

Разнообразие планктонной фауны дельты реки Печоры

Е. Б. ФЕФИЛОВА, О. Н. КОНОНОВА

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
E-mail: fefilova@ib.komisc.ru

Статья поступила 13.07.2018

После доработки 15.10.2018

Принята к печати 16.10.2018

АННОТАЦИЯ

Изучен состав и разнообразие зоопланктона нижнего участка крупнейшей на Европейском Севере реки – Печоры. Регион исследований включал дельту реки и прилегающий к ней отрезок русла, эстуарий (Коровинскую губу) и озера на его северном побережье – в Малоземельской тундре. В дельте р. Печора выявлена богатая и уникальная по составу планктонная фауна, характеризующаяся преобладанием коловраток (105 видов) и ветвистоусых раков (55 видов), наличием термофильных форм и отсутствием холодолюбивых. Среди веслоногих раков обнаружены галофильные таксоны, а также возможный недавний вселенец – новый для региона вид *Eurytemora*. Анализ альфа- и бета-разнообразия планктонных сообществ региона исследований позволил констатировать его повышенные показатели для водоемов дельты относительно других изученных и для озерного зоопланктона в целом. Такое разнообразие обусловлено, по нашему мнению, многообразием условий, а также особенностями градиентов господствующих экологических факторов: температурного, антропогенного и др.

Ключевые слова: зоопланктон, индексы видового разнообразия, редкие виды, богатство фауны, термофильные гидробионты.

Биоразнообразие в водных экосистемах – один из важнейших биоресурсов континентальной Арктики, циркумполярной области, где пресные водоемы нередко доминируют в ландшафте по площади [Rautio et al., 2011; Фролова и др., 2013]. В Российской Арктике значительную роль среди них (около 10 % ее площади) играют дельты рек, впадающих в моря Северного Ледовитого океана [Геологическое состояние..., 2007]. Это уникальные обособленные географические объекты, с преобладанием рельефа аккумулятивной формы, болотных и луговых почв и доминированием водной, влаголюбивой растительности [Брызгалов и др., 2015]. В формировании биоразно-

© Фефилова Е. Б., Кононова О. Н., 2019

образия нижних участков рек, впадающих в моря Северного Ледовитого океана, важную роль играют краевые эффекты, образованные на границах морской и пресноводной сред, тундровой и таежной природно-климатических зон, областей мерзлотных почв, и их отсутствии [Abramova et al., 2017]. Как известно, в устьях рек пограничные эффекты способствуют повышенному богатству и разнообразию водных беспозвоночных [Харченко, 1991; Телеш, 2012; Болотов и др., 2014; Крылов и др., 2015].

Устьевая область крупнейшей на европейском севере реки – Печоры – относится к многорукавному эстуарно-дельтовому типу с сильно расчлененным морским краем, про-

тяженностью 190 км [Брызгалов и др., 2015]. Собственно дельта Печоры представляет собой сеть протоков (а также пойменных водоемов) между наиболее крупными из них – Тундровым Шаром и Большой Печорой, впадающих в эстуарий – Коровинскую губу. Площадь дельты р. Печора около 4000 км² [Pechora Delta..., 2000]. Градиенты температуры и минерального состава воды имеют в Печорской дельте свои особенности. Высокие температурные градиенты связаны с охлаждающим влиянием Северного Ледовитого океана с севера [Pechora Delta..., 2000] и с тем, что огромные массы воды приносятся за полярный круг к устью реки с юга, что создает обогревающий эффект [Вехов, 1981].

Приустьевой участок Печоры лежит в области субарктического климата, радиационный баланс в летний период составляет около 18 ккал/см², причем большая часть количества излучения отражается от земной поверхности [Pechora Delta..., 2000]. Сумма средних суточных температур воздуха выше 0 °С изменяется от 7520 (пос. Ходовариха, п-ов Русский заворот) до 11 420 °С (район г. Нарьян-Мар) [Никонова, 2015], т. е. на 3900 °С на расстоянии около 180 км. Глубинные почвенные слои большей части Печорской дельты не промерзают, лишь небольшие участки многолетней мерзлоты наблюдаются на ее юго-западе и северо-востоке, при этом за пределами Тундрового и Большого Шаров простираются типичные мерзлотные тундры – Малоземельская и Большеземельская. Соответственно распределены типы растительности: в дельте преобладает пойменная луговая растительность, за ее границами резко сменяющаяся осоково-мохово-лишайниковой растительностью, характерной для южных тундр и маршей [Pechora Delta..., 2000]. В целом для низовий Печоры отмечается большая пестрота и пространственная неоднородность почвенного и растительного покрова [Никонова, 2015]. Рукава дельты Печоры, а также большая часть Коровинской губы пресноводны, однако близость моря, приливно-отливные явления могут способствовать проникновению в реку эвригалитной или развитию олигогалитной фауны.

В период глобализации и интенсификации хозяйственной деятельности на форми-

рование биоразнообразия влияют антропогенные факторы. В этих условиях необходима экспертная оценка экологического состояния экосистем и регионов, учет количественных и качественных показателей разнообразия фауны гидробионтов [Лазарева, 1997]. Для устьев крупных рек специфичными проблемами стали биологические инвазии и вселение чужеродных видов гидробионтов, переносимых с балластными водами судов [Sabia et al., 2015; Сухих и др., 2016]. Особенную актуальность за полярным кругом приобрели угрозы, связанные с потеплением климата [Панин и др., 2009; Rautio et al., 2011]. Так, структурные изменения водных сообществ, вызванные термическим эвтрофированием озер, зарегистрированы и в бассейне Печоры – в юго-восточной части Большеземельской тундры [Фефилова и др., 2014, 2016]. В настоящий период в дельте р. Печора ведется природоохранная деятельность (на базе государственного заповедника “Ненецкий” и одноименного заказника), однако до сих пор наблюдаются последствия разработки в этом районе газоносного месторождения, аварии на скважине и устранения ее последствий. Прослеживается обусловленное промышленным воздействием на отдельных участках водосбора реки загрязнение почв и донных отложений тяжелыми металлами и углеводородами. На безаварийных и аварийном участках наблюдается большая мозаичность и контрастность в химическом составе почв, содержании в них нефтепродуктов (от ниже нормативных значений до в 30 раз превышающих ПДК), растительности и рельефе [Никонова, 2015].

Состав зоопланктона водоемов низовьев р. Печора исследовали ранее в 1995–1999 гг. [Sadygin, 2000], затем в 2000 г. [Черевичко и др., 2011]. В оба этих периода разнообразию фауны в водных экосистемах дельты реки уделялось относительно небольшое внимание, одновременно изучались прилегающие участки Большеземельской и Малоземельской тундр, включая п-ов Русский заворот.

Цель наших исследований – оценка разнообразия планктонной фауны нижнего участка бассейна р. Печора, ее дельты, выявление особенностей состава зоопланктона в этом интересном с экологических и экогеографических позиций регионе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом служили пробы зоопланктона, собранные в водоемах дельты р. Печора, на участке русла реки вблизи г. Нарьян-Мар, в Коровинской губе (с островами Кашин, Санев, безымянном острове в устье протоки Большой Гусинец) и в Малоземельской тундре (рис. 1). В дельте исследованы небольшие озера и пруды, протоки, искусственные водоемы, образованные в зарегулированном русле прот. Ульянов Шар. Искусственные водоемы представляли собой: стоячий водоем – пруд, образованный двумя насыпными дамбами, перекрывающими Ульянов Шар (водоем 3), а также участки протоки в 1 м выше (водоем 2) и ниже (водоем 4) обеих дамб. Пробы отбирали в период с 8 по 13 августа в 2016 г.

