), все популяции этого подрода в Северной Палеарктике принадлежат к единственному виду *B. coregoni* Baird [38, 39]. Однако, поскольку новая систематика босмин находится в стадии становления [8, 39], мы предпочитаем предварительно определить изученные популяции как *B. cf. longispina*. Это наиболее распространенный морфотип в субарктических водоемах Евразии, причем выделяемые ранее таксоны “*B. lacustris* Sars” и “*B. obtusirostris* Sars” явно являются его вариантами [40, 41].

Bythotrephes crassicaudus Lilljeborg (см. табл. 2) определен согласно данным работы [42].

Из 12 озер, обследованных повторно в 2004 г., в шести (Кутарамакан-залив, Люда, Бьянка, Утиное, Светлана, Б. Надежда, см. табл. 2) доминант по биомассе остался тем же, что в 2001 или 2003 гг. Еще в двух озерах доминанты и субдоминанты (или недоминанты) поменялись местами, но список видов, составляющих основу биомассы зоопланктона, не изменился (Люба, М. Надежда). Новые виды, не отмеченные в предыдущий или последующий годы, в качестве доминанта оказались в одном озере (Машенька – *Polyphemus pediculus* в 2004 г., см. табл. 2), в качестве первого субдоминанта – в трех озерах (Утиное – *Eurycercus lamellatus* в 2001 г., Ольга, Олесья – *Ophryoxus gracilis* в 2004 г.), в качестве второго субдоминанта – в пяти (Кутарамакан-залив, Светлана, Оленья, Олесья, Б. Надежда, см. табл. 2, 4). Индекс межгодового сходства Жаккара, рассчитанный по данным из табл. 2, включающей виды, составляющие основу биомассы зоопланктона, ранжирует озера по степени сходства зоопланктона за два года следующим образом: Люда (индекс сходства 100 %), М. Надежда (87,5 %), Люба (77,8 %), Б. Надежда (71,4 %), Бьянка (70,0 %), Светлана – Ольга – Оленья (66,7 %), Кутарамакан-залив (63,6 %), Утиное (57,1 %), Машенька (50,0 %), Олесья (36,4 %). Только в последнем озере межгодовое сходство зоопланктона ниже 50 %. В результате повторного исследова-

дования общий список видов для каждого озера в той или иной степени расширился, а показатели числа видов (S в табл. 3) увеличились для озер участков Горбиачин, Тукаланда. Последнее может быть связано с отбором проб во второй год чаще в литоральной части, где видовой состав зоопланктона обычно богаче за счет фитофильных и придонных видов, в частности хидорид (см. табл. 4).

По составу доминанта и первого субдоминанта 15 озер из восьми участков в 19 случаях обследования из 52 (в 36,5 % случаев) оказались копепоидными, а именно каляноидными (см. табл. 2). Это глубоководное озеро Лама, мелководные Брусничное, Люда, Люба, Бьянка, Екатерина, Эла, Овсянка, Нагорное, М. Медвежье, Светлана, Ольга в 2001 г., Олень в 2004 г., Гагара, Красивое. Наибольшим разнообразием каляноид характеризовались рядом расположенные малые озера Люда (3 вида) и Люба (4 вида, см. табл. 2). Каляноидно-циклопоидными были 2 озера: глубоководное Капчук и сравнительно неглубокое Вера; циклопоидным и циклопоидно-каляноидным – соответственно Б. Надежда и залив Кутарамакан в оба года исследования (по 3,9 % случаев). Каляноидно-клагоцерными оказались 4 озера из трех участков (7,7 % случаев): Пищуха, Ольга в 2004 г., Машенька и Б. Лена в 2001 г.; каляноидно-коловороточными – 2 из двух участков (3,9 %): Алиса, М. Надежда в 2001 г.; циклопоидно-клагоцерным – одно (1,9 % случаев) Кипрейное.

В восьми участках оказались одно или несколько озер, где доминантом по биомассе были клагоцеры. В восьми озерах четырех участков (в 15,4 % случаев) и первый субдоминант являлся клагоцерой (см. табл. 2): в оз. Шелюу, Дип, Утиное в 2001 г., Олеся и Машенька в 2004 г., М. Лена, М. Подкова и Чих. В пяти участках оказалось по одному клагоцерно-каляноидному озеру (9,6 % случаев): Соня, Утиное в 2004 г., Олень в 2001 г., М. Надежда в 2004 г., Дольчатое. В двух участках оказалось по одному озеру (по 3,9 % случаев) клагоцерно-циклопоидному (Кутарамакан-центр, Кривое) и клагоцерно-коловороточному (Глубокое, Подкова). В вышеназванных озерах, кроме оз. Глубокое, доля клагоцер в общей биомассе была ≥ 50 % (см. табл. 3, в 16 случаях из 52, т. е. в 30,8 %

обследований). Такими озерами оказались все на участке Хантайка, 4 озера (в отдельные годы) на участке Тукаланда, 2 – на участке Кетаирбэ, на других пяти участках – по одному.

Коловоротки были в трех случаях доминантами по биомассе сетного зоопланктона: в озерах Ручьево (*Trichocerca bicristata*, см. табл. 2), Медвежье, Олеся в 2001 г. (*Kellicottia longispina*). С учетом таксономической принадлежности субдоминанта первое озеро являлось коловороточно-циклопоидным, второе – коловороточно-каляноидным, третье – коловороточно-клагоцерным (по 1,9 % случаев). Из высокопроточных озер большим разнообразием коловороток выделялось оз. Овсянка (табл. 5).

По частоте доминирования (встречаемости в качестве доминанта или первого субдоминанта) первое место занимали копеподиты каляноид (34,6 % случаев), второе – половозрелые *Heterocope appendiculata* (26,9 %, этот вид обнаружен в 60 % обследованных малых озер, почти во всех участках, см. табл. 2). Третье место принадлежало копеподитам циклопоид (17,3 %), четвертое – *Polyphemus pediculus* (15,4 %), пятое – *Acanthodaptomus denticornis* (13,5 %), шестое – *Bosmina* cf. *longispina* (11,5 %), седьмое – *Heterocope borealis* (9,6 %), восьмое – *Daphnia* cf. *longispina* (7,7 % случаев).

В целях выявления различий видового состава озерного зоопланктона по участкам интересно выделить более или менее массовые (биомассой более 3 мг/м³) виды, обнаруженные только в одном участке. К таким относятся из ракообразных (см. табл. 2, 4): *Arctodiaptomus acutilobatus* – участок Лама, *Acanthodaptomus tibetanus*, *Eudiaptomus gracilis* – Кутарамакан; *Leptodiaptomus angustilobus* – Эндэ, *Limnosida frontosa* – Горбиачин, *Cyclops insignis*, *Acroperus angustatus*, *Latona setifera* – Тукаланда; *Picripleuroxus striatus* – Ирбэ, *Eucyclops macruroides*, *Bythotrephes crassicaudus* – Хантайка; *Diaphanosoma* sp., *Simocephalus expinosus*, *S. serrulatus* – Черная. Среди коловороток тоже есть такие виды (см. табл. 5), например, *Asplanchna herricki* встречена только на участке Черная, а необычной треугольной формы аспланхна с признаками *A. priodonta helvetica* – на участке Эндэ. Типичная форма последнего

Индексы сходства Жаккара (%) для видового состава зоопланктона озер групп участков (N – северная широта, E – восточная долгота)

В направлении с севера на юг		В направлении с запада на восток	
Кетаирбэ – Кутарамакан N 68°51–52′ – 68°46′	Горбиачин – Эндэ N 67°32–33′ – 67°27′ 50	Кетаирбэ – Горбиачин E 89°44–45′ – 89°05–06′	Кутарамакан – Эндэ E 91°51–54′ – 91°23–24′ 41
Тукаланда – Ирбэ N 68°23–25′ – 68°26–27′	Горбиачин – Эндэ N 67°32–33′ – 67°27′ 45	Тукаланда – Горбиачин E 88°11–17′ – 89°05–06′	Ирбэ – Эндэ E 90°15–20′ – 91°23–24′ 38
Тукаланда – Ирбэ N 68°23–25′ – 68°26–27′	Черная – Горбиачин N 67°23–24′ – 67°32–33′ 39	Тукаланда – Черная E 88°11–17′ – 86°45–47′	Ирбэ – Горбиачин E 90°15–20′ – 89°05–06′ 34

вида обнаружена на участках Глубокое, Кутарамакан, Хантайка (см. табл. 2). Жаброногие ракообразные (Anostraca) встречены только в двух участках: Ирбэ (*Branchinecta paludosa*) и Горбиачин (*Polyartemia forcipata*, см. табл. 4).

