

УДК 574.583

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ЗООГИДРОБИОНТОВ ОЗЕР СЕВЕРО-ЗАПАДА ЯКУТИИ

Л.А. Фролова, Л.Б. Назарова, Л.А. Пестрякова, У. Херциух

Аннотация

Исследованы видовой состав, доминирующие комплексы, количественные и структурные характеристики зоопланктонных сообществ ряда небольших, преимущественно термокарстовых озер, расположенных на территории водосборного бассейна р. Анабар (северо-запад Якутии). Проанализированы наиболее информативные показатели, применяемые в системе мониторинга с использованием данной экологической группировки, оценено экологическое состояние озер. Выявлены закономерности формирования и организации сообществ северных зоогидробиоценозов.

Ключевые слова: зоопланктон, арктические озера, ординационный анализ, физико-химические параметры.

Введение

Пресноводные экосистемы арктических регионов России в последнее время привлекают все большее внимание таких специалистов, как геологи, экологи и гидробиологи. Вызвано это двумя причинами. Во-первых, арктические регионы заслуживают пристального внимания, так как именно они в первую очередь окажутся под воздействием изменения климата и сопряженных с этим факторов (увеличения длительности безледного периода, таяния вечной мерзлоты, увеличения интенсивности испарения, и, как следствие, повышения уровня трофности водоемов). Ожидается, что потепление вызовет смещение или уменьшение ареалов распространения животных, населяющих арктические регионы, из-за подтаивания вечной мерзлоты и исчезновения части озер, из-за бивазий из более южных регионов [1, 2]. Во-вторых, информация о зоопланктонных и бентосных сообществах восточных областей арктической Сибири носит отрывочный, далеко неполный характер. Труднодоступность таких регионов, полное отсутствие инфраструктуры и наземного транспорта в районе исследования и короткий безледный период в 1.5–2 месяца приводят к слабой изученности водных беспозвоночных, и в частности, такой значимой экологической группировки, как зоопланктон.

Таким образом, необходим детальный, последовательный экологический и биологический мониторинг за состоянием арктических пресноводных экосистем, их структурой и изменениями во времени как в целом, так и на уровне составляющих их звеньев.

Зоопланктон является важным структурным и функциональным звеном водных экосистем – принимает участие в процессах самоочищения, служит кормовой базой рыб, используется в качестве индикаторной группы в мониторинге

экологического состояния водоемов. Нами были исследованы зоопланктонные комплексы ряда небольших, преимущественно термокарстовых озер, расположенных на территории водосборного бассейна р. Анабар (северо-запад Якутии), выявлены видовой состав, количественные и структурные характеристики, оценено экологическое состояние данных озер на основе анализа зоопланктона.

1. Материал и методы

1.1. Район исследования. Большинство водоемов криолитозоны Якутии представлены небольшими по площади и неглубокими озерами термокарстового или пойменного происхождения, характеризующимися специфическими термальным и химическим режимами, что делает их крайне чувствительными к климатическим изменениям [3–5]. Условия окружающей среды для гидробионтов, населяющих эти уникальные пресноводные экосистемы, экстремальны: короткий вегетационный период (большую часть года водоемы покрыты льдом), низкие температуры, высокие уровни ультрафиолетовой радиации, часто незначительное содержание биогенных элементов [6, 7]. Низкие температуры в течение года замедляют процессы деструктуризации органики в почвах, в результате с водосборных бассейнов поступает незначительное количество биогенных элементов, и как следствие, озера часто характеризуются как олиготрофные [6]. Низкая продуктивность водоемов и упрощенная видовая структура обуславливают формирование коротких пищевых цепей с доминированием одного или нескольких видов гидробионтов [8, 9].

Комплексные гидрологические, гидробиологические и палеолимнологические исследования озер проводились в течение летнего сезона 2007 г. в рамках совместной российско-германской научно-исследовательской экспедиции на территории Республики Саха (Якутия) в бассейне р. Анабар между $71^{\circ}50'$ и $73^{\circ}39'$ северной широты и $110^{\circ}82'$ и $115^{\circ}75'$ восточной долготы (рис. 1). Река Анабар является самой крупной рекой северо-запада Якутии. Водосборный бассейн ее полностью расположен за Северным Полярным кругом. Длина реки 939 километров, площадь водосборного бассейна 104461 кв. км. [10]. Анабар берет начало на севере Среднесибирского плоскогорья, течет среди холмистой тундры Северо-Сибирской низменности и впадает в море Лаптевых, образуя Анабарскую губу. В бассейне р. Анабар свыше 22 тыс. озер [11], многие из которых соединены многочисленными протоками с рекой и между собой и служат нагульными площадями для молоди сиговых и карповых рыб.

Климат в районе исследований резко континентальный. Осадков выпадает мало (140–350 мм), но это количество превышает годовое испарение из-за доминирования отрицательных температур [12].