и с 14 по 20 августа в 2017 г. Всего получено в 2016 г. 43 пробы зоопланктона, в 2017 г. – 27 проб. В озерах, прудах, искусственных водоемах, как правило, отбирали по одной пробе одновременно, в протоках – по одной пробе одновременно из одного пункта.

Для отбора проб использовали традиционные методы. Воду объемом 20–100 л зачерпывали в поверхностном слое и процеживали через сеть Апштейна с капроновым ситом с размером ячеек 80 мкм. Пробы фиксировали 4%-м раствором формальдегида. В 2016 г. параллельно отбору проб зоопланктона проводили измерения температуры воды (портативным анализатором качества природной воды Multi 340i/SET). В этот период температура воды в обследованных водоемах дельты Печо-

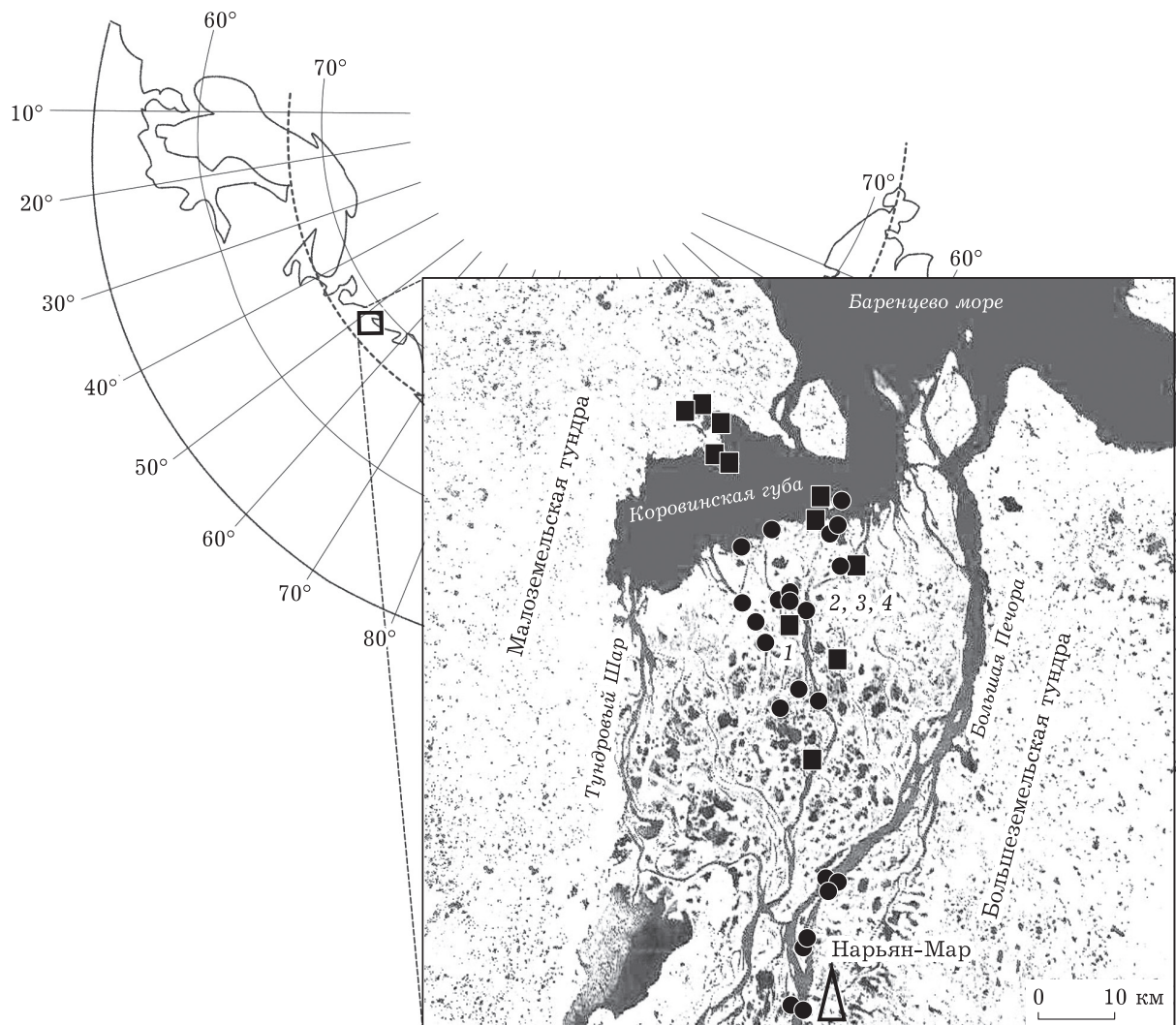


Рис. 1. Карта-схема региона исследований. Кружками обозначены места отбора проб в 2016 г., квадратами – места отбора проб в 2017 г. 1–4 – водоемы, на которых пробы отбирали в оба периода исследований

ры составляла 16,6–24,2 °С, рН воды – 6,4–9,9, электропроводность – 0,01–0,33 мСм/см, в Коровинской губе температура изменялась от 18,8 до 23,4 °С, электропроводность – от 0,08 до 0,10 мСм/см, рН от 7,9 до 9,9, в протоке Большая Печора у г. Нарьян-Мар температура составляла 16,6 °С, рН – 8,1, электропроводность – 0,11 мСм/см. Глубины обследованных водоемов не превышали: Коровинской губы – 6–7 м, проток в месте впадения в губу – 5–6 м, озер – 1–1,5 м.

Обрабатывали гидробиологические пробы в лабораторных условиях. Виды определяли по [Кутикова, 1970; Определитель..., 2010; Кос, 2016]. В идентификации некоторых видов ветвистоусых раков помощь оказали Н. М. Коровчинский и Е. И. Беккер (Институт проблем экологии и эволюции РАН).

Встреченные в пробах зоопланктона представители планктобентоса и зообентоса – гарпактикоиды (Harpacticoida) – идентифицированы до вида для дополнительной экологической характеристики фауны, однако эти ракообразные не учитывались при расчете числа таксонов в зоопланктоне и индексов.

Видовое богатство планктонной фауны исчисляли как общее число зарегистрированных видов, причем таксоны, идентифицированные до рода (некоторые коловратки, ювенильные ракообразные), учитывали в том случае, если они оказывались единственными представителями данного рода в выборке. Науплиусов и неидентифицированных копепоидов при определении видового богатства не учитывали.

Для сравнения состава сообществ экосистем применяли индекс Сьеренсена – Чекановского (K_{SC}):

$$K_{SC} = \frac{2c}{a+b},$$

где a – число видов в первом сообществе; b – число видов во втором сообществе; c – число общих для двух видов.

Для учета общего видового разнообразия зоопланктона в регионе исследований и прогнозирования значений богатства планктонной фауны при дальнейшем исследовании рассчитывали индексы S_{Chao2} и S_{jack1} по формулам:

$$S_{Chao2} = S_{obs} + \left(\frac{m-1}{m} \right) \frac{Q_1(Q_1-1)}{2(Q_2+1)};$$

$$S_{jack1} = S_{obs} + \left(\frac{m-1}{m} \right) Q_1,$$

где S_{obs} – общее число видов во всех пробах; m – число проб; Q_1 – число видов, встреченных только в одной из проб; Q_2 – число видов, встреченных только в двух пробах.