Индексы сходства Жаккара для озерного зоопланктона при сравнении групп озер из двух участков близкой широты или долготы оказались больше при сравнении разных широт, чем долгот, т. е. в направлении с севера на юг, чем с востока на запад (табл. 6). Сходство зоопланктона северных участков с южными было небольшим только при сравнении самых северных участков Лама–Глубокое с двумя южнее расположенными участками Кетаирбэ–Кутарамакан – 17 % и с более южным участком Кетаирбэ – 25 %. Таким образом, видовой состав озерного зоопланктона участков, расположенных южнее озер Лама и Глубокое, различается в большей степени с востока на запад, чем с севера на юг.

Биомасса зоопланктона высока в кладоцерных озерах Хантайки (см. табл. 3), особенно в оз. Чих (до 27,9 г/м³) и М. Подкова за счет *Polyphemus pediculus* и *Daphnia galeata* (см. табл. 2). Для факультативного хищника *Polyphemus* характерно образование стай, обуславливающих высокую его численность и биомассу в отдельных пробах. Довольно высокая биомасса (более 1 г/м³) была в малых озерах при доминировании дафний (Соня, Шелю) или босмин (Утиное, Кривое). Из копеподных и копеподно-кладоцерных, копеподно-коловраточных озер биомасса более

1 г/м³ отмечена в восьми малых озерах четырех участков: Люда, Бьянка (Кутарамакан), Алиса, Эла (Эндэ), Светлана, Олень (Горбиачин), М. Надежда, Б. Лена (Тукаланда). Низкая биомасса наблюдалась в глубоких больших озерах (Лама, Капчук, Глубокое, Кутарамакан), в малых озерах из различных участков: плотинных, высокопроточных (Ручьево, Овсянка, М. Медвежье, Машенька, Б. Надежда), или с впадающими ручьями, или находящихся на болотных водосборах (Дип, Медвежье, Олесья и др.). В связи с большой вариабельностью биомасс и других количественных структурных характеристик зоопланктона (см. табл. 3) по озерам внутри участков различия их по участкам оказались невелики, о чем свидетельствуют невысокие – менее 50 % – показатели влияния фактора “участков” (η_x^2 , %) в результатах дисперсионных анализов (табл. 7). Средние по участкам структурные характеристики зоопланктона по критерию Стьюдента различались достоверно только между некоторыми участками с крайними значениями. Поскольку самый высокий показатель различий по участкам η_x^2 был для $V_{cl}/V_{общ}$ (см. табл. 7), постольку интересно проверить достоверность различий по критерию Стьюдента именно этой характеристики. Оказалось, что максимальная средняя доля кладоцер в общей биомассе, наблюдавшаяся на участке Хантайка (см. табл. 7), достоверно ($P < 0,01$ или $P < 0,05$) отличалась от таковой на всех участках, кроме Ирбэ. Связь этой характеристики с широтой участков мала и незначима: коэффициент корреляции $r = -0,08$.

Результаты однофакторных дисперсионных анализов влияния участков (градации фактора – участки, число градаций – 9 – данные по участкам Лама, Глубокое объединены) на некоторые количественные структурные характеристики зоопланктона из табл. 3

Результаты дисперсионного анализа	$V_{\text{общ}}$	$(V_{\text{cl}}/V_{\text{общ}})100 \%$	Max $S_{\text{пр}}$	$S_{\text{общ}}$
Частные средние (по участкам)				
Лама–Глубокое	77,5	6,7	7,6	9,0
Кутарамакан	1043,4	10,5	12,0	13,7
Эндэ	1015,8	17,3	11,4	13,4
Кетаирбэ	470,9	42,6	16,8	19,8
Ирбэ	687,1	53,2	7,3	9,3
Горбиачин	976,7	18,7	11,7	14,2
Тукаланда	490,4	36,8	10,3	11,4
Хантайка	8339,4	90,0	16,5	17,3
Черная	524,8	28,8	15,0	16,5
Показатель степени влияния фактора, η^2 , %	$29,2 \pm 13,2$	$41,9 \pm 10,8$	$31,5 \pm 12,75$	$23,6 \pm 14,2$
Критерий Фишера, F	2,21	3,87	2,47	1,66
Уровни значимости, P, при степенях свободы	0,05	< 0,01	< 0,05	> 0,05
$v_1 = 8, v_2 = 43$				

Если же сравнивать число видов кладоцер как показателей (доминантов) теплых условий [16, 43], то оно увеличивалось с севера на юг (рис. 2, А), коэффициент корреляции среднего для участка числа видов кладоцер с широтой оказался большой и достоверный: $r = -0,70$, $P < 0,05$, число пар 9. Общее для одноширотных участков число видов кладоцер увеличивалось с севера на юг следующим образом: от 5 на участках Лама – Глубокое до 23 и 22 на широтах Кетаирбэ – Кутарамакан и Тукаланда – Ирбэ и до 36 на широте участков Черная – Горбиачин – Эндэ. При этом на отдельных участках Хантайка и Черная это число равнялось 18 и 22 вида соответственно. Для числа видов копепоид (без учета гарпактицид и групп копепоидиты, науплии) такой тенденции не наблюдалось (рис. 2, Б), корреляция среднего для участка числа видов с широтой была незначимой: $r = -0,46$, $P > 0,05$, число пар 9.

Известно, что численность и биомасса зоопланктеров, особенно кладоцер и коловраток с укороченным жизненным циклом, по сравнению с копеподами варьируют в течение сезона, поэтому при отборе проб в другой год доминирующими могут оказаться другие виды, что наблюдали и мы в некоторых озерах на второй год исследования. Тем не

менее, учитывая высокие величины индекса межгодового сходства состава зоопланктона, образующего основу биомассы (см. табл. 2), – только в одном озере он не превышал 50 %, – полагаем, что в период пика развития зоопланктона (в июле–августе, табл. 1) основной состав зоопланктона малых озер (см. табл. 2) попал в наше поле зрения. Исследуемые озера были копепоидными (без различения каляноид и циклопоид) в 25 случаях (48,1 %), копепоидно-кладоцерными – в пяти (9,6 %), кладоцерными – в восьми (15,4 %), кладоцерно-копепоидными – в семи (13,5 %), копепоидно-коловраточными, кладоцерно-коловраточными и коловраточно-копепоидными – в двух случаях каждое (3,9 %), коловраточно-кладоцерными – в одном случае (1,9 %). Таким образом, большинство озер по составу доминанта или первого субдоминанта в биомассе были копепоидными (78,8 %), причем в большинстве случаев каляноидными (67,3 %).

Доминирование копепоид в северных озерах обычно. Многие исследователи отмечают низкую численность или отсутствие кладоцер в арктических и субарктических водоемах (например [12, 44]) и доминирование каляноид в озерах с низкой продуктивностью и биомассой фитопланктона [45], в которых

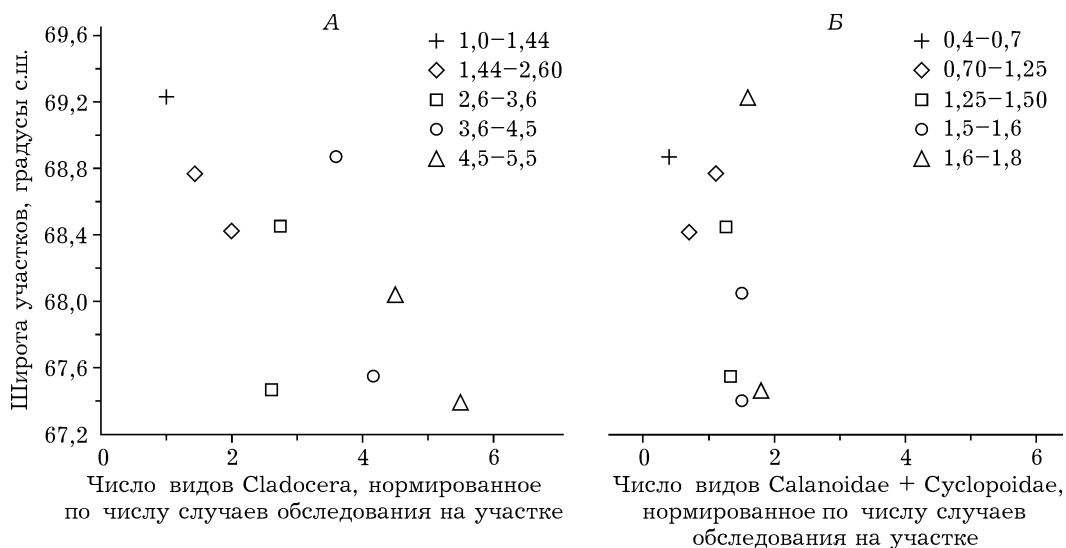


Рис. 2. Зависимости средних по участку числа видов кладоцер (А) и копепод (Б) от географической широты участков

наблюдается высокое отношение общего азота к общему фосфору, чему способствуют суровый климат (препятствующий быстрому разложению органического вещества) и слабое антропогенное воздействие [46]. Возможно, именно стехиометрический подход – изучение элементного (С : N : P) состава в экологических и биологических взаимодействиях (см. обзоры [47, 48]) и других качественных составляющих потоков вещества и энергии в трофической цепи пелагиали – биохимических детерминантов качества пищи зоопланктона (например, полиненасыщенных жирных кислот – обзор [49], [50]) – поможет объяснить причины преобладания копепод в северных водоемах.