Вся территория Анабарского бассейна покрыта многолетней мерзлотой. Среднегодовая температура воздуха $-10...-13^{\circ}\text{C}$. Среднеиюльские температуры составляют $+10...+12^{\circ}\text{C}$. Абсолютный минимум температуры -65°C [13]. Продолжительность безморозного периода не превышает 43–51 день [10]. Следовательно, мелкие реки и озера покрыты льдом и часто промерзают до дна как минимум в течение 9 месяцев в году, что значительно ограничивает вегетационный период таких водных беспозвоночных, как ветвистоусые ракообразные.

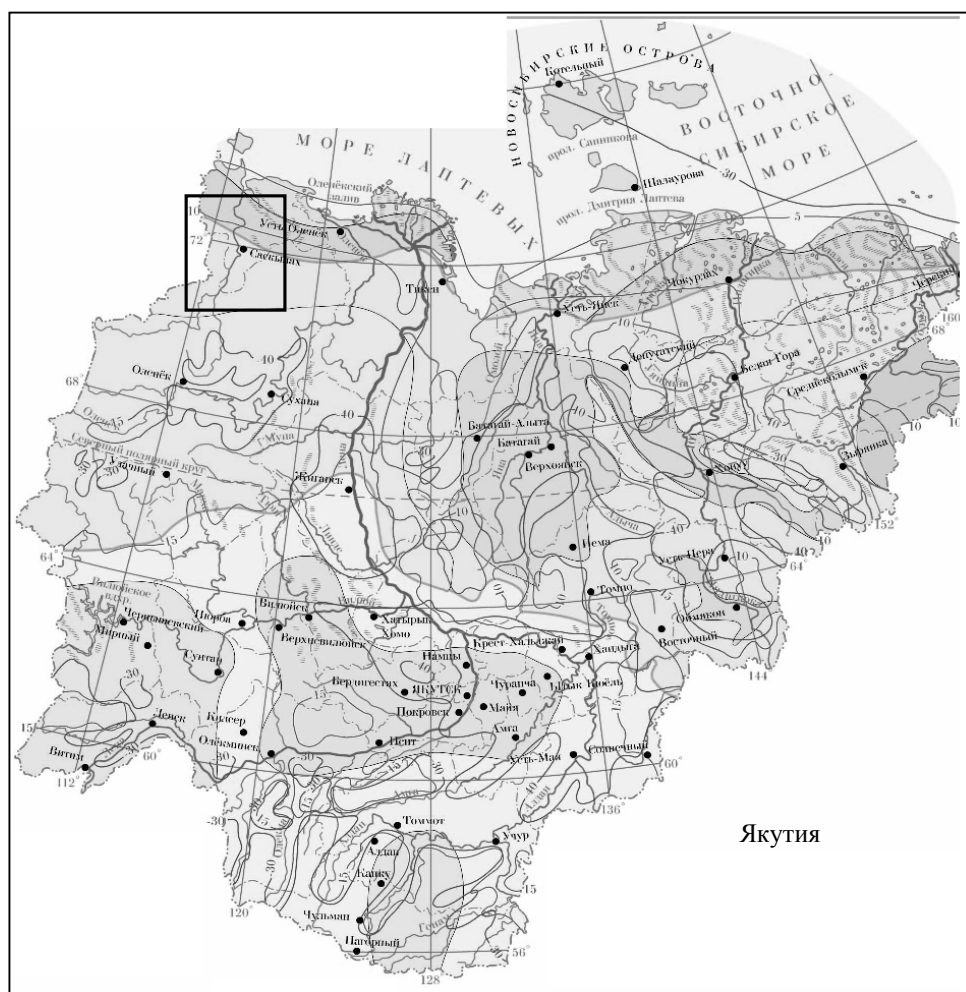


Рис. 1. Расположение региона исследования

Растительность бассейна р. Анабар на различных участках неоднородна. Лесотундра представлена редколесьем лиственницы даурской (*Larix dahurica*) с незначительными вкраплениями лиственницы сибирской (*L. sibirica*), подлесок сформирован кустами ивы (*Salix* spp.), березы тощей (*Betula exilis*), ольхи кустарниковой (*Alnus fruticosa*). В тундре доминирующими видами являются береза тощая (*Betula exilis*), ивы: шерстистая, сизая, красивая (*Salix lanata*, *S. pulchra*, *S. glauca*), багульник (*Ledum* spp.), пушица (*Eriophorum* spp.) [14].

1.2. Сбор материала. Количественные пробы зоопланктона отбирались процеживанием 100 л воды через малую сеть Апштейна (газ № 78) с последующей фиксацией 4%-ным раствором формалина. Сбор качественных проб осуществляли при тотальных вертикальных обловах зоопланктона той же сетью. Обработано 70 количественных проб зоопланктона. Камеральная обработка проб зоопланктона включала определение видового состава зоопланктона, численности и биомассы. Пробы зоопланктона просматривались под микроскопом Axiostar plus

(Karl Zeiss), встреченные организмы определяли до вида по специализированным определителям [15–22]. Биомасса рассчитывалась по степенным уравнениям, связывающим длину и массу тела [23–25].