Если вид встречался в одном водоеме дважды – в пробах, собранных в разные годы, считали, что вид встречен только в одной пробе.

Биоразнообразие зоопланктона в экосистемах (альфа-разнообразие) учитывали с помощью индексов Симпсона и Шеннона – Уивера.

Индекс Симпсона (D) рассчитывали по формуле

$$D = \sum p_i^2,$$

где p_i – доля численности вида в общей численности зоопланктона.

Индекс Шеннона – Уивера (H , бит/экз.) рассчитывали по формуле

$$H = - \sum \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{n_i}{N},$$

где n_i – численность i -го вида в пробе (экз./м³); N – общая численность зоопланктона в пробе (экз./м³).

При расчете индексов Симпсона и Шеннона – Уивера науплиусы, копепоиды Cyclopoidea и Calanoida (ювенильные веслоногие раки) принимались за три отдельных “вида”.

Для определения разнообразия зоопланктона в регионе исследований (бета-разнообразие или разнообразие сообществ в группах экосистем) рассчитывали индекс Уиттакера (β_w) по формуле

$$\beta_w = \frac{S}{\alpha} - 1,$$

где S – общее число видов; α – среднее число видов в сообществе/экосистеме.

Коэффициенты корреляции (r) рассчитывали в программе Excel для Windows 7, при этом указывали число пар (n), по которым рассчитывали коэффициенты.

Для создания рис. 1 использованы картографические материалы с сайта Геологической службы США – https://lta.cr.usgs.gov/glovis_faqs.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В зоопланктоне обследованных водных объектов обнаружено 204 вида 86 родов: 116 видов и подвидов (38 родов) – коловраток (Rotifera), 59 видов (32 рода) – ветвисто-

усых раков (Cladocera) и 29 видов (16 родов) – веслоногих раков (Copepoda). Полный таксономический список беспозвоночных обследованного участка бассейна р. Печора опубликован в [Фефилова, Кононова, 2018]. Относительно ранее известных данных [Sadyrin, 2000; Черевичко и др., 2011] полученный список видов расширен в основном за счет коловраток и кладоцер. Впервые в дельте р. Печора при исследовании отмечено 82 вида коловраток, 26 видов ветвистоусых и 12 видов веслоногих раков. По сравнению с другими обследованными прилегающими районами именно дельта отличалась наибольшим таксономическим разнообразием планктонной фауны, причем протоки и стоячие водоемы дельты оказались почти в равной степени богаты видами (табл. 1). Распределение числа видов по группам зоопланктеров являлось общим для всех обследованных участков и типов водоемов: всюду преобладали коловратки, в рачковом планктоне – кладоцеры (см. табл. 1). Наибольшим разнообразием в каждой из групп отличались роды *Trichocerca* (13 видов и форм), *Daphnia* (шесть видов), *Eucyclops* (пять видов).

Повсеместно – в Малоземельской тундре и на нижнем участке р. Печора, включая дельту, зарегистрировано 29 достаточно тривиальных видов: *Cephalodella gibba* (Ehrenberg), *Synchaeta oblonga* Ehrenberg, *Polyarthra dolichoptera* Idelson, *P. major* Burckhardt, *Bipalpus hudsoni* (Imhof), *Asplanchna priodonta priodonta* Gosse, *Lecane (Lecane) luna* (Müller), *L. (Monostyla) lunaris* (Ehrenberg), *Trichothria truncata* (Whitelegge), *Euchlanis deflexa* Gosse, *E. dilatata* Ehrenberg, *Keratella cochlearis* (Gosse), *Conochilus unicornis*

Rousselet, *Sida crystallina* (O. F. Müller), *Limnosedia frontosa* Sars, *Daphnia galeata* Sars, *D. longiremis* Sars, *Bosmina (Bosmina) longirostris* (O. F. Müller), *B. (Eubosmina) cf. coregoni* Baird, *B. (E.) cf. longispina* Leydig, *Alo-nopsis elongatus* Sars, *Alona affinis* (Leydig), *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller), *Pleuroxus uncinatus* Baird, *Leptodora kindtii* (Focke), *Heterocope appendiculata* Sars, *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg), *E. gracilis* (Sars), *Eucyclops serrulatus* (Fischer). Примечательно, что только в обследованных водоемах Малоземельской тундры отмечены ракообразные: *Holopedium gibberum* Zaddach (встречаемость 38 %), *Heterocope borealis* (Foscher) (встречаемость 62 %), *Diaptomus glacialis* Lilljeborg (встречаемость 13 %), *Arctodiaptomus acutilobatus* (Sars) (встречаемость 13 %), *Acanthocyclops capillatus* (Sars) (встречаемость 13 %).

Оказалось также, что существенный вклад в разнообразие планктонной фауны дельты р. Печора вносят редкие виды. В первый год исследований на долю таксонов, встреченных здесь в одной пробе (Q_1), приходилось 24 % состава фауны, на долю видов, найденных в двух пробах (Q_2), – 13 %. С учетом этих показателей рассчитано потенциальное число планктонных видов для этого участка Печоры: S_{Chao2} – 175 и S_{jack1} – 181. После второго года исследований эти значения были достигнуты и превышены (см. табл. 1). Однако согласно расчетам индексов S_{Chao2} и S_{jack1} по спискам таксонов из водоемов Печорской дельты, полученных за два года, ожидаемое число видов в этом регионе составило 265–281, доля редких видов сохранилась на уровне 27 (Q_1) и 10 % (Q_2) от общего числа зарегистрированных.

Т а б л и ц а 1

Число видов в зоопланктоне водоемов нижнего участка Печорского бассейна, 2016, 2017 гг.

Район исследований	Число видов/родов			
	Rotifera	Cladocera	Copepoda	Всего
Русло Печоры в районе г. Нарьян-Мар	32/14	29/21	14/12	75/47
Дельта Печоры:	105/38	55/30	23/14	183/82
протоки дельты	64/35	40/27	18/12	122/74
озера/пруды дельты	79/32	47/30	21/12	147/74
Малоземельская тундра	34/18	20/14	10/6	64/38

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 3 виды из искусственного водоема, образованного зарегулированием протоки Ульянов Шар, учитывались совместно с видами из озер/прудов дельты Печоры; виды, найденные на других участках протоки Ульянов Шар, учитывались совместно с видами из других проток дельты Печоры.

Наиболее редкими для дельты р. Печора (встретились в одной пробе или в пробах из одного водоема в разные годы) оказались виды кладоцер: *Daphnia cucullata* Sars, *Simoccephalus serrulatus* (Koch), *Lathonura rectirostris* (O. F. Müller), *Alona guttata* Sars, *A. intermedia* Sars, *Pleuroxus laevis* (Sars), *Leydigia leydigi* (Schoedler), *Camptocercus rectirostris* Sars, *Oxyurella tenuicaudis* (Sars); копепод: *Eurytemora* sp., *Eudiaptomus vulgaris* (Schmeil), *Arctodiaptomus wierzejskii* (Richard), *Eucyclops speratus* (Lilljeborg), *Cyclops scutifer* Sars, *Cryptocyclops bicolor* (Sars), *Thermocyclops crassus* (Fischer); коловратки родов (число видов в скобках): *Notommata* (2), *Cephalodella* (2), *Itura* (2), *Trichocerca* (4), *Lindia* (2), *Lecane* (3), *Notholca* (2), а также по одному виду из родов *Pleurotrocha*, *Eothinia*, *Scaridium*, *Postclausa*, *Ascomorpha*, *Synchaeta*, *Polyarthra*, *Ploesoma*, *Asplanchnopus*, *Harringia*, *Trichotria*, *Lophocharis*, *Eudactyloa*, *Brachionus*, *Pompholyx*, *Trochosphaera*.