Нами такая задача не ставится, однако можно отметить следующее. Получены широтные (между арктическими и умеренными широтами) различия стехиометрии (С : N, С : P) как сестона, так и сообществ зоопланктона (например [51]). Подтверждена идея о том, что каждый из видов фитопланктона в случае доминирования имеет специфический биохимический и элементный состав и каждый вид или происходящий из него детрит может соответствовать специфическим потребностям той или иной группы зоопланктона [50]. В самом общем виде представляется, что в большинстве северных водоемов суровый климат и особенности светового режима и водосбора формируют во входящих

в водоем потоках низкое отношение С : N и низкое (или высокое) С : P и такие видовой и биохимический составы фитопланктона (сестона), которые способствуют развитию именно копепод с невысоким по сравнению с кладоцерами требованием содержания фосфора в пище, но высоким – азота, с невысокой по сравнению с кладоцерами скоростью роста, но высокой способностью запасать липиды (в том числе из полиненасыщенных жирных кислот – докозогоксаеновую, обеспечивающую функционирование клеточных мембран при низкой температуре [52]) и переживать продолжительный зимний период.

С другой стороны, многие северные озера должны представлять собой в той или иной степени гетеротрофные системы, в которых собственная первичная продукция невелика и важным источником органического углерода (и CO₂) служит аллохтонное органическое вещество [53, 54]. Для сестона водоемов с большой долей аллохтонного органического вещества характерны величины С : P > 350, препятствующие развитию дафний, так как они выше критических для них [47]. Доминирование аллохтонных процессов усиливает перенос энергии к зоопланктону по длинной и энергетически невыгодной детритной цепи питания [28]. Копеподы (каляноиды) – грубые фильтраторы, выедавая крупные частицы, способствуют развитию компонентов “микробальной петли”: гетеротрофных фла-

геллят, цилиат, мелких коловраток, интенсивно поедающих бактерий, т. е. роль “микробиальной петли” при доминировании в мезотрофном планктоне копепод возрастает [55]. При этом эффективность перехода органического углерода к верхнему трофическому уровню снижается, но регенерация биогенных элементов ускоряется, что важно для олиготрофных [55] и арктических [51] водоемов. По величине легкой биомассы фитопланктона ($< 1 \text{ г/м}^3$) большинство фоновых северных озер являются олиготрофными [56]. Тонкие фильтраторы – кладоцеры, редуцируя “микробиальную петлю” (интенсивно выедая авто- и гетеротрофный пико- и нанопланктон, инфузорий), сокращают трофическую цепь и тем самым повышают эффективность трансформации органического углерода к верхнему трофическому уровню, но регенерация биогенов замедляется [55]. Но это оказывается неважным для водоемов с более высокой внешней фосфорной нагрузкой (и, соответственно, низкими С : Р) – мезо- и эвтрофных, для которых и характерно [57, 58] доминирование кладоцер.

Различия в общем видовом составе зоопланктона обследованного региона оказались сильнее выражены не в широтном направлении – с севера на юг, а в долготном – с запада на восток (см. табл. 6). По-видимому, это обусловлено большим изменением высоты над уровнем моря участков в направлении с востока на запад, чем с севера на юг: наиболее гористые участки на востоке, наиболее низменные – на западе, самые низкие – Тукаланда, Хантайка и Черная. Высота (над ур. м.) водоема указана в числе важных факторов, определяющих число видов и состав северного рачкового зоопланктона [12, 44, 46, 59], как характеристика, отражающая величину и характер водосбора (определяющих степень обеспечения биогенами), характер гидрохимического и термического режимов, особенности микроклимата.

По классификации С. П. Китаева [56], озера с биомассой зоопланктона $1-4 \text{ г/м}^3$ попадают в мезотрофный класс трофности, $4-16$ – эвтрофный, более 16 – гипертрофный, $< 0,5-1$ – олиготрофный. Обследованные нами озера относились к олиготрофным в $69,2\%$ случаев (см. табл. 3 – 36 из 52), мезотрофным – в $28,8\%$ (15 из 52), эвтроф-

ным – ни в одном случае, гипертрофным – в одном случае ($1,9\%$). В то же время все из мезо- и гипертрофных по зоопланктону озер по биомассе фитопланктона (неопубликованные данные Е. А. Ивановой, Е. С. Кравчук) и некоторые – по первичной продукции (неопубликованные данные О. П. Дубовской) были олиготрофными, т. е. высокой биомассе зоопланктона не соответствовала низкая продуктивность фитопланктона. Это характерно для многих северных мелких озер и указывает на другие источники снабжения зоопланктона пищей, которыми оказываются, в частности, бентосные цианобактериальные маты, детрит различного происхождения [60], аллохтонная органика [54], что еще раз подчеркивает важную роль детритных пищевых цепей в трофической сети этих водоемов. С другой стороны, в отдельные годы в отдельных озерах участков Ирбэ (оз. Медвежье), Горбиачин (Ольга в 2004 г.), Тукаланда (Олеся, Машенька в 2001 г.), Хантайка (Подкова и М. Подкова) и Черная (Кипрейное) наблюдалось обратное соотношение биомасс зоо- и фитопланктона, характеризовавших эти озера как олиготрофные по зоопланктону и мезо- или эвтрофные по фитопланктону. Снижение отношения биомасс зоо- и фитопланктона является показателем эвтрофирования [58, 61] и возрастания роли микробиальной петли [55]. Индикатором мезо- или эвтрофии незагрязненных водоемов озерного типа служит и доминирование в них кладоцер (Крючкова, 1987, цит. по [57], [58]), увеличение отношения численности кладоцер к численности копепод используется как один из показателей эвтрофирования [58, 61]. В исследуемом нами регионе признаки эвтрофирования наиболее выражены на участках Тукаланда и Хантайка.

Кладоцеры по сравнению с копеподами оказываются более устойчивыми к действию ультрафиолетовой радиации, усиливающейся в высоких широтах при глобальном потеплении [11]. Температура воды часто является главным фактором, определяющим видовой состав, распределение, временную динамику зоопланктона, особенно кладоцер, доминирующих в теплых условиях [16, 43, 44, 59]. Обнаруженное нами в исследуемом регионе существенное увеличение числа видов кладоцер с севера на юг (см. рис. 2) соот-

ветствует общему изменению климатических условий в сторону смягчения с севера на юг для схожих высот (например, от Ирбэ к Горбиачину) и с востока на запад для разных высот от гористых участков (например, Эндэ) к низменным (Хантайка, Черная).

Сравнение с другими данными по сет-ному зоопланктону для этого же региона. Л. Н. Гордеева [1] на основании двухлетних исследований (1958–1959 гг.) описала качественный состав и привела количественные характеристики зоопланктона “норильских” озер Кета, Мелкое, Лама, Глубокое, Собачье. Обнаруженные нами в результате эпизодического обследования пелагиали и литорали озер Лама, Капчук, Глубокое виды зоопланктона входят (с учетом изменений в номенклатуре за более чем 40 лет) в приводимый Л. Н. Гордеевой обширный список видов за тремя исключениями:

1. *Ascorperus harpae* (Baird), отмеченный Гордеевой во всех “норильских” озерах, кроме оз. Глубокое, в последнем нами обнаружен (см. табл. 4).

2. Из всех “норильских” озер только в оз. Лама массовой пелагической формой был *Arctodiaptomus bacillifer* (Koelbel) (*Diaptomus* у Гордеевой [1]), нами же в его пелагиали обнаружен *A. acutilobatus*, видовая принадлежность которого подтверждена Л. А. Степановой (ЗИН РАН), одним из соавторов Определителя Calanoida... [62], согласно которому распространение *A. acutilobatus* на востоке ограничено бассейном Оби, Алтайским краем. Там же [62, с. 294–296] отмечено: в связи с тем, что более 80 лет именем “*bacillifer*” называли, по крайней мере, три разных вида, известные находки его во многих местах (в том числе в Восточной Сибири – из оз. Гаммарусного [2], озера в устье р. Голубой у Енисейского залива [63]) необходимо проверить. Полагаем, что Гордеева [1] имела в своем распоряжении отличный от *A. acutilobatus* вид, возможно, за 40 лет произошла замена близких видов, которая, в свою очередь, может быть связана с глобальным изменением климата. Факт наличия в Хантайском водохранилище в 1976 и 1981 гг. [4] именно *A. acutilobatus* можно трактовать как заселение этого водохранилища этим видом из близлежащих озер. Но в таких крупных водоемах, Хантайском озере [3] или в

“норильских” озерах [1], его не обнаружили. В бассейне собственно Енисея он также отсутствовал [63, 64]. Возможно, ареал обитания *A. acutilobatus* действительно продвигается на северо-восток и не без влияния изменения климата.