Параллельно с отбором проб зоопланктона для характеристики экологических условий существования водных организмов определялись основные морфологические, гидрологические, гидрохимические показатели водоемов, а именно: определяли высоту озера над уровнем моря, тип растительного сообщества на прилегающей территории, площадь озер, максимальную глубину, прозрачность по диску Секки, pH, удельную электропроводность. Кроме того, в лаборатории Института полярных и морских исследований им. Альфреда Вегенера (г. Потсдам, Германия) в отобранных образцах воды были определены растворенный органический углерод, хлориды (Cl^-), сульфаты (SO_4^{2-}), силикаты (Si^{4+}), нитриты (NO_2^-), нитраты (NO_3^-), аммоний (NH_4^+), общий фосфор (P), карбонаты (HCO_3^-), а также некоторые металлы (Al^{3+} , Ca^{2+} , $\text{Fe}_{\text{общее}}$, Mg^{2+} , Mn^{2+} , Na^+).

Среднеиюльская температура воздуха в регионе, использованная в нашем анализе, вычислена по базе данных “The Gridded Climate Data” [26], на основе замеров на высоте 2 м выше уровня грунта стандартными метеорологическими методами. Для каждого озера температуры воздуха были рассчитаны интерполяцией высоты над уровнем моря и удаленности от морского побережья. Согласно расчетам озера расположены в пределах температурного градиента среднеиюльских температур от $+10.20^\circ\text{C}$ до $+12.10^\circ\text{C}$. Хотя выбранный температурный градиент и невелик, но он отражает реальные вариации температур в регионе и находится на границе смены растительных зон (типичная тундра, субарктическая тундра, редколесье).

1.3. Статистический анализ. В статистический анализ были включены только те таксоны из состава зоопланктона, которые были встречены по крайней мере в 2 озерах с относительной численностью 2% или хотя бы в 1 озере с численностью более 2%. Согласно данному критерию в анализе были оставлены 26 из 35 обнаруженных в озерах таксонов. Метод непрямой ординации – анализ соответствия с удаленным трендом (detrended correspondence analysis, DCA) – был использован для расчета длины общего экологического градиента. Это необходимо для того, чтобы оценить, какова зависимость (линейная или одновершинная) между экологическими факторами среды в исследованном регионе и распределением зоопланктонных сообществ [27]. DCA предполагает, что таксоны имеют одновершинную реакцию на гипотетический экологический градиент [28, 29]. DCA (данные преобразованы извлечением квадратного корня) выявил, что градиентная длина оси 1 составляет 4.88 единиц стандартного отклонения, что говорит о необходимости применения нелинейного метода ординации – канонического корреспондентского анализа (canonical correspondence analysis, CCA) [30]. CCA используется в тех случаях, когда анализируется достаточно длинный экологический градиент (градиентная длина оси 1 больше 2.5), в рамках которого таксоны реагируют на изменение среды нелинейно [29]. Для достижения нормальности распределения выборки показатели были трансформированы логарифмированием. Ординационный анализ выполнен с помощью программы CANOCO 4.5 [31].

Для проверки мультиколлинеарности комплекса экологических переменных проведен анализ с использованием коэффициентов возрастания дисперсии (VIF). Отбор значимых экологических параметров осуществлялся по значениям VIF: если значение VIF было 20 и более, то параметр удалялся. Полученное число экологических параметров, достоверно объясняющих вариации данных зоопланктона, было затем оценено методом отбора вперед (forward selection method).

Для анализа структуры зоопланктона озер использовали индекс видового разнообразия Шеннона – Уивера [32], который рассчитывали по численности (H_N) и биомассе (H_B) организмов зоопланктона, индекс выровненности экологических групп Пиелу [33]. Число эффективных появлений таксонов определяли по индексу биоразнообразия Э. Хилла (N_2) [34]. Оценка сапробности проводилась с использованием метода индикаторных организмов Пантле и Букка в модификации Сладечека [35].

2. Результаты и их обсуждение

Большинство исследованных озер в бассейне р. Анабар термокарстового, небольшое число – пойменного происхождения. По химическому составу вода озер гидрокарбонатного типа кальциевой группы [11, 36]. Все изученные озера характеризовались низкой степенью минерализации, так как питание их происходит за счет поступления слабоминерализованных талых и дождевых вод. Средние значения удельной электропроводности вод озер составляют 51.1 ± 8.3 мС/см (табл. 1). По жесткости вода озер характеризуется как «очень мягкая». Активная реакция среды водоемов нейтральная или слабोकислая, но в нескольких озерах показатели рН были ниже предела ПДК (6.5–8.5). В частности, закисленные торфяные озера были отмечены в районе п. Саскылах, где зафиксированы значения рН 4.5 и 5.2.