Впервые для европейского северо-востока России авторами зарегистрированы коловратки: *Pleurotrocha multispinosa* Fadeev, *Asplanchnopus multiceps* (Schrank), *Harringia eupoda* (Gosse), *Trochosphaera solstitialis* Thorpe. Все эти виды встречены в небольших количествах в одной из проб или в одном из озер в разные годы работ.

В зоопланктоне мелководных водоемов дельты р. Печора (протоках, озерах, временных водоемах) встречались представители донной фауны – гарпактикоиды: *Geeopsis incisipes* (Klie), *Canthocamptus staphylinus* (Jurine), *Pesceus schmeili* (Mrazek), *Attheyella crassa* (Brady), *A. (Neomrazekiella) northumbrica trisetosa* (Chappuis), *Moraria duthiei* (Scott), *M. mrazeki* Scott.

Различия в видовом богатстве планктонной фауны дельты р. Печора по годам исследований представлены на примере отдельных экосистем. И в 2016, и в 2017 гг. обследованы четыре водоема: небольшое старичное озеро (водоем 1) и три искусственных водоема, образованных при перекрытии дамбами протоки Ульянов Шар (водоемы 2–4) (табл. 2). Сравнение фауны этих водоемов показало, что видовой состав и видовое богатство зоопланктона более или менее сохранялись между годами только в одной из этих экосистем. В остальных трех случаях число выявленных видов и доля в сообществе общих видов изменялись существенно. Это могло быть связано и с различиями погодных условий, и с недообследованностью фауны водоемов.

Разнообразие планктонной фауны в экосистемах региона исследований (альфа-разнообразии) различалось в широких пределах (рис. 2). Значения индексов H колебались между 0,66 и 4,38 бит/экз., индексы D составляли 0,07–0,85. Сообщества с минимальным и максимальным разнообразием планктонной фауны и уровнем доминирования в сообществах согласно обоим индексам зарегистрированы в протоках дельты р. Печора, причем все крайние значения получены для разных пунктов отбора проб. Минимальная величина H и наибольшая D установлены соответственно для проток Большой Гусинец и Тупкин Шар, максимальное значение H и наименьшее D – соответственно для проток Болтин Шар и Бице-Бицер Шар. Величины H и D хотя и коррелировали друг с другом ($r = -0,93$; $n = 60$), но не в полной мере. Пределы изменчивости уровня доминирования в сообществах, исчисляемого индексом D , представлены, как правило, шире (см. рис. 2).

Т а б л и ц а 2

Межгодовые различия показателей альфа-разнообразия и сходство состава зоопланктона в некоторых водоемах Печорской дельты

Показатель	Водоем 1		Водоем 2		Водоем 3		Водоем 4	
	2016	2017	2016	2017	2016	2017	2016	2017
Число видов	28	36	47	39	21	23	35	35
H	3,48	3,44	4,19	2,48	2,77	1,65	2,61	3,15
D	0,12	0,13	0,11	0,36	0,45	0,62	0,33	0,18
K_{SC}	0,50		0,54		0,37		0,72	

П р и м е ч а н и е: H – индекс Шеннона – Уивера; D – индекс Симпсона; K_{SC} – индекс Сьеренсена – Чекановского.

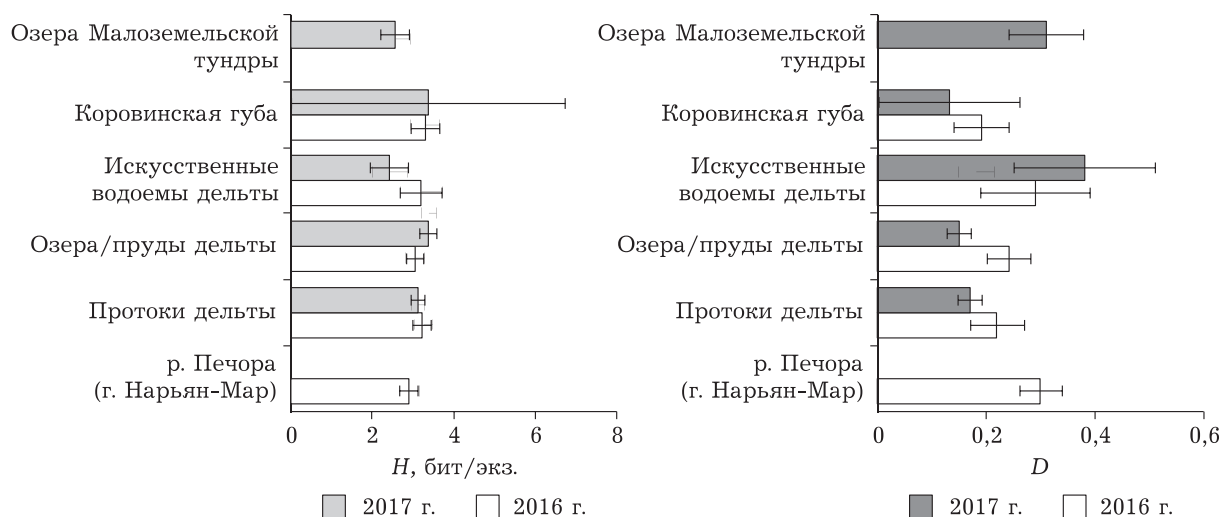


Рис. 2. Средние значения (со стандартным отклонением) индексов Шеннона – Уивера (H) и Симпсона (D), рассчитанные по видам зоопланктона для водных экосистем Печорского бассейна. Отдельно учитывались сведения о зоопланктоне искусственных водоемов и водоемов естественного происхождения

Согласно рассчитанным средним показателям большим альфа-разнообразием зоопланктона отличались Коровинская губа, протоки и озера Печорской дельты, меньшим – искусственные водоемы дельты, озера Малоземельской тундры и река в черте г. Нарьян-Мар (см. рис. 2). Значения показателей разнообразия изменялись по годам как для сообщества одного и того же водоема (см. табл. 2), так и для групп водоемов одного типа (см. рис. 2), причем направления изменений были различными.

Разнообразие зоопланктона в группах водоемов региона исследований (бета-разнообразие) в оба года изучения наблюдалось наиболее высоким для относительно изолированных

объектов – озер, прудов, максимальное значение зарегистрировано для всех охваченных исследованиями водоемов (тундровых озер, стоячих водоемов речной дельты, проток) в 2017 г. (табл. 3). Анализ полученных показателей демонстрировал существенную степень обособленности выделенных участков низовий Печорского бассейна и особенности распределения внутри групп водоемов разных типов. Значительно эти показатели связаны с разницей между максимальным и минимальным числом выявленных в сообществах видов ($r = 0,71$; $n = 9$), в меньшей степени они коррелировали с общим для группы водоемов числом видов ($r = 0,67$; $n = 9$).