3. То же самое с некоторой вероятностью можно сказать и о различиях между циклопом озер Лама, Капчук, Глубокое, обнаруженном нами *Cyclops abyssorum* Sars (вероятно, *C. abyssorum gracilipes* Sars) и указываемом Гордеевой [1] *C. strenuus* Fischer. Последнего находили [4] в Хантайском водохранилище (вместе с *C. scutifer* Sars и *C. kolensis* Lilljeborg) и в озерах Хантайском и Някшинда (в Някшинде вместе с *C. lacustris* Sars, см. [3]). П. Л. Пирожников [63] указывал для низовий Енисея *C. strenuus* var. *abyssorum* (Sars) наряду с *C. strenuus* Fischer. В. Н. Грезе [64] находил там только второй вид. Тем не менее полагаем более вероятным, что циклоп из оз. Лама, определенный ранее [1] как *C. strenuus*, не соответствует этому виду в современном понимании [31] и что сейчас он был бы определен как *C. abyssorum*. Однако допускаем и некоторую вероятность замены близких видов.

В оз. Лама с учетом колебаний биомассы пелагического зоопланктона по “теплым и холодным” годам $415 - 70 \text{ мг/м}^3$ ([65], с использованием данных [1]) можно констатировать, что биомасса зоопланктона в 2003 г. (см. табл. 3) находилась в указанных пределах и существенно не изменилась. Прежним остался уровень биомассы зоопланктона и в оз. Глубокое: в 2001 г. (см. табл. 3) – 84, в 1958–59 гг. [1] – 58 мг/м^3 .

Что касается *Limnocalanus macrurus* Sars – ледниково-морского реликта, остатка морской трансгрессии [2], то он был характерным видом для “норильских” озер [1] и Хантайских озера и водохранилища [3–5] и, судя по нашим данным по озерам Лама, Капчук и Глубокому (см. табл. 2), остается им ныне. Но он отсутствовал в других Путоранских озерах, не подвергавшихся морской трансгрессии [2], [3 – оз. Някшинда]. В таком озере Кутарамакан лимнокаланус нами также не найден (см. табл. 2).

Зоопланктон оз. Кутарамакан (см. табл. 2) оказался сходен с таковым других Путоранских озер бассейнов рек Н. Тунгуски, Курей-

ки, Северной [2, 3], за исключением наличия в первом *Eudiaptomus gracilis* а не *E. graciloides* и *Daphnia galeata*, а не *D. longispina* (под разными названиями может быть один и тот же вид), характерных для вторых. В Путоранском оз. Някшинда (бассейн р. Северной) Н. Г. Шевелева [3] отмечала отсутствующих в нашем списке (см. табл. 2, 4) *Arctodiaptomus bacillifer* (о нем см. выше) и *Bythotrephes longimanus*. Поскольку в процессе эвтрофирования озера *E. gracilis* сменяет *E. graciloides* [58], а *D. galeata* доминирует во многих эвтрофных водоемах Евразии (например [66]), следует предположить, что оз. Кутарамакан, возможно, является более трофным по сравнению с олиготрофными Путоранскими озерами. Тем более что биомасса зоопланктона в нем близка к верхнему пределу для Путоранских озер (273 мг/м³ [2]), при этом в заливе оз. Кутарамакан она в 2 раза выше предельной (см. табл. 3).

Наш список видов рачкового зоопланктона малых озер участков, относящихся к Хантайской водной системе (Кутарамакан, Ирбэ, Тукаланда, Хантайка, Горбиачин), в целом шире такового для Хантайских озера и водохранилища [3, 4], что неудивительно, учитывая значительное число обследованных нами разнообразных мелких озер. Наш список (см. табл. 2, 4) для Хантайской системы включает 8 видов каляноид, 12 – циклопид, 36 – кладоцер, а в предыдущих списках для Хантайского озера и водохранилища [3, 4] отмечено 4 каляноиды, 5 циклопид, 17 кладоцер из нашего списка, а также отсутствующие в нашем списке 3 каляноиды, 5 циклопид и 8 кладоцер. Если иметь в виду весь наш список, включая участки Курейской водной системы (Эндэ) и собственно Енисея (Черная), а также Норило-Пясинской (Кетаирбэ и озер Лама, Капчук, Глубокое), то в нем (см. табл. 2, 4) приводятся не отмеченные ранее [1–4] 5 видов каляноид, 7 – циклопид, 16 – кладоцер. С другой стороны, в нашем списке отсутствуют 9 копепоид: вышеупомянутые *A. bacillifer*, *C. strenuus*, *C. lacustris*, *C. kolensis*, а также *Eurytemora lacustris* (Poppe), *Acanthocyclops capillatus* (Sars), *A. bicuspidatus* (Claus), *Thermocyclops oithonoides* Sars, *Macroscyclops fuscus* (Jurine); 12 кладоцер: *Bythotrephes cederstroemi* Schoedler, *B. longimanus* Leydig, *Leptodora kindtii* Focke,

Eurycercus glacialis Lilljeborg, *Alona quadrangularis* (O. F. Müller), *Leydigia leudigii* (Schoedler), *Disparalona rostrata* (Koch), *Pseudochydorus globosus* (Baird), *Daphnia hyalina* Leydig, *D. longiremis* Sars, *D. magna* Straus, *Macrothrix hirsuticornis* Norman et Brady [1–4].

Если же наш список сравнивать с такими П. Л. Пирожникова [63] и В. Н. Грезе [64] по бассейну Енисея (от верховий – г. Кызыла до Енисейского залива Карского моря с некоторыми пойменными и островными озерами) с добавлением списка кладоцер Н. Н. Смирнова [67] из района Тареи и пос. Талнах (окрестности Норильска), то новых для региона видов в нашем списке (см. табл. 2, 4) остается гораздо меньше: каляноид – один вид (*Acanthodiaptomus tibetanus*), циклопид – 3 вида (*Acanthocyclops robustus*, *Diacyclops nanus*, *D. abyssicola*), кладоцер – 7 видов (*Acroperus angustatus*, *Diaphanosoma* sp., *Simocephalus expinosus*, *Chydorus* cf. *biovatus*, *Anchistropus emarginatus*, *Camptocercus feneticus*, *Streblocerus serricaudatus*). В это перечисление не вошли виды, отмеченные ранее [63, 64] только в верхней части бассейна Енисея, такие как *Cyclops insignis*, *Eucyclops denticulatus*, *Cryptocyclops bicolor bicolor*, которые впервые отмечены (см. табл. 2, 4) для бассейна нижнего Енисея с его притоками Хантайкой, Курейкой и др. В новых для региона видах отсутствуют *B. crassicaudus* и *Alona costata* (см. табл. 2, 4), так как упоминаются для бассейна нижнего Енисея соответственно у Л. Ф. Литвинчук [42] и в краткой заметке Т. Н. Ануфриевой [69]. Среди вышеназванных *C. biovatus* описан недавно и ранее не мог быть обнаружен, а *A. robustus* мог обозначаться как *A. vernalis*, так как в определителе В. М. Рылова [68] являлся его вариантом. Что касается дафний группы *longispina*, то для исследуемого региона упоминались *D. longispina*, *D. hyalina*, *D. cucullata* Sars [63, 64], первые две как *D. longispina* var. *longispina* и var. *hyalina* [1], первая также как *D. longispina* var. *longispina* [3] или как *D. longispina* [2, 4]. *D. galeata* впервые приводится у Н. Н. Смирнова [67], ранее ее определение было невозможным из-за несовершенства определителя [70] (однако В. Н. Грезе [64, с. 57], говоря о *D. hyalina*, отмечал, ссылаясь на работу (Lilljeborg, 1900): “...обычно f. *galeata*”).

Обнаруженных нами жаброногов (см. табл. 4) ранее находили в бассейне нижнего Енисея [63, 64], но эти же авторы встречали и других филлопод, в частности *Lynceus brachiurus* O. F. Müller (Conchostraca), которого впоследствии находили и в Хантайском водохранилище [4].

Таким образом, впервые для исследуемого региона нами указывается 14 видов рачкового зоопланктона.

Что касается коловраток, то по сравнению с вышеперечисленными списками видов [1–4, 63, 64] нами впервые обнаружены некоторые из родов *Trichocerca* (*T. lata*, *T. rosea*), *Lecane* (*L. mira*, *L. intrasinuata*), *Mytilina* (*M. ventralis*), *Euchlanis* (*E. meneta*, *E. incisa*, *E. alata*, *E. lyra*), *Notommata copeus*, *Eothinia elongata*, *Ploesoma lenticulare*, *Asplanchna herricki* (см. табл. 5).