Прибрежная и водная растительность развита слабо. Заросли макрофитов однотипны и представлены вахтой трехлистной, пузырчаткой, урутью, калужницей болотной, сабельником болотным, рдестами.

В составе летнего зоопланктона озер водосборного бассейна р. Анабар в 2007 г. было обнаружено 35 видов беспозвоночных: 15 видов коловраток, 11 – ветвистоусых, 9 – веслоногих ракообразных. Известно, что в реофильных зоопланктонных сообществах низовьев р. Анабар доминирующее положение занимают коловратки, субдоминантами являются ветвистоусые и веслоногие ракообразные как по частоте встречаемости, так и по количественным показателям [11]. В озерах картина несколько иная, так как отсутствует отрицательное влияние течения на развитие ракообразных и происходит закономерная смена доминантов на лимнофильные виды надкласса Crustacea [37]. По структуре групп организмов в озерах развит копеподно-ротаторный комплекс: доминантные по численности виды, как правило, принадлежат к классу Rotatoria, биомассу чаще всего определяют веслоногие ракообразные.

Видовое разнообразие озерного зоопланктона характеризовалось 4–13 видами. Несколько видов являются массовыми для большинства водоемов, создавая экологический фон фауны зоопланктона. Это *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *Chydorus sphaericus*, *Heterocope borealis*, *Cyclops scutifer*. В зоопланктоне летнего периода водоемов с пониженными значениями рН присутствуют ацидофильные виды, в частности встречен ветвистоусый рачок *Holopedium gibberum*.

Табл. 1

Статистические показатели основных лимнологических характеристик исследованных озер Якутии

Показатель	Min	Mean	Max	Медиана	SD	Skew
T _{воздух июль} (°C)	10.20	11.18	12.10	11.00	0.51	0.09
T _{воды} (°C)	12.90	15.79	18.40	15.50	1.57	0.07
Глубина _{max} (м)	0.90	4.38	10.00	4.70	2.53	0.23
Прозрачность (м)	0.50	1.59	4.50	1.50	0.85	1.44
Электропроводность (мкS·см ⁻¹)	16.00	51.14	277.00	33.00	49.21	3.25
pH	4.85	6.99	7.55	7.18	0.58	2.57
O ₂ (мг·л ⁻¹)	5.00	8.63	12.00	9.00	1.47	0.00
СГ (мг·л ⁻¹)	0.27	5.25	62.98	1.12	11.73	3.95
SO ₄ ²⁻ (мг·л ⁻¹)	0.09	0.66	9.94	0.22	1.74	4.91
NO ₃ ⁻ (мкг·л ⁻¹)	0.14	0.15	0.33	0.14	0.03	5.57
HCO ₃ ⁻ (мкг·л ⁻¹)	4.12	15.84	36.14	13.73	9.23	0.77
P _{общий} (мг·л ⁻¹)	0.07	0.09	0.10	0.09	0.00	2.90
Al ³⁺ (мкг·л ⁻¹)	19.00	32.90	200.00	19.00	38.23	3.44
Ca ²⁺ (мг·л ⁻¹)	0.94	3.78	9.49	3.42	2.21	0.96
Fe _{общее} (мкг·л ⁻¹)	24.70	243.46	587.00	198.50	146.77	0.68
Mg ²⁺ (мг·л ⁻¹)	0.48	1.73	4.96	1.66	1.01	1.03
Na ⁺ (мг·л ⁻¹)	0.19	2.99	36.40	0.83	6.64	4.15
Mn ²⁺ (мг·л ⁻¹)	19.00	21.49	106.00	19.00	14.71	5.92
Si ⁴⁺ (мг·л ⁻¹)	0.09	0.28	1.29	0.15	0.29	2.04

SD – стандартное отклонение, Skew – асимметрия.

Наряду с типичными зоопланктерами в составе зоопланктона был отмечен вид *Syzicus tetracerus*, который принадлежит к редким реликтовым эфемероидным ракообразным группы Concostraca и отличается короткими сроками активной фазы одной генерации и высокими темпами роста и развития.

Показатели численности и биомассы зоопланктона колебались в значительных пределах от 3.6 до 85.3 тыс. экз./м³ и от 0.1 до и 29.1 мг/м³ соответственно ($M \pm m$ по численности 30.8 ± 9.1 тыс. экз./м³, по биомассе 4.8 ± 3.2 мг/м³). В абсолютном большинстве озер биомасса обуславливалась крупными хищными копеподами родов *Heterocope* и *Cyclops*. Доминирование *Sorperoda* в сообществах вместе с низкой общей численностью и биомассой зоопланктона – характерные признаки олиготрофных озер. Однако в наших исследованиях плотность и биомасса зоопланктона больше соответствовали мезотрофному уровню трофии.