Т а б л и ц а 3
Число видов и значения индекса Уиттакера (β_w), рассчитанные для групп водных экосистем Печорского бассейна

Группы водоемов	Число проб	Число видов				β_w
		мин. на пробу	макс. на пробу	среднее в пробе \pm стандартное отклонение	общее	
Протоки дельты, 2016 г.	19	23	49	$32,7 \pm 1,5$	109	2,33
Озера/пруды дельты, 2016 г.	11	17	43	$28,2 \pm 2,0$	114	3,05
Коровинская губа, 2016 г.	3	24	36	$29,3 \pm 3,5$	52	0,77
Печора (в районе Нарьян-Мара), 2016 г.	9	15	43	$31,0 \pm 2,5$	77	1,48
Все, 2016 г.	42	15	49	$30,9 \pm 1,1$	156	1,49
Озера/пруды все, 2017 г.	15	8	47	$23,9 \pm 3,1$	153	5,39
Озера Малоземельской тундры, 2017 г.	8	9	28	$16,9 \pm 2,3$	70	3,15
Все водоемы дельты, 2017 г.	13	15	47	$32,0 \pm 2,3$	147	3,59
Все, 2017 г.	21	8	47	$25,9 \pm 2,4$	171	5,60

ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на большое хозяйственное и природно-культурное значение р. Печора имеют только незначительные сведения о населяющей реку на разных участках планктонной фауне. На основании имеющихся данных по ее видовому богатству в среднем течении – 87 таксонов рангом ниже рода [Фефилова и др., 2016] – можно судить в сравнении о величине этого показателя на нижнем течении реки и в ее дельте. Вопреки мнению О.С. Зверевой [1969] о том, что условия для развития зоопланктона в нижнем течении Печоры в целом неблагоприятны, при исследовании ожидалось получить по меньшей мере сходные с сообществами Средней Печоры значения числа видов планктонных организмов для региона исследований. Основанием этому послужили, в том числе, ранее полученные данные по составу двух проб зоопланктона из Нижней Печоры (390 км выше Нарьян-Мара), в которых выявлено 40 видов и форм [Фефилова и др., 2016]. Настоящие исследования подтвердили существование богатой планктонной фауны в нижнем течении реки, и особенно – в ее дельте.

В ходе исследования выявлено высокое видовое богатство планктонных беспозвоночных обследованного региона, значительным представляется динамика этого показателя: прирост числа известных для дельты Печоры видов составлял из года в год существенные величины. Относительно ранних исследований оно увеличилось на 59 %, в перспективе возрастет на 23–27 %. Такому богатству фауны, в основном коловраток и ветвистых раков, способствует разнородность условий в этой части речной гидросети. Особенности формирования биоразнообразия в этой части региона исследований, при которых суммарные показатели видового богатства зоопланктона значительно превосходят средние, характерно для речных пойм в целом [Shiel et al., 1998], а также тундровых временных водоемов [Fefilova et al., 2013], где химический состав вод, кислотность, морфометрия, гидрология колеблются между водоемами в широких пределах [Хохлова, Фефилова, 2014]. В Печорской дельте возможный вклад в гетерогенность условий водных местообитаний вносит и антропогенный фактор –

загрязнение промышленными отходами [Никонова, 2015].

Разнообразие зоопланктона обследованных экосистем также достигало, согласно рассчитанным индексам (D , H), высоких значений. В Коровинской губе, протоках и озерах дельты оно сравнимо или превышало аналогичные средние показатели, например, для тундровых и таежных озер Печорского бассейна [Лоскутова и др., 2010; Кононова и др., 2014], рек и озер более южных областей [Рогозин, Щетинина, 2004; Кононова, 2008, 2009; Подшивалина, 2014], а также, согласно полученным данным, озер Малоземельской тундры, русла Печоры в районе Нарьян-Мара. Таким образом, подтверждалась известная закономерность повышенного биоразнообразия гидробионтов в устьях рек за счет проявления краевых эффектов и известных градиентов абиотических факторов [Телеш, 2012; Болотов и др., 2014; Крылов и др., 2015]. В среднем пониженные показатели разнообразия наблюдались лишь в искусственных водоемах дельты Печоры, которые созданы с целью локализации химического загрязнения акваторий [Никонова, 2015]. В этих же водоемах зарегистрированы наибольшие межгодовые колебания всех учетных показателей разнообразия (см. табл. 2; рис. 2), что могло свидетельствовать о наименьшей устойчивости к внешним факторам этих антропогенных экосистем. Несмотря на межгодовые отличия видового богатства и состава животного планктона на обследованном участке дельты р. Печора в целом индексы разнообразия сохранялись между периодами изучения на одном уровне (см. рис. 2), хотя для других водных объектов известна [Лазарева, 1997] существенная изменчивость этих показателей, связанная с колебаниями уровня доминирования в сообществах в зависимости от сезона и погодных условий года.

Бета-разнообразие зоопланктона или разнообразие сообществ в пределах участков исследованного региона или групп водоемов отвечало принципу увеличения его показателя (индекса Уиттакера) для разнотипных и слабoproточных водоемов относительно однотипных объектов и не было согласовано с уровнем альфа-разнообразия зоопланктона.

Видовой состав животного планктона дельты р. Печора имел свои особенности, выделяющие этот регион среди других субарктиче-

ских регионов. Обычно в рачковом планктоне северных областей отмечается высокое видовое богатство копепод, соизмеримое с таковым кладоцер или преобладающее над ним [Барановская, 1978; Пидгайко, 1984; Макарецца, Прилежаева, 1994; Чернов, 2008; Фефилова, 2009; Кононова и др., 2014; Abramova et al., 2017]. Прежде всего, это связано с различиями двух групп ракообразных в температурных предпочтениях, в их отношении к содержанию в воде основных биогенов, с особенностями их жизненных стратегий и циклов [Novichkova, Azovsky, 2016]. Хотя диапазон оптимальных температур для разных видов кладоцер и копепод колеблется в широких пределах [Иванова, 1985; Verbitskii et al., 2009; Вербицкий и др., 2016], копеподы в целом более холодолюбивы [Чернов, 2008]. Эти ракообразные обладают повышенным содержанием в организме специфических жирных кислот, что обеспечивает их относительно большую устойчивость к низким температурам в активном состоянии [Махутова и др., 2014], а благодаря способности к аккумуляции в теле других липидов – благополучное переживание промерзания водоемов в состоянии диапаузы на различных стадиях онтогенеза [Алексеев, 1990]. Кладоцеры в целом более требовательны к теплу, содержанию фосфора в воде, а преимущества их в колонизации местообитаний состоят в возможности быстрого расселения на стадии эфиппиума, размножения партеногенезом [Novichkova, Azovsky, 2016]. Причем в северных регионах многие виды ветвистых переходят к облигатному однополую размножению, демографическое преимущество которого заключается в возможности ускоренного выполнения жизненного цикла за короткий период существования благоприятных условий [Hebert, Hann, 1986].

В дельте р. Печора по числу видов из ракообразных в планктоне преобладали ветвистые раки, эта особенность фауны заполярного региона обусловлена его относительной тепловодностью. Некоторые из встреченных видов кладоцер: *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin), *Daphnia cucullata*, *Ceriodaphnia quardangula* (O. F. Müller), *Pleuroxus laevis*, *Camptocercus rectirostris* – выделяют как термофильные организмы [Пидгайко, 1984; Verbitskii et al., 2009, 2014; Nevalainen, Luoto, 2010]. В составе

планктонных сообществ региона присутствовали также уникальные для этих широт виды коловраток и копепод, относительно теплолюбивые и тяготеющие к повышенному уровню трофности среды [Андронникова, 1996; Фефилова, 2015; Вербицкий и др., 2016]. Они входили в состав как редких для исследованного региона таксонов (коловратки рода *Brachionus*, *Eudiaptomus vulgaris*, *Thermocyclops crassus*), так и массовых (*Thermocyclops oithonoides* (Sars), *Mesocyclops leuckarti* (Claus), гарпактикоида *Attheyella crassa*), не обнаруженных на изученном участке Малоземельской тундры.