Сравнение зоопланктона с таковым других регионов. Списки коловраток больших и малых озер Европейского Севера – Большеземельской тундры [71–73], относящейся к водному бассейну Печоры и других рек, впадающих в Баренцево море, имеют много общих видов с нашим списком для севера Средней Сибири (см. табл. 2, 5). Видами, обнаруженными только нами, остаются вышеперечисленные *T. lata*, *T. rosea*, *L. mira*, *E. alata*, *N. copeus*, *E. elongata*, *P. lenticulare*, *A. herricki*, кроме них добавляются *Trichocerca collaris*, *T. porcellus*, *Ploesoma triacantum*, *Keratella serrulata*, *Dissotrocha aculeata*; всего 13 видов. Не встреченными нами и другими исследователями [1–4, 63, 64] в обсуждаемом регионе Средней Сибири являются около 15 видов коловраток, среди которых несколько видов *Lecane*, *Keratella* и др.

Н. В. Вехов [74] на основании собственных и литературных данных указывал в европейской фауне копепоид 16 видов для арктических островов, 32 – для Северной Субарктики (средняя температура водного столба обычно не более 12 °С), 43 – для Южной Субарктики (температура воды в безледный период 7–22 °С). Из нашего списка (см. табл. 2, 4) 6 видов: *H. borealis*, *E. gracilis*, *M. theeli*, *E. serrulatus*, *M. viridis*, *A. vernalis* отмечены Н. В. Веховым во всех трех зонах; 6 видов: *H. appendiculata*, *E. graciloides*, *C. scutifer*, *M. albidus*, *E. macruroides*, *M. leuckarti* – в двух (Северной и Южной Субарктике); один вид –

Eucyclops denticulatus (как *Cyclops lilleborgi* Sars у Вехова) – только в одной Северной Субарктике; 4 вида: *A. tibetanus*, *A. acutilobatus*, *C. insignis*, *C. bicolor* – только в Южной Субарктике; наконец, 2 вида: *L. macrurus*, *C. abyssorum* – только на арктических островах. Таким образом, в исследуемом нами регионе Средней Сибири обитают многие (19) европейские арктические и субарктические виды со схожим распределением по направлению с севера на юг. Из нашего списка 7 видов: *A. denticornis*, *L. angustilobus*, *N. pachipoditus*, *A. robustus*, *A. venustus*, *D. nanus*, *D. abissicola* для этих зон Европы Веховым [74] не отмечены, но последний вид присутствует в списке [76]. С другой стороны, все найденные нами виды каляноид, за исключением *A. acutilobatus*, по [62], отмечены в бассейне нижнего Енисея и его притоков или в других местах Красноярского края и Восточной Сибири. (Однако *H. borealis* считается широко распространенным только к северу от Полярного круга, а “единичные находения к югу (водоемы Калининской и Костромской областей, а также степных районов Сибири) следует объяснять случайным заносом рачка” [62, с. 80]. Между тем этот вид достигает массового развития в относительно “южном” (56° с. ш.) Красноярском водохранилище на р. Енисей, а также заселил прибрежные зоны реки ниже Красноярской ГЭС [75]). Общее число обнаруженных нами видов каляноид и циклопоид (26) меньше суммарного числа видов, указываемых Н. В. Веховым (см. выше). Если к числу видов, найденных нами, добавить число видов, обнаруженных ранее [1–4] в обследуемом нами регионе, то это число – 35 – будет сравнимо с таковым для Северной Субарктики (32 [74]), но меньше, чем для Южной Субарктики (43). Если же сравнить общее число видов из списков нашего [1–4, 63, 64] и по Европейскому Северу [71, 73, 74, 76], то разница в числе видов окажется небольшой и в пользу севера Средней Сибири (бассейна нижнего Енисея с притоками): 49 – 46 = 3. Разница в числе несовпадающих видов составляет 11 – 8 = 3 вида.

Многие виды кладоцер обследованного нами региона Средней Сибири (см. табл. 2, 4) идентичны таковым в больших и малых озерах Европейского Севера – Большеземель-

ской тундры [71, 73, 76] и в целом в арктических и субарктических водоемах Европы [37, 42, 77, 78]. Нами отмечено 9 видов, отсутствующих в списках для Европейского Севера – *Acroperus angustatus*, *Latona setifera*, *Diaphanosoma* sp., *Simocephalus serrulatus*, *Streblocerus serricaudatus*, *Picripleuroxus striatus*, *Chydorus* cf. *biovatus* (ранее не мог быть обнаружен), *Anchistropus emarginatus*, *Camptocercus fennicus*. Отметим, что *S. serrulatus* указан М. Я. Орловой-Беньковской [79] для окрестностей Норильска (ранее он определен Смирновым [67] как *Simocephalus* sp.); “европейский” *Anchistropus emarginatus* найден в бассейне Яны [80], поэтому его находка в нашем, более западном, районе также вполне ожидаема.

В то же время для севера Европы отмечено 15 видов, отсутствующих в нашем списке (см. табл. 2, 4) и в других списках для Среднесибирского Севера [1–4, 67, 69], а именно: дафнии группы *pulex* – *D. pulex* (De Geer), *D. pulex middendorffiana* Fischer, *D. pulex tenebrosa* Sars у [76]; *D. pulex* s. lat. De Geer, *D. pulex middendorffiana* Fischer, *D. pulex tenebrosa* Sars и *D. pulex obtusa* Sars у [37] (но *tenebrosa* синоним *middendorffiana*); *D. cucullata*, *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg (в Определителе [31] отсутствует), *Drepanomacrothrix cornuta* (это младший синоним *Macrothrix hirsuticornis*, но в списке у [76] присутствуют оба таксона), *Ilyocryptus* cf. *sordidus* (Liévin), *I. acutifrons* Sars, *Pleuroxius uncinatus* Baird, *P. aduncus* (Jurine), *Chydorus ovalis* Kurz, *C. gibbus* Sars, *Alonopsis ambigua* Lilljeborg (в определителях [8, 35] отсутствует), *Rhynchotalona falcata* (Sars), *Camptocercus lilljeborgi* Schoegler. Однако виды группы *D. pulex* (в первую очередь *D. middendorffiana*), *D. cucullata*, оба вида *Ilyocryptus*, *P. uncinatus*, *M. hirsuticornis* обнаруживались в бассейне нижнего Енисея [63, 64], а последний вид – и в обследованном нами регионе ранее [3, 4], поэтому присутствие их в нем весьма вероятно. Так, *D. pulex* Leydig [31] встречена (О. П. Дубовская, неопубл. данные) в окрестностях г. Норильска. С учетом этого число видов, отсутствующих в списке для Среднесибирского Севера, по сравнению с Европейским сокращается с 15 до 8, и разница в числе несовпадающих для регионов видов кладоцер между Европейским и Сред-

несибирским Севером нивелируется: $9 - 8 = 1$ вид. Общее число видов кладоцер для севера Средней Сибири (по спискам: нашему и [1–4, 63, 64, 67, 69]) составляет 63, а для Европейского Севера (по [37, 42, 71, 73, 76–78]) – 57, разница в числе несовпадающих видов $14 - 8 = 6$ (в пользу Среднесибирского Севера). Значительно перекрывается наш список и с таковым для бассейнов Яны, Колымы и Анадыря [80–84], однако аккуратное сравнение с подобными работами по Восточной Сибири затруднено, поскольку со времени их опубликования слишком сильно изменилась систематика ряда групп кладоцер.

Таким образом, видовое разнообразие кладоцер северных регионов в направлении с запада на восток, так же как копепоид, по видимому, существенно не изменяется. Однако данный весьма предварительный вывод должен быть проверен путем анализа большего числа проб из различных регионов Сибирского и Европейского Севера. Он обязательно должен сопровождаться усилиями в области изучения систематики различных групп кладоцер. Например, известно, что палеарктические *Daphnia* cf. *pulex* и *Ilyocryptus* cf. *sordidus* представляют собой комплексы видов [85, 86]. При этом предыдущие определения, не сопровождавшиеся какими-то описаниями и рисунками, вообще не могут быть ассоциированы с какими-либо реальными видами, рассматриваемыми ныне в качестве валидных.

В Европейской Арктике, на островах в восточной части Баренцева региона [87, 88] найден *Camptocercus fennicus*. Он ранее указывался для бассейна Колымы [82], но впоследствии [89] показано, что эти популяции принадлежат к особому виду *C. streletskae* Smirnov. А для озер северо-запада Европейской России отмечены [58] такие виды, как *Asplanchna herricki*, *Keratella serrulata*, *Dia-cyclops nanus*, *Simocephalus serrulatus*, *Streblocerus serricaudatus*. С учетом этого число обнаруженных нами в зоопланктоне севера Средней Сибири видов, отсутствующих в Европе, сокращается, т. е. ареалы некоторых европейских видов расширяются.