По зоогеографическому районированию основную массу видов анабарской озерной фауны составляют организмы, имеющие космополитическое, палеарктическое и голарктическое распространение (рис. 2). Около половины отмеченных видов характеризовалось всеветным ареалом географического распространения (*Brachionus calyciflorus*, *Keratella cochlearis*, *Chydorus sphaericus*, *Daphnia longispina* и др.), но среди обуславливающих количественные показатели видов чаще присутствовали холодноводные виды с ограниченным северным ареалом распространения. Так, доминирующий по численности среди веслоногих рачков *Cyclops scutifer* (частота встречаемости 65.0%) характеризуется как пелагический озерный вид с голарктическим распространением, обитающий в основном в зоне тундры и тайги в олиготрофных и слабозвтрофных водоемах [38]. Аналогично,

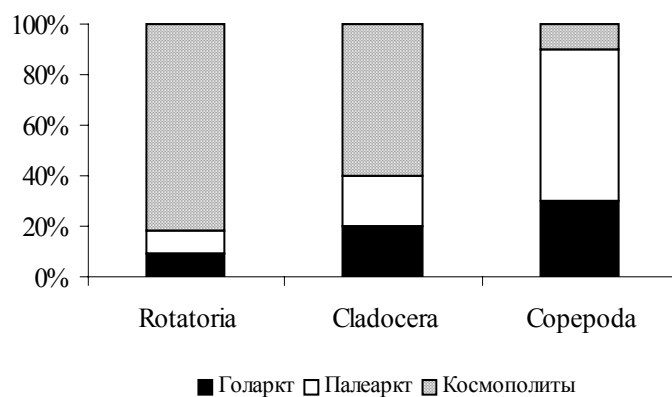


Рис. 2. Зоогеографическая характеристика зоопланктонных сообществ озер северо-запада Якутии (бассейн р. Анабар)

наиболее часто встречающийся среди коловраток вид *Kellicottia longispina* (частота встречаемости 45.0%) по зоогеографическому районированию характеризуется как холодноводный голарктический вид [15].

Трофическая структура зоопланктонных сообществ озер северо-запада Якутии отличается от озер средней полосы России несколько большей долей организмов с хищным типом питания, что косвенно свидетельствует об отсутствии загрязняющего антропогенного воздействия и, в частности, об отсутствии антропогенной эвтрофикации (рис. 3).

Для анализа структуры зоопланктона озер был использован индекс видового разнообразия Шеннона – Уиверра (ИВР), который рассчитывали по численности (H_N) и биомассе (H_B) организмов зоопланктона [32]. ИВР в совокупности с другими биологическими показателями качества среды отражает не только число видов, но и их выравненность, сбалансированность, что возможно только в нормально функционирующих экосистемах.

При использовании ИВР (табл. 2), рассчитанного по численности (H_N), получены значения, которые позволяют охарактеризовать большинство озер как мезотрофные водоемы, ряд озер – как олиготрофные (табл. 2). Согласно ИВР, рассчитанного по биомассе (H_B) (табл. 2), озера можно отнести к категории водоемов с умеренно-чистым качеством воды. Индекс выровненности (I), характеризующий стабильность сообществ, в среднем равен 0.88, что говорит об отсутствии выраженных доминантов и достаточно устойчивой и выровненной структуре сообществ.

Оценка сапробности позволила охарактеризовать большинство озер как олигосапробные, причем расчетные величины индекса сапробности зачастую находились на границе перехода от олигосапробной к β -мезосапробной зоне, и лишь 20.0% озер могут быть охарактеризованы как истинно β -мезосапробные с соответствующим комплексом видов индикаторов (табл. 2).

В статистический анализ с использованием метода непрямой ординации были включены 26 таксонов, которые имели относительную численность $\geq 2\%$ более чем в одном озере: 7 видов коловраток, 8 – ветвистоусых, 9 – веслоногих ракообразных и их личиночные стадии.

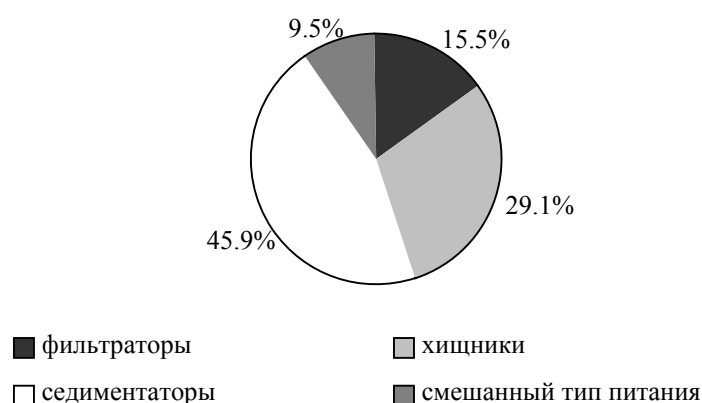


Рис. 3. Трофическая структура зоопланктонных сообществ озер бассейна р. Анабар

Табл. 2

Характеристика зоопланктонных сообществ озер северо-запада Якутии

Показатель	Среднее	Медиана	Min	Max	SD	Skew
<i>N</i> таксонов в озере	6	6	4	13	2.1	1.1
<i>N</i> ₂	1.54	1.34	0.90	3.05	0.55	1.14
<i>H</i> (индекс Шеннона)	1.73	1.70	0.20	3.25	0.56	0.56
<i>I</i> (выровненность)	0.88	0.89	0.80	0.96	0.04	0.51
<i>S</i> (сапробность)	1.53	1.44	1.20	2.80	0.35	1.90

SD – стандартное отклонение, Skew – асимметрия.