В мелких, хорошо прогреваемых в летний период водоемах дельты р. Печора формировались, таким образом, условия для развития относительно термофильной фауны, тогда как холодолюбивые гидробионты встречались только на сопредельных тундровых участках. Распространение каляноид из этого списка связано исключительно с высокими широтами заполярных областей [Фефилова, 2015; Koksvik et al., 2017]. Напротив, такой обычный в планктоне тундровых озер вид, как *Cyclops scutifer* [Барановская, 1978; Пидгайко, 1984; Кононова и др., 2014], в дельте р. Печора встречен только в одной из проб. Холодолюбивые коловратки рода *Notholca* [Segers, 2008] не входили в число широко распространенных в регионе исследований видов.

Температурные и трофические условия в водоемах Печорской дельты могли служить причиной отсутствия в них повсеместно встречающегося в сопредельных северных регионах ветвистого рачка *Holopedium gibberum*. С другой стороны, особенности его распространения в регионе исследований, возможно, обусловлены близостью моря и повышенной минерализацией речной воды, так как, согласно обобщенным данным по экологии вида [Коровчинский, 2004], он относится к сугубо пресноводным и тяготеет к низкоминерализованным водам. В то же время *Holopedium gibberum* отмечен в составе планктона внутренних водоемов приморских маршей Малоземельской тундры [Черевичко, 2017] и в последнее десятилетие стал достаточно обычным для озер дельты р. Лена [Абрамова, Жулай, 2016].

В составе веслоногих раков дельты р. Печора зарегистрированы виды как широко представленные в пресных водах, так и те, чьи

ареалы ассоциированы с морским побережьем (*Geopsis incisipes*, *Eurytemora* sp.). По сравнению с фауной дельты р. Лена [Abramova et al., 2017], отличающейся открытым устьевым взморьем [Брызгалов и др., 2015], в дельте р. Печора галофильных видов среди копепод содержалось немного – в три раза меньше. Распространению данных видов вдоль океанических побережий с недавних пор способствует их расселение с балластными водами грузовых судов, которые являются источником появления новых видов в дельтах крупных рек и эстуарных местообитаниях Евразии и других континентов [Chu et al., 1997; Sabia et al., 2015]. Среди редких видов, отмеченных нами в регионе исследований, наличие в фауне *Eurytemora* sp. может быть связано с вселением этого вида из удаленных регионов через морские транспортные пути. Число способных к такому расселению организмов ограничено возможностями их выживания в токсичной среде балластных вод, адаптаций к условиям новых местообитаний, колебаниям солености [Lee, 1999], и среди успешных в этом отношении организмов представители *Eurytemora* занимают главенствующее положение по видовому разнообразию [Chu et al., 1997]. Найденный вид *Eurytemora* (о-в Кашин, Коровинская губа) по морфологии сходен с *E. americana* Williams, *E. gracilicauda* Akatova и *E. brodskyi* Kos [Кос, 2016], таксонами, в свою очередь, весьма близкими между собой морфологически. Систематика этих трех форм в настоящее время представляется недостаточно ясной [Сухих и др., 2016], а в связи с этим неоднозначно понятен их генезис в некоторых циркумполярных регионах. Не так давно в дельте р. Лена и на о-ве Вайгач, а также на открытом побережье п-ова Русский заворот впервые зарегистрирован дальневосточный арктический вид *Eurytemora gracilicauda* [Фефилова, 2015; Черевичко, 2017; Abramova et al., 2017]; в то же время была обнаружена генетическая близость обитающего на побережье Белого моря *Eurytemora brodskyi* к распространенному в Северной Америке *E. americana* [Сухих и др., 2016]. Все эти находки возможно интерпретировать как недавнее антропогенное вселение видов в новые местообитания евразийского континента. В этом свете обнаружение авторами *Eurytemora* sp. в Печорской дельте

дополняет сведения о расселении рода и его ареалогии, предоставляет новые возможности для исследований в области систематики.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам проведенных исследований дельта р. Печора – уникальный по богатству и составу зоопланктона регион. Число зарегистрированных здесь планктонных видов (183) более чем в 2 раза превзошло аналогичный показатель для других участков этой крупной северной реки. Причем, согласно расчетам, дальнейшее изучение планктонной фауны Печорской дельты может существенно увеличить число известных таксонов (до 281 вида). Показатели фаунистического разнообразия в дельте р. Печора изменялись в широких пределах и достигали значений, соответствующих его высокому уровню в сообществах (H до 4,38 бит/экз.) и низкому уровню доминирования в них (минимальный $D = 0,07$). Наибольшие показатели альфа-разнообразия фауны зарегистрированы в некоторых протоках.

Максимальные показатели разнообразия зоопланктона в группах экосистем (бета-разнообразии) получены для разнотипных водоемов дельты Печоры и региона исследований в целом, а также для слабопроточных, изолированных водоемов – озер и прудов. Соответствующие значения индексов β_w связаны с амплитудой варьирования числа видов на водоем в регионе, и можно предположить, что повышенное биоразнообразие зоопланктона, как и его таксономическое богатство на обследованном участке нижнего течения р. Печора, обусловлено большой изменчивостью здесь экологических условий, действием краевых эффектов и высоких градиентов факторов.

В составе зоопланктона обследованного заполярного региона по числу видов преобладали коловратки (57 % общего списка), а среди ракообразных – ветвистоусые раки (29 % общего списка), большее число таксонов относятся к эврибионтным, но присутствовали и термофильные. Особенностью фауны региона являлась относительно небольшая роль веслоногих раков, в том числе галофильных форм. Заметное значение в формировании разнообразия зоопланктона обследованных водоемов имели редкие виды, среди них четыре

впервые указаны для северо-востока европейской части России, один вид – *Eurytemora* sp., повторно для этой области. Можно предположить, что редкость этого веслоногого рачка связана с его недавним вселением в дельту р. Печора.