Найденные нами жабронogi (см. табл. 4) являются широко распространенными в Евразии и Северном полушарии аборигенными

для тундровой зоны видами [87]. В восточной части Баренцева региона кроме них отмечены эндемик *Artemiopsis plovornini* (Jaschnov) и *Brachinectella media* (Schmankewitch) [87, 88].

О зоопланктоне водоемов с низкими рН. Из нашего списка (см. табл. 2, 4, 5) видами, характерными для водоемов с низкими рН, являются: *Keratella serrulata*, *Holopedium gibberum*, *Simocephalus serrulatus*, *Streblocerus serricaudatus*, *Alonella exisa*; для полигуменных (болотного питания) водоемов – *Acanthocyclops venustus*, *Diacyclops nanus* [58], *A. vernalis*, *Daphnia longispina* [44]. Отметим, что подобные заключения по поводу *A. exisa* и *D. longispina* нам не представляются убедительными, эти виды встречаются (и доминируют!) в водоемах средней полосы России самого различного типа (А. А. Котов, неопубликовано) и в исследованном нами регионе широко распространены.

В. И. Лазарева [61] выделяет доминантные комплексы для нескольких градаций величин рН и РОВ, в частности, для водоемов с рН < 5,3 и широким диапазоном РОВ характерны бидоминантные комплексы, состоящие из каляноиды *Eudiaptomus graciloides* и одного из видов кладоцер (*Diaphanosoma brachyurum*, “*Bosmina obtusirostris*” = *B. cf. longispina*, *Ceriodaphnia quadrangula*). В исследуемом нами регионе в оз. Б. Лена (Тукаланда) с самым низким измеренным рН наблюдали фактически бидоминантный комплекс из других видов – *Acanthodaptomus denticornis* и *Daphnia cf. longispina* (см. табл. 2), который составлял 91,5 % биомассы зоопланктона, число видов небольшое (см. табл. 3). В слабокислом озере Эла (Эндэ) доминировали каляниды – *Heterocope borealis* и *E. graciloides*, место 2-го субдоминанта занимал *Eurycercus lamellatus* (табл. 2), биомасса этих трех видов составляла 88,4 % общей, число видов больше, чем в оз. Б. Лена (см. табл. 3), среди них индикатор болотного питания (по [58]) *Diacyclops nanus* и “типичный обитатель тундр северо-востока СССР и Аляски” [74, с. 23] *Mixodiptomus theeli*. Несмотря на то что *H. appendiculata* считается чувствительным к закислению [90], в трех слабокислых озерах участка Черная доминировал именно этот вид (половозрелые и копепоиды, см. табл. 2), в одном из этих озер субдоминантом была *Bosmina longirostris*, в целом число видов было

значительным (см. табл. 3). Из других видов зоопланктона именно в этих озерах обитали: *Eucyclops denticulatus*, *Holopedium gibberum*, *Streblocerus serricaudatus*, *Simocephalus serrulatus* (см. табл. 4). Можно отметить, что характерный для кислых водоемов *S. serricaudatus* встречен еще в озерах участков Кетаирбэ и Тукаланда (см. табл. 5). В целом зоопланктон большинства данных озер копепоидно-кладоцерный, отличающийся довольно высокой биомассой за счет доминирования крупных видов, что соответствует имеющимся наблюдениям [61].

К прогнозу изменений зоопланктона при глобальном потеплении. Н. В. Вехов [78] встречал в субарктических водоемах Европы следующих представителей тепловодного комплекса: *Sida crystallina*, *Limnospida frontosa*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Leptodora kindtii*. Первые три встречены и нами: сида – в шести из 10 участков (см. табл. 2), лимносида – в одном из южных (Горбичин, см. рис. 1, табл. 4), диафанозома – только в двух юго-западных, наиболее низинных (Хантайка, Черная), *Diaphanosoma* sp. – только в самом южном и западном (Черная). Однако ранее эти виды (кроме последнего) отмечались даже в самых северных участках исследуемого региона: сида и диафанозома – в озерах Лама и Мелкое, лептодора – в оз. Мелкое [1]. Кроме того, лептодора обнаружена в Хантайском озере [3], а в Хантайском водохранилище [4] – все четыре тепловодных вида. Появление и значительное развитие в озерах участков Хантайка и Черная не только диафанозом, но и таких видов, как *Mesocyclops leuckarti*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Bipalpus hudsoni* (см. табл. 4, 5), характерных для гораздо южнее расположенных водохранилищ Енисея (например, Саянского [91]; Красноярского [75]), можно связать отчасти с южным расположением этих участков относительно других (южнее 68°03' с. ш., рис. 1) и с изменением ландшафта местности с горного на равнинный на этих двух участках. Последнее обстоятельство способствует смягчению микроклимата, обогащению вод биогенами [44]. Но если *M. leuckarti* встречался и в Хантайском водохранилище [4], коловратка *B. hudsoni* – во всех “норильских” озерах [1], в Хантайском озере [3] и водохранилище [4], то *C. pulchella* во всех этих

водоемах отсутствовала. Однако ее находили в бассейне Нижнего Енисея [63, 64]. В. Н. Вехов [37] причисляет ее к видам, крайняя северная граница ареала которых совпадает с границей Южной Субарктики, но которые выносятся в Северную Субарктику крупными реками, текущими из лесной зоны и пересекающими Субарктику (например, Печорой). По-видимому, то же происходит и в бассейне Енисея, текущего с юга на север. Тем не менее не исключаем связи появления *C. pulchella* и ее развития до 2-го субдоминанта по биомассе (см. табл. 4) в двух южных участках (т. е. распространение ее с юга и запада на северо-восток) с влиянием не только близости транзитного пути – Енисея, локального микроклимата низин, но и глобального потепления климата. Последнее может быть фактором и появления в самом южном участке *Diaphanosoma* sp., более всего похожей на “южный” вид (см. Систематико-фаунистические замечания), и расширения на восток ареала *Arctodiaptomus acutilobatus*.

Принимая во внимание существенную зависимость динамики кладоцер в пространстве и времени от температуры и явное предпочтение ими более теплых условий [43], схожесть проявлений влияния глобального потепления на водные экосистемы с эффектами эвтрофирования [16–18] и сравнительную устойчивость кладоцер к ультрафиолетовому излучению [11], мы полагаем, что в обследуемом регионе при сохранении современных тенденций потепления могут увеличиться число видов и доля кладоцер в общей численности и биомассе зоопланктона, соответственно снизиться степень доминирования копепод (калянид), произойти заселение относительно “южными” видами северных участков, расширение ареалов теплолюбивых видов.

Мы глубоко признательны Л. А. Степановой (ЗИН РАН) за труд по просмотру фотографий основных признаков самцов и самок и подтверждение правильности нашей идентификации вида *Arctodiaptomus acutilobatus*, а также В. Р. Алексееву (ЗИН РАН) за просмотр фотографий основных признаков самок *Cyclops abyssorum* из озер Лама и из Глубокого и предположение о его подвидовой принадлежности. Работа частично поддержана совместным с УрО РАН и НАН Белоруссии

проектом Сибирского отделения РАН (Институт биофизики) № 65, а также РФФИ (грант № 09–04–00201–а) и Программой “Биоразнообразия” Президиума Российской академии наук.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гордеева Л. Н. Зоопланктон норильских озер // Вопросы гидробиологии водоемов Карелии: Уч. зап. Карельского пед. ин-та. Биологические науки. 1963. Т. 15. Петрозаводск: Карельское кн. изд-во, 1964. С. 104–116.
2. Алексюк А. П., Шульга Е. Л. Некоторые данные о зоопланктоне путоранских озер // Путоранская озерная провинция. Итоги ландшафтно-лимнологических исследований 1968 года: тр. Лимнологического ин-та СО РАН, Т. 20 (40). Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. С. 194–199.
3. Шевелева Н. Г. Зоопланктон // Озера северо-запада Сибирской платформы. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1981. С. 123–135.
4. Шевелева Н. Г., Шишкин Б. А. Зоопланктон // Гидробиологические и гидробиологические исследования Хантайского водохранилища. Новосибирск: Наука Сиб. отд-ние, 1986. С. 81–100.
5. Башарова Н. И., Шевелева Н. Г. Основные особенности формирования зоопланктона Ангаро-Енисейских водохранилищ // Гидробиол. журн. 1993. № 1. С. 9–15.
6. Андреев В. П., Жаковщикова Т. К., Рябова В. Н., Сороколетова Е. Ф., Шарыгин А. А. Биологический анализ качества вод Норило-Пясинской системы / / Водные ресурсы. 2003. Т. 30, № 4. С. 466–472.
7. Природные условия и естественные ресурсы СССР. Средняя Сибирь / под ред. И. П. Герасимова. М.: Наука, 1964. 480 с.
8. Смирнов Н. Н., Коровчинский Н. М., Котов А. А., Синев А. Ю. Систематика Cladocera: современное состояние и перспективы развития // Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология: матер. Всерос. школы-конф., ИБВВ им. И. Д. Папанова. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 5–73.
9. Forro L., Korovchinsky N. M., Kotov A. A., Petrusek A. Global diversity of cladocerans (Cladocera; Crustacea) in freshwater // Hydrobiologia. 2000. Vol. 595. P. 177–184.
10. Serreze M. C., Walsh J. E., Chapin III F. S. Osterkamp T., Dyurgerov M. et al. Observational evidence of recent change in the northern high-latitude environment // Climatic Change. 2000. Vol. 46. P. 159–207.
11. Rautio M., Korhola A. Effects of ultraviolet radiation and dissolved organic carbon on the survival of subarctic zooplankton // Polar. Biol. 2002. Vol. 25. P. 460–468.
12. Sweetman J. N., Smol J. P. Patterns in the distribution of cladocerans (Crustacea: Branchiopoda) in lakes across a north-south transect in Alaska, USA // Hydrobiologia. 2006. Vol. 553. P. 277–291.
13. Chapin III F. S., McGuire A. D., Randerson J., Pielke Sr. R., Baldocchi D. et al. Arctic and boreal ecosystems of western North America as components of the climate system // Global Change Biology. 2000. Vol. 6 (Suppl. 1). P. 211–223.