DCA с участием всех экологических параметров (данные численности таксонов преобразованы извлечением квадратного корня, экологические параметры выявлены методом отбора вперед, проведено тестирование методом Монте-Карло с 999 неограниченными перестановками) показал, что они объясняют 66.8% вариаций таксономического состава зоопланктонных сообществ ($\lambda_1 = 0.174$ и $\lambda_2 = 0.157$). Широта, долгота, высота над уровнем моря, Na^+ , СГ имели высокий VIF (больше 20), то есть в значительной степени коррелировали между собой. Эти переменные удалялись из анализа по одному до тех пор, пока все VIF не стали ниже 20.

ССА показал, что рН, среднеиюльская температура воздуха в регионе исследований, глубина и содержание ионов Si^{4+} составляют минимальный набор экологических параметров наиболее достоверно объясняющих изменчивость численности зоопланктона в исследованных озерах (рис. 4). Значения осей 1 и 2 ($\lambda_1 = 0.485$ и $\lambda_2 = 0.308$) четырех наиболее значимых переменных составляют 40.4% и 66.4% от собственных значений осей ССА десяти важнейших переменных, что говорит о том, что удаление коррелирующих переменных не оказало значительного влияния на эффективность анализа. Все значимые показатели коррелировали отрицательно с осью 1, $T_{\text{июль}}$ негативно и значимо коррелирует с осью 2 (табл. 3). Наиболее значимыми факторами, обуславливающими состав зоопланктонных сообществ озер, были показатель рН ($p \leq 0.001$) и среднеиюльская температура воздуха ($p \leq 0.05$).

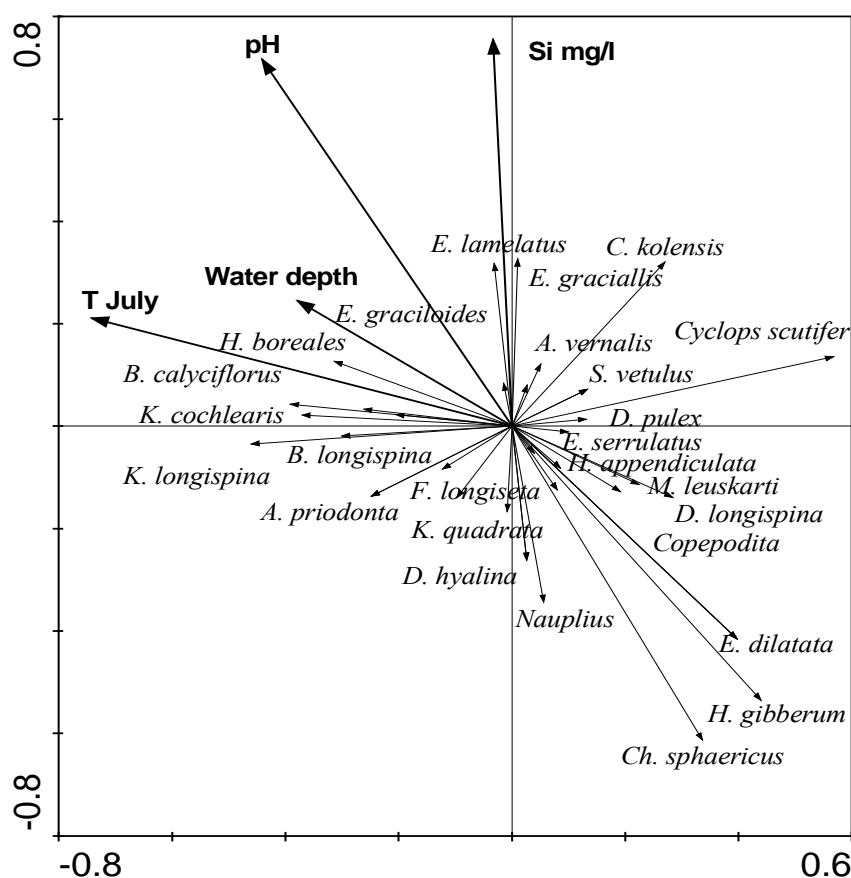


Рис. 4. ССА-диаграмма, иллюстрирующая взаимосвязь между наиболее значимыми экологическими факторами и зоопланктонными сообществами исследованных озер

Табл. 3

Коэффициенты корреляции между экологическими показателями и ССА осями ординации 1 и 2

Экологический показатель	ССА	
	Ось 1	Ось 2
pH	-0.8144	0.3172
Глубина	-0.5408	-0.1532
$T_{\text{июль}}$	-0.5375	-0.4023
Si	-0.2070	0.1935

Заключение

Проведенное исследование показало, что арктические зоопланктонные сообщества представляют собой небогатые по качественным и количественным характеристикам, но достаточно устойчивые и выровненные сообщества. Основными факторами, влияющими на распространение зоопланктеров, являются климатозависимые показатели: pH, среднеиюльская температура воздуха и глубина водоема.