Выражаем искреннюю благодарность сотрудникам заповедника “Ненецкий” за помощь в проведении полевых работ, а также специалистам по фауне Cladocera Н. М. Коровчинского и Е. И. Беккер за помощь в определении видов. Работа выполнена в рамках госзадания отдела экологии животных Института биологии Коми НЦ УрО РАН (№ АААА-А17-117112850235-2; 0414-2018-0005), Комплексной программы УрО РАН (№ ААА-А-А18-118011390005-9; 18-4-4-37), при поддержке гранта Русского географического общества № 14/2015-Р “Комплексная Печорская экспедиция”, при частичной поддержке грантов РФФИ: 18-44-110017 p_a, 17-04-00027 А, 17-04-00337 А.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамова Е. Н., Жулай И. А. Появление новых видов зоопланктона в водоемах дельты р. Лена // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2016. Т. 320, № 4. С. 473–487.
- Алексеев В. Р. Диапауза ракообразных: эколого-физиологические аспекты. М., 1990. 144 с.
- Андронникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 190 с.
- Барановская В. К. Crustacea // Флора и фауна водоемов Европейского Севера (на примере озер Большеземельской тундры). Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. С. 174–177.
- Болотов С. Э., Айрапетян О. А., Крылов А. В. Фауна и эффекты гомогенизации видового состава зоопланктона устьевой области малого притока равнинного водохранилища в аномально жаркий период // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2014. Т. 16, № 5. С. 3–10.
- Брызгалов В. А., Никаноров А. М., Косменко Л. С., Решетняк О. С. Устьевые экосистемы крупных рек России: антропогенная нагрузка и экологическое состояние. Ростов н/Д.: Изд-во Южн. фед. ун-та, 2015. 164 с.
- Вербицкий В. Б., Гришанин А. К., Жданова С. А., Лазарева В. И., Малышева О. А., Медянцева Е. Н. Температурные реакции 12 видов пресноводных циклопов // Зоол. журн. 2016. Т. 95, № 7. С. 815–825.
- 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.
- Геоэкологическое состояние арктического побережья России и безопасность природопользования (под ред. Н. И. Алексеевского). М.: ГЕОС, 2007. 585 с.
- Зверева О. С. Особенности биологии главных рек Коми АССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. 279 с.
- Иванова М. Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1985. 222 с.
- Кононова О. Н. Зоопланктон реки Вычегда (Республика Коми) // Биология внутр. вод. 2009. № 2. С. 47–55 [Kononova O. N. Zooplankton in the Vychehga River // Inland Water Biology. 2009. Vol. 2, N 2. P. 149–156].
- Кононова О. Н. Фауна планктонных животных (Rotifera, Cladocera, Copepoda) некоторых рек Кировской области // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2008. Т. 10, № 2. С. 505–513.
- Кононова О. Н., Дубовская О. П., Фефилова Е. Б. Зоо- и некрозоопланктон Харьейских озер Большеземельской тундры (по исследованиям 2009–2012 годов) // Журн. Сиб. фед. ун-та. Биология. 2014. Вып. 7, № 3. С. 303–327.
- Коровчинский Н. М. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. 410 с.
- Кос М. С. Веслоногие ракообразные семейств Stephidae и Temoridae (Copepoda: Calanoida) морей России и сопредельных вод. СПб., 2016. 108 с. (Определители по фауне России, издаваемые ЗИН РАН; вып. 179).
- Крылов А. В., Прокин А. А., Болотов С. Э. Особенности условий развития гидробионтов в устьевых областях притоков равнинных водохранилищ // Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилища. Ярославль: “Филигрань”, 2015. С. 407–416.
- Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР (Rotatoria). Подкласс Eurotatoria (отряды Ploimida, Monimotrochida, Raedotrochida). Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1970. 744 с.
- Лазарева В. И. Многолетние вариации структуры зоопланктона Рыбинского водохранилища // Водные ресурсы. 1997. Т. 24, № 1. С. 90–96 [Lazareva V. I. Long-term variations in zooplankton structure in the Rybinskoe reservoir // Water Res. 1997. Vol. 24, N 1. P. 84–90].
- Лоскутова О. А., Хохлова Л. Г., Патова Е. Н., Стенина А. С., Кононова О. Н. Биоразнообразие беспозвоночных и водорослей в озерах болотного заказника “Океан” // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2010. Т. 12 (33), № 1 (4). С. 957–962.
- Макарцева Е. С., Прилежаева И. Д. Зоопланктон и его продукция // Особенности структуры экосистем Крайнего Севера (на примере озер Большеземельской тундры). СПб.: Наука, 1994. С. 146–167.
- Махутова О. Н., Гладышев М. И., Сушиц Н. Н., Дубовская О. П., Бусева Ж. Ф., Фефилова Е. Б., Семенченко В. П., Калачева Г. С., Кононова О. Н., Батурина М. А. Сравнение жирнокислотного состава кладоцер и копепод из озер разных климатических зон // Сиб. экол. журн. 2014. № 4. С. 627–638 [Makhutova O. N., Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Dubovskaya O. P., Buseva Z. F., Fefilova E. B., Semchenko V. P., Kalachova G. S., Kononova O. N., Baturina M. A. Comparison of fatty acid composition of cladocerans and copepods from lakes of different climatic zones // Contemporary Problems of Ecology. 2014. Vol. 7, N 4. P. 474–483].
- Никонова А. Н. Трансформация пойменных экосистем дельты Печоры в зоне влияния Кумжинского газоконденсатного месторождения (Ненецкий автономный округ) // Изв. РАН. Сер. геогр. 2015. № 5. С. 117–129.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон / под ред. В. Р. Алексеева, С. Я. Цалолыхина. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. 495 с.