14. Smith L. C., Sheng Y., MacDonald G. M., Hinzman L. D. Disappearing Arctic Lakes // *Science*. 2005. Vol. 308. P. 1429.
15. Афанасьева Э. Л., Шимараев М. Н. Многолетние изменения зоопланктона пелагиали озера Байкал в период глобального потепления // *Состояние и проблемы продукционной гидробиологии*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. С. 253–265.
16. Hampton S. E., Izmet'eva L. R., Moore M. V., Katz S. L., Dennis B., Silov E. A. Sixty years of environmental change in the world's largest freshwater lake – Lake Baikal, Siberia // *Global Change Biology*. 2008. Vol. 14. P. 1947–1958.
17. Blenckner T., Adrian R., Livingstone D. M., Jennings E., Weyhenmeyer G. A. et al. Large-scale climatic signatures in lakes across Europe: a meta-analysis // *Ibid*. 2007. Vol. 13. P. 1314–1326.
18. Jackson L. J., Lauridsen T. L., Sondergaard M., Jeppesen E. A comparison of shallow Danish and Canadian lakes and implication of climate change // *Freshwater Biol*. 2007. Vol. 52. P. 1782–1792.
19. Litvinchuk L. F., Telesh I. V. Distribution, population structure, and ecosystem effects of the invader *Cercorepaga pengoi* (Polyphemoidea, Cladocera) in the Gulf of Finland and the open Baltic Sea // *Oceanologia*. 2006. Vol. 48 (S). P. 243–257.
20. Зуев И. В. Гольяны рода *Phoxinus* (сем. Cyprinidae) бассейнов рек Енисей и Пясины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2007. 22 с.
21. Отчет по интеграционному проекту СО РАН “Исследование динамики экосистем криолитозоны в естественном (фоновом) состоянии и условиях длительного воздействия крупных промышленных предприятий” / ИЛ СО РАН, Красноярск, 2008.
22. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л., 1984. 34 с.
23. Иванова М. Б. Продукция зоопланктона // *Биологическая продуктивность северных озер*. Т. 2: Озера Зеленецкое и Акулькино. Л., 1975. С. 97–115.
24. Балущкина Е. В., Винберг Г. Г. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // *Общие основы изучения водных экосистем*. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. С. 169–171.
25. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
26. Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
27. Никаноров А. М. Гидрохимия. Л.: Гидрометеиздат, 1989. 351 с.
28. Лазарева В. И., Лебедева И. М., Овчинникова Н. К. Изменения в сообществе зоопланктона Рыбинского водохранилища за 40 лет // *Биология внутр. вод*. 2001. № 4. С. 46–57.
29. Коровчинский Н. М. Ветвистоусые ракообразные отряда Степорода мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). М.: Тов. науч. изд. КМК, 2004. 410 с.
30. Ishida S., Kotov A. A., Taylor D. A new divergent lineage of *Daphnia* (Cladocera: Anomopoda) and its morphological and genetical differentiation from *Daphnia curvirostris* Eylmann, 1887 // *Zool. J. Linn. Soc*. 2006. Vol. 146, N 3. P. 385–405.
31. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные / ред. тома В. П. Алексеев. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1995. 628 с.
32. Гиляров А. М. Популяционная экология. М.: МГУ, 1990. 191 с.
33. Petrusek A., Hobæk A., Nilssen J. P., Skage M., Čerňák M., Brede N., Schwenk K. A taxonomic reappraisal of the European *Daphnia longispina* complex (Crustacea, Cladocera, Anomopoda) // *Zoologica Scripta*. 2008. Vol. 37. P. 507–519.
34. Sinev A. Y. Discrimination between two sibling species of *Acroporus* (Baird, 1843) from the Palearctic (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) // *Zootaxa*. 2009. Vol. 2176. P. 1–21.
35. Смирнов Н. Н. Chydoridae фауны мира. Сер.: Фауна СССР. Нов. сер., № 101. Ракообразные, т. 1, вып. 2. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1971. 531 с.
36. Belyaeva M., Taylor D. J. Cryptic species within the *Chydorus sphaericus* species complex (Crustacea: Cladocera) revealed by molecular markers and sexual stage morphology // *Mol. Phyl. Evol*. 2008. Vol. 50. P. 534–546.
37. Вехов Н. В. Фауна ветвистоусых ракообразных семейств Daphniidae и Bosminidae и их распространение в арктических и субарктических водоемах Европы // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1981. Т. 86, вып. 6. С. 51–59.
38. Haney R. A., Taylor D. J. Testing paleolimnological predictions with molecular data: the origins of Holarctic *Eubosmina* // *J. Evol. Biol*. 2003. Vol. 16. P. 871–882.
39. Kotov A. A., Ishida S., Taylor D. J. Revision of the genus *Bosmina* Baird, 1845 (Cladocera: Bosminidae), based on evidence from male morphological characters and molecular phylogenies // *Zool. J. Linn. Soc*. 2009. Vol. 156, N 1. P. 1–56.
40. Nilssen J. P., Larson P. The systematical position of the most common fennoscandian *Bosmina* (*Eubosmina*) // *Z. Zool. System. Evolut*. 1980. Vol. 18. P. 62–68.
41. Kotov A. A. Morphology and postembryonic development of males and females of *Bosmina longispina* Leydig (Crustacea, Anomopoda) from a North Iceland population // *Hydrobiologia*. 1996. Vol. 341. P. 187–196.
42. Литвинчук Л.Ф. Систематика и биология рода *Вутотрефес* / Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология : матер. всерос. школы-конференции, ИББВ им. И. Д. Папанина. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 173–198.
43. Gillooly J. F., Dodson S. L. Latitudinal patterns in the size distribution and seasonal dynamics of New World, freshwater cladocerans // *Limnol. Oceanogr*. 2000. Vol. 45. P. 22–30.
44. Rautio M. Zooplankton assemblages related to environmental characteristics in Treeline ponds in Finnish Lapland // *Arctic, Antarctic, Alpine Res*. 2001. Vol. 33, N 3. P. 289–298.
45. O'Brien W. J., Barfield M., Bettez N. D., Gettel G. M., Hershey A. E. et al. Physical, chemical, and biotic effects on arctic zooplankton communities and diversity // *Limnol. Oceanogr*. 2004. Vol. 49 (N 4, part 2). P. 1250–1261.
46. Stemberger R. S., Miller E. K. A zooplankton-N:P-ratio indicator for lakes // *Environ. Monitoring and Assessment*. 1998. Vol. 51. P. 29–51.