Благодаря отсутствию структуронарушающего антропогенного воздействия исследованные озера могут быть рекомендованы для использования в качестве контрольных водных экосистем при математическом моделировании в исследованиях по реконструкции палеоклимата.

Авторы сердечно благодарят всех участников летней экспедиции в северо-западную Якутию в 2007 г. Авторский коллектив благодарен также рецензентам статьи за ценные замечания и рекомендации.

Проект выполнен при финансовой поддержке немецкого исследовательского общества (DFG) и Рособразования РФ (проект РНП № 2.2.2.3.16187).

Summary

L.A. Frolova, L.B. Nazarova, L.A. Pestryakova, U. Herzsuh. Structure of Zooplankton Assemblages in the Lakes of the Northwest of Yakutia.

This article investigates species composition, dominating complexes, quantitative and structural characteristics of zooplankton communities in some small, mainly thermokarst lakes located in the catchment basin of the river Anabar (the northwest of Yakutia). It also analyses most informative indicators used in monitoring systems involving this ecological group, estimates ecological condition of the lakes, and reveals peculiarities of formation and organization of northern zoohydrobiont communities.

Key words: zooplankton, arctic lakes, ordination analysis, physico-chemical properties.

Литература

1. *Samchyshyna L., Hansson L.-A., Christoffersen K.* Patterns in the distribution of Arctic freshwater zooplankton related to glaciation history // *Polar Biol.* – 2008. – V. 31, No 12. – P. 1427–1435.
2. *Frolova L.A., Galanin I.F., Nazarova L.B.* Invader species from the family Gobiidae (Pisces: Teleostei) in trophic chains of Kuibyshev water reservoir // Rabitsch W., Essl F., Klingenstein F. (eds.) *Biological Invasions – from Ecology to Conservation. NEO-BIOTA 7.* – Vienna, 2007. – P. 233–238.
3. *Nazarova L.B., Pestryakova L.A., Ushnitskaya L.A., Hubberten H.-W.* Chironomids (Diptera: Chironomidae) in lakes of central Yakutia and their indicative potential for paleoclimatic research // *Contemp. Probl. Ecol.* – 2008. – V. 1, No 3. – P. 335–345.
4. *Agafonov L., Strunk H., Nuber T.* Thermokarst dynamics in Western Siberia: insights from dendrochronological research // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* – 2004. – V. 209, No 1–4. – P. 183–196.
5. *Kumke T., Ksenofontova M., Pestryakova L., Nazarova L., Hubberten H.-W.* Limnological characteristics of lakes in the lowlands of Central Yakutia // *J. Limnol.* – 2007. – V. 66, No 1. – P. 40–53.
6. *Kienast F., Wetterich S., Kuzmina S., Schirrmeister L., Andreev A.A., Tarasov P., Nazarova L., Kossler A., Frolova L., Kunitsky V.* Paleontological records indicate the occurrence of open woodlands in a dry inland climate at the present-day Arctic coast in western Beringia during the Last Interglacial // *Quaternary Sci. Rev.* – 2010 – doi.10.1016/j.quascirev.2010.11.024
7. *Rautio M.* Community structure of crustacean zooplankton in subarctic ponds – effects of altitude and physical heterogeneity // *Ecography.* – 1998. – V. 21, No 3. – P. 327–335.