- Панин Г. Н., Соломонова И. В., Выручалкина Т. Ю. Климатические тенденции в средних и высоких широтах Северного полушария // Вод. ресурсы. 2009. Т. 36, № 6. С. 743–756 [Panin G. N., Solomonova I. V., Vy-ruchalkina T. Y. Climatic trends in the middle and high latitudes of the northern hemisphere // Water Res. 2009. Vol. 36, N 6. P. 718–730].
- Пидгайко М. Л. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. М.: Наука, 1984. 208 с.
- Подшивалина В. Н. Сравнительная оценка разнообразия фауны зоопланктона водоемов и водотоков в зависимости от природных условий // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2014. Т. 16, № 5 (5). С. 1743–1747.
- Рогозин А. Г., Щетинина А. В. Биомасса и сложность организации зоопланктонных сообществ (на примере озер Южного Зауралья) // Изв. Челябинск. науч. центра. 2004. Вып. 1 (22). С. 197–201.
- Сухих Н. М., Кастрик В., Полякова Н. В., Соуисси С., Алексеев В. Р. Изолированные популяции *Eurytemora americana* Williams (Crustacea, Copepoda) в наскальных ваннах Белого моря – последние реликты или антропогенные инвазии? // Рос. журн. биол. инвазий. 2016. № 3. С. 118–128. [Sukhikh N. M., Castic V., Polyakova N. V., Souissi S., Alekseev V. R. Isolated populations of *Eurytemora americana* Williams (Crustacea, Copepoda) in the White Sea rock pools – postglacial relicts or anthropogenic invasions // Russ. Journ. Biol. Invasions. 2016. Vol. 7, Is. 4. P. 396–404].
- Телеш И. В. Динамика биоразнообразия в градиенте солености воды на примере зоопланктона эстуариев Балтийского моря // Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоемов. СПб.: Наука, 2012. С. 67–82.
- Фефилова Е. Б. Веслоногие раки (Copepoda). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2015. 319 с. (Фауна европейского Северо-Востока России. Т. 12).
- Фефилова Е. Б. Фаунистический обзор зоопланктона внутренних вод европейского Северо-Востока // Вестн. Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН. 2009. № 7. С. 18–21.
- Фефилова Е. Б., Батурина М. А., Кононова О. Н., Лоскутова О. А., Хохлова Л. Г., Дубовская О. П. Многолетние изменения в сообществах гидробионтов в Харбейских озерах // Журн. Сиб. фед. ун-та. Биология. 2014. Вып. 7, № 3. С. 240–266.
- Фефилова Е. Б., Кононова О. Н. Новые данные по составу зоопланктона дельты реки Печора // Результаты “Комплексной Печорской экспедиции 2016” (Изв. Коми республиканского отд-ния РГО. Вып. 2 (18). Сыктывкар: Геопринт, 2018. С. 14–19.
- Фефилова Е. Б., Кононова О. Н., Зиновьева А. Н. Разнообразие и пространственная организация планктонной фауны в реке Печоре // Материалы “Комплексной Печорской экспедиции” (Изв. Коми республиканского отд-ния РГО. Вып. 1 (17) / под ред. В. Н. Лаженцева). Сыктывкар: Геопринт, 2016. С. 58–60.
- Фролова Л. А., Назарова Л. Б., Пестрякова Л. А., Херцшух У. Анализ влияния климат-зависимых факторов на формирование зоопланктонных сообществ арктических озер бассейна реки Анабар // Сиб. экол. журн. 2013. № 1. С. 3–15. [Frolova L. A., Nazarova L. B., Pestryakova L. A., Herzsuh U. Analysis of the effects of climate-dependent factors on the formation of zooplankton communities that inhabit Arctic lakes in the Anabar River basin // Contemporary Problems of Ecology. 2013. Vol. 6, N 1. P. 1–11].
- Харченко Т. А. Концепция экотонов в гидробиологии // Гидробиол. журн. 1991. Т. 27, № 4. С. 3–9.
- Хохлова Л. Г., Фефилова Е. Б. Гидрохимическая характеристика временных водоемов на водосборе Харбейских озер (Большеземельская тундра) // Журн. Сиб. фед. ун-та. Биология. 2014. Вып. 7, № 3. С. 267–281.
- Черевичко А. В. Зоопланктон водоемов приморских маршей Малоземельской тундры // Биология внутр. вод. 2017. № 2. С. 88–93 [Cherevichko A. V. Zooplankton in water bodies of coastal marshes in Malozemel'skaya tundra // Inland Water Biology. 2017. Vol. 10, N 2. P. 203–208].
- Черевичко А. В., Мельник М. М., Прокин А. А., Глозов А. С. Современное состояние зоопланктона и макрозообентоса низовий р. Печора (Ненецкий АО) // Вода: химия и экология. 2011. № 1. С. 53–59.
- Чернов Ю. И. Экологическая целостность надвидовых таксонов и биота Арктики // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 10. С. 1155–1167.
- Abramova E., Vishnyakova I., Boike J., Abramova A., Solovyev G., Martynov F. Structure of freshwater zooplankton communities from tundra waterbodies in the Lena River Delta, Russian Arctic, with a discussion on new records of glacial relict copepods // Polar Biology. 2017. Vol. 40, Is. 8. P. 1629–1643.
- Bekker E. I., Kotov A. A., Taylor D. J. A revision of subgenus *Erycercus* (*Erycercus*) Baird, 1843 emend. nov. (Cladocera: Eurycercidae) in the Holarctic with the description of a new species from Alaska // Zootaxa. 2012. Vol. 3206. P. 1–40.
- Chu K. H., Tam P. F., Fung C. H., Chen Q. C. A biological survey of ballast water in container ships entering Hong Kong // Hydrobiologia. 1997. Vol. 352. P. 201–206.
- Fefilova E., Dubovskaya O., Kononova O., Khokhlova L. A comparative survey of the freshwater copepods of two different regions of the Central Palaearctic: European and Siberian // J. Nat. History. 2013. Vol. 47. P. 805–819.
- Hebert P. D. N., Hann B. J. Patterns in the diversity of arctic zooplankton communities // Can. Journ. Fish. Aquat. Sci. 1986. Vol. 43. P. 1416–1425.
- Koksvik J. I., Jensen T. C., Kjaerstad G. *Heterocope borealis* in Norway – A copepod on the move, or on the edge of its natural distribution? // Fauna Norvegica. 2017. Vol. 37. P. 14–19.
- Lee C. E. Rapid and repeated invasions of freshwater by the saltwater copepod *Eurytemora affinis* // Evolution. 1999. Vol. 53. P. 1423–1434.
- Nevalainen L., Luoto T. P. Temperature sensitivity of gamogenesis in littoral cladocerans and its ecological implications // J. Limnol. 2010. Vol. 69. P. 120–125.
- Novichkova A. A., Azovsky A. I. Factors affecting regional diversity and distribution of freshwater microcrustaceans (Cladocera, Copepoda) at high latitudes // Polar Biol. 2016. Vol. 40, Is. 1. P. 185–198. DOI 10.1007/s00300-016-1943-9.
- Pechora Delta. Structure and dynamics of the Pechora Delta ecosystems (1995–1999). Lelystad RIZA, 2000. 367 p.
- Rautio M., Dufresne F., Laurion I., Bonilla S., Vincent W. F., Christofersen K. S. Shallow freshwater ecosystems of the circumpolar Arctic // Ecoscience. 2011. Vol. 18, N 3. P. 204–222. DOI 10.2980/18-3-3463/
- Sabia L., Zagami G., Mazzocchi G., Zambianchi E., Uttieri M. Spreading factors of a globally invading coastal copepod // Mediterranean Marine Sci. 2015. Vol. 16, N 2. P. 460–471.

- Sadyrin V. M. Zooplankton // Pechora Delta. Structure and dynamics of the Pechora Delta ecosystems (1995–1999). Lelystad: RIZA, 2000. P. 115–119.
- Segers H. Global diversity of rotifers (Rotifera) in freshwater // *Hydrobiologia*. 2008. Vol. 595. P. 49–59. DOI 10.1007/s10750-007-9003-7.
- Shiel R. J., John D. Green J. D., Nielsen D. I. Floodplain biodiversity: why are there so many species? // *Hydrobiologia*. 1998. Vol. 387/388. P. 39–46.
- Verbitskii V. B., Verbitskaya T. I., Malysheva O. A. Population Dynamics of *Daphnia longispina* (O. F. Müller, 1785) and *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin, 1848) (Crustacea, Cladocera) under Stable and Graded Temperature Regimes // *Biol. Bull.* 2009. Vol. 36, N . P. 66–73.
- Verbitsky V. B., Verbitskaja T. I., Malisheva O. A. Temperature responses of *Ceriodaphnia quadrangula* (O. F. Müller, 1785) (Anomopoda) from the littoral of the Rybinsk Reservoir // *Inter. Water Biol.* 2014. Vol. 7, N 4. P. 313–317.

Diversity of planktonic fauna of the Pechora River Delta

E. B. FEFILOVA, O. N. KONONOVA

*Institute of Biology of Komi Scientific Center of UrB RAS
167982, Syktyvkar, Kommunisticheskaya str., 28
E-mail: fefilova@ib.komisc.ru*

The structure and diversity of zooplankton of the mouth part of the largest river in the European North – Pechora is studied. The river delta, an adjacent piece of the Pechora course, estuary firth (the Korovinsky bay) and lakes on its northern coast – in Timan Tundra belong to the region under study. In the delta of the Pechora River the planktonic fauna was rich and unique on structure, in which rotifers (105 species) and cladocerans (55 species) prevailed. Thermophilic invertebrates are presented in zooplankton, but cold-loving are revealed. Among copepods brackish taxa and also a possible recent invader to the region (*Eurytemora* sp.) are found. The analysis alpha- and beta-diversities of planktonic communities of the studied region has showed that in the delta water bodies and lakes in general indexes are the highest. That are caused, in our opinion, variety of environmental conditions and also features of gradients of the dominating environmental factors: temperature, etc.

Key words: zooplankton, indexes of biodiversity, species structure, rare species, richness of fauna, thermophilic hydrobionts.