47. Толмеев А. П. Концепция “экологической стехиометрии” в водных экосистемах: литературный обзор // Сиб. экол. журн. 2006. № 1. С. 13–19.
48. Elser J. Biological stoichiometry: a chemical bridge between ecosystem ecology and evolutionary biology // Amer. Natur. 2006. Vol. 168, Suppl. P. S25–S35.
49. Сущик Н. Н. Роль незаменимых жирных кислот в трофометаболических взаимодействиях в пресноводных экосистемах (обзор) // Журн. общ. биол. 2008. Т. 69, № 4. С. 299–316.
50. Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Kolmakova A. A., Kalachova G. S., Kravchuk E. S., Ivanova E. A., Makhutova O. N. Seasonal correlations of elemental and ω 3 PUFA composition of seston and dominant phytoplankton species in a eutrophic Siberian Reservoir // Aquatic Ecol. 2007. Vol. 41. P. 9–23.
51. Dobberfuhl D. R., Elser J. J. Elemental stoichiometry of lower food web components in arctic and temperate lakes // J. Plankton Res. 2000. Vol. 22. P. 1341–1354.
52. Smyntek P. M., Teece M. A., Schulz K. L., Storch A. J. Taxonomic differences in the essential fatty acid composition of groups of freshwater zooplankton relate to reproductive demands and generation time // Freshwater Biol. 2008. Vol. 53. P. 1768–1782.
53. del Giorgio P. A., Peters R. H. Patterns in planktonic P:R ratios in lakes: influence of lake trophic and dissolved organic carbon // Limnol. Oceanogr. 1994. Vol. 39. P. 772–787.
54. Karlsson J., Jansson M., Jansson A. Respiration of allochthonous organic carbon in unproductive forest lakes determined by the Keeling plot method // Ibid. 2007. Vol. 52. P. 603–608.
55. Бульон В. В. Структура и функция микробальной “петли” в планктоне озерных экосистем // Биология внутр. вод. 2002. № 2. С. 5–14.
56. Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.
57. Лазарева В. И. Многолетние вариации структуры зоопланктона Рыбинского водохранилища // Водные ресурсы. 1997. Т. 24, № 1. С. 90–96.
58. Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1996. 189 с.
59. Rautio M. Community structure of crustacean zooplankton in subarctic ponds – effects of altitude and physical heterogeneity // Ecography. 1998. Vol. 21. P. 327–335.
60. Rautio M., Vincent W. Benthic and pelagic food resources for zooplankton in shallow high-latitude lakes and ponds // Freshwater Biol. 2006. Vol. 51. P. 1038–1052.
61. Лазарева В. И. Экология зоопланктона разнотипных водоемов бассейна Верхней Волги: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тольятти. 2008. 42 с.
62. Боруцкий Е. В., Степанова Л. А., Кос М. С. Определитель Salanoida пресных вод СССР. Сер.: Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим ин-том АН СССР: вып. 157. СПб.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1991. 504 с.
63. Пирожников П. Л. Зоопланктон реки Енисей и Енисейской губы и его роль в питании рыб: Тр. Всесоюз. арктич. ин-та, Л.: Изд-во Главсевморпути, 1937. Т. 98. 61 с.
64. Грезе В. Н. Кормовые ресурсы рыб реки Енисей и их использование // Изв. ВНИИОРХ. М.: Пищепромиздат, 1957. Т. 41. 236 с.
65. Долгих П. М., Ваганов Е. А. К методике прогноза гидробиологических характеристик по дендрохронологическим данным в экосистемах Крайнего Севера // Экология. 1993. № 3. С. 73–75.
66. Hulsmann S., Weiler W. Adult, not juvenile mortality as a major reason for the midsummer decline of a *Daphnia* population // J. Plankton Res. 2000. Vol. 22. P. 151–168.
67. Смирнов Н. Н. Ветвистоусые ракообразные (Cladocera) Таймыра / Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978. С. 291–293.
68. Рылов В. М. Cyclopoidea пресных вод. Сер.: Фауна СССР. Ракообразные. Т. III, вып. 3. М.; Л., 1948. 219 с.
69. Ануфриева Т. Н. Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология: матер. Всерос. школы-конф., ИББВ им. И. Д. Папанина. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 204–210.
70. Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. Сер.: Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим ин-том АН СССР. М.; Л.: Наука, 1964. 327 с.
71. Вехов Н. В. Зоопланктон небольших озер восточной части Большеземельской тундры // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1974. № 2. С. 7–13.
72. Кутикова Л. А. Rotatoria / Флора и фауна водоемов Европейского Севера. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. С. 168–170.
73. Макарецва Е. С., Прилежаев И. Д. Зоопланктон и его продукция // Особенности структуры экосистем озер Крайнего Севера. СПб.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1994. С. 146–168.
74. Вехов Н. В. Фауна и особенности жизненных циклов веслоногих ракообразных подотрядов Cyclopoidea и Calanoida арктических и субарктических водоемов Европы // Гидробиол. журн. 1982. № 2. С. 18–25.
75. Дубовская О. П., Гладышев М. И., Махутова О. Н. Сток лимнического зоопланктона через высоконапорную плотину и его судьба в реке с быстрым течением (на примере плотины Красноярской ГЭС на р. Енисей) // Журн. общ. биол. 2004. Т. 65, № 1. С. 81–93.
76. Барановская В. К. Crustacea / Флора и фауна водоемов Европейского Севера. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. С. 174–177.
77. Вехов Н. В. Распространение и некоторые особенности биологии ветвистоусых ракообразных семейств Chydoridae и Macrothricidae в арктических и субарктических водоемах Европы // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1983. № 4. С. 33–37.
78. Вехов Н. В. Распространение, биотопическое распределение и жизненные циклы тепловодных ветвистоусых в субарктических водоемах Европы // Гидробиол. журн. 1987. № 4. С. 13–18.
79. Орлова-Беньковская М. Я. Ревизия группы видов *Simocephalus (serrulatus)* (Crustacea, Anomopoda, Daphniidae) // Зоол. журн. 1995. Т. 74, № 8. С. 57–71.
80. Комаренко Л. Е. Планктон бассейна реки Яны. М.: Наука, 1968. 151 с.
81. Акатова Н. А. Зоопланктон реки Колымы и ее бассейна // Уч. зап. Ленингр. гос. ун-та. 1949. Т. 126. Сер. биол. наук. Вып. 21. С. 341–367.
82. Стрелецкая Э. А. Зоопланктон старично-термокарстовых озер бассейна Колымы // Вестник Московского ун-та. 1972. № 3. С. 12–19.

83. Стрелецкая Э. А. К вопросу о систематическом положении некоторых пресноводных ракообразных бассейна р. Колымы // Гидробиологические исследования внутренних водоемов Северо-Востока СССР / науч. ред. В. Л. Контримавичус. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 60–138.
84. Шилин Ю.А. Некоторые данные о зоопланктоне водоемов нижнего течения р. Анадырь // Там же. С. 196–210.
85. Colbourne J. K., Crease T. J., Weider L. J., Hebert P. D. N., Dufresne F., Hobaek A. Phylogenetics and evolution of a circumarctic species complex (Cladocera: *Daphnia pulex*) // Biol. J. Linn. Soc. 1998. Vol. 65. P. 347–365.
86. Kotov A. A., Štifter P. Cladocera: family Pycnocryptidae (Branchiopoda: Cladocera: Anomopoda) // Guides to the identification of the microvertebrates of the Continental Waters of the world. Vol. 22. Kenobi Productions, Ghent and Backhuys Publishers. Leiden, 2006. 172 p.
87. Вехов Н. В. Фауна и распространение ракообразных в пресных и солоноватых водоемах островов восточной части Баренцева региона // Зоол. журн. 1997. Т. 76, вып.6. С. 657–666.
88. Вехов Н. В. Ракообразные мелких водоемов островов восточной части Баренцева моря и пролива Карские ворота // Биология внутр. вод. 2000. № 2. С. 42–48.
89. Smirnov N. N. A revision of the genus *Camptocercus* (Anomopoda, Chydoridae, Aloninae) // Hydrobiologia. 1998. Vol. 386. P. 63–83.
90. Вандыш О. И. Влияние закисления на зоопланктонные сообщества малых озер горной тундры // Водные ресурсы. 2002. Т. 29, № 5. С. 602–609.
91. Гольд З. Г., Дубовская О. П., Лужбин О. В. Формирование гидробиологического режима Саяно-Шушенского водохранилища в первые годы его наполнения (1979–1982 гг.) // Комплексные исследования экосистем бассейна реки Енисей. Красноярск: Изд-во Красноярск. ун-та, 1985. С. 102–125.

Zooplankton of the Lakes in the Spurs of the Putoran Plateau and Adjacent Territories (the North of the Krasnoyarsk Region)

O. P. DUBOVSKAYA, A. A. KOTOV*, N. M. KOROVCHINSKIY*, N. N. SMIRNOV*, A. Yu. SINEV**

*Institute of Biophysics SB RAS
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok, 50/50
E-mail: dubovskaya@ibp.krasn.ru*

* *A. N. Severtsov Institute of the Problems of Ecology and Evolution RAS
119071, Moscow, Leninsky ave., 33*

** *M. V. Lomonosov Moscow State University, Department of Biology
119991, Moscow, Leninskie Gory*

Species composition and biomass indices of net animal plankton in four large lakes and 35 small ones from 10 regions situated between 69,5 and 67,5° of the northern latitude and ~87 and 92° of the eastern longitude examined in July–August 2001 and 2003–2004 are reported. The distribution of separate species and changes of the structure of the animal plankton are discussed from the viewpoint of the possible influence of climate warming.

Key words: animal plankton, Copepoda, Cladocera, Rotifera, species composition, biomass, biogeography, polar lakes, global warming.