8. *Carter J.C.H., Dadswell M.J., Rolf J.C., Sprules W.G.* Distribution and zoogeography of planktonic crustaceans and dipterans in glaciated eastern North America // *Can. J. Zool.* – 1980. – V. 58, No 7. – P. 1355–1387.
9. *Hansson L.-A., Lindell M., Tranvik L.J.* Biomass distribution among trophic levels in lakes lacking vertebrate predators // *Oikos.* – 1993. – V. 66, No 1. – P. 101–106.
10. *Чистяков Г.Е.* Водные ресурсы рек Якутии. – М.: Наука, 1964. – 255 с.
11. *Кириллов А.Ф., Ходулов В.В., Собакина И.Г. и др.* Биология реки Анабар. – Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН, 2007. – 221 с.
12. *Куницкий В.В.* Криолитология низовья Лены. – Якутск: ИМЗ СО АН СССР, 1989. – 162 с.
13. *Гаврилова М.К.* Климаты холодных регионов Земли. – Якутск: ИМЗ СО РАН, 1998. – 206 с.
14. *Караваев М.Н., Скрябин С.З.* Растительный мир Якутии. – Якутск, 1971. – 137 с.
15. *Кутикова Л.А.* Коловратки фауны СССР. – М.-Л.: Наука, 1970. – 745 с.
16. *Мануйлова Е.Ф.* Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. – М.-Л.: Наука, 1964. – 328 с.
17. *Фролова Л.А.* Класс Rotatoria: общая характеристика и иллюстрированные определительные ключи. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2003. – 21 с.
18. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Ракообразные. – СПб.: ЗИН РАН, 1995. – Т. 2. – 628 с.
19. *Рылов В.М.* Cyclozoidea пресных вод // Фауна СССР. Ракообразные. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – Т. 3, Вып. 3. – 320 с.
20. *Flössner D.* Die Naupoda und Cladocera (ohne Bosminidae) Mitteleuropas – Leiden: Backhuys Publ., 2000. – 428 p.
21. *Смирнов Н.Н.* Chydoridae фауны мира // Фауна СССР. Ракообразные. – Л.: Наука, 1971. – Т. 1, Вып. 2. – 531 с.
22. *Alonso M.* Crustacea Branchiopoda Fauna Iberica. – Madrid: Museo Nacional de Ciencias Naturales CSIC, 1996. – V. 7. – 486 p.
23. *Балушкина Е.В., Винберг Г.Г.* Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных и коловраток // Эколого-физиологические основы изучения водных экосистем. – Л.: Наука, 1979. – С. 169–172.
24. *Балушкина Е.В., Винберг Г.Г.* Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные исследования биологических основ продуцирования озер. – Л.: Наука, 1979. – С. 58–72.
25. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоемах. Зоопланктон и его продукция. – Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 1982. – 33 с.
26. *New M., Hulme M., Jones P.* Representing twentieth century space-time climate variability. Part 2: development of 1901-96 monthly grids of terrestrial surface climate // *J. Clim.* – 2000. – V. 13, No 13. – P. 2217–2238.
27. *Birks H.J.B.* Quantitative palaeoenvironmental reconstructions // *Maddy D.J., Brew S. (eds.) Statistical Modelling of Quaternary Science Data.* – Cambridge: Quaternary Res. Association, 1995. – P. 161–254.
28. *ter Braak C.J.F., Prentice I.C.* A theory of gradient analysis // *Adv. Ecol. Res.* – 1988. – V. 18. – P. 271–317.
29. *ter Braak C.J.F., Verdonschot P.F.M.* Canonical correspondence-analysis and related multivariate methods in aquatic ecology // *Aquat. Sci.* – 1995. – V. 57, No 3. – P. 255–289.

30. *ter Braak C.J.F.* CANOCO 4.5 Reference manual and CanoDraw for Windows, User's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). – Ithaca, N. Y.: Microcomputer Power, 2002.
31. *ter Braak C.J.F., Šmilauer P.* CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows, User's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). – Ithaca, N. Y.: Microcomputer Power, 2002.
32. *Lloyd H., Zar J.H., Karr J.R.* On the calculation of information-theoretical measures of diversity // *Am. Midl. Nat.* – 1968. – V. 79, No 2. – P. 257–272.
33. *Pielou E.C.* The measurement of diversity in different types of biological collections // *J. Theor. Biol.* – 1966. – V. 13, No 1. – P. 131–144.
34. *Hill M.O.* Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences // *Ecology.* – 1973. – V. 54, No 2. – P. 427–432.
35. *Sládeček V.* System of water quality from the biological point of view // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* – 1973. – Bd. 7. – S. 1–218.
36. *Frolova L., Nazarova L.* Hydrological and physico-chemical characteristics of lakes in the lowlands of Northern Yakutia, Russia // *Environ. Radioecol. Appl. Ecol.* – 2009 – V. 14, No 2. – P. 3–19.
37. *Frolova L.A.* Patterns in the distribution of zooplankton in high-latitude lakes // *Environ. Radioecol. Appl. Ecol.* – 2008 – V. 14, No 1. – P. 23–31.
38. *Боруцкий Е.В.* Определитель свободноживущих пресноводных веслоногих раков СССР и сопредельных стран по фрагментам в кишечниках рыб. – М.: Изд-во АН СССР, 1960. – 219 с.

Поступила в редакцию
24.01.11

Фролова Лариса Александровна – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии позвоночных Казанского (Приволжского) федерального университета.

E-mail: Larissa.Frolova@mail.ru

Назарова Лариса Борисовна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник межфакультетской научно-практической лаборатории «Эксперт» Казанского (Приволжского) федерального университета.

E-mail: Nazarova_larisa@mail.ru

Пестрякова Людмила Агафьевна – кандидат биологических наук, доцент кафедры экологии Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова, г. Якутск.

E-mail: lapest@mail.ru

Ульрике Херцшух – доктор наук, профессор, Институт полярных и морских исследований им. Альфреда Вегенера (AWI), г. Потсдам, Германия.

E-mail: Ulrike.Herzschuh@awi.de