ЧТЕНИЯ ПАМЯТИ ВЛАДИМИРА ЯКОВЛЕВИЧА ЛЕВАНИДОВА

Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings

2017 Вып. 7

ВЛИЯНИЕ ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА ФОРМИРОВАНИЕ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ ПЕЛАГИЧЕСКИХ РАКООБРАЗНЫХ В ОЗЕРЕ САРАННОЕ (ОСТРОВ БЕРИНГА, КОМАНДОРЫ)

Н.М. Вецлер

Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, ул. Набережная 18, г. Петропавловск-Камчатский, 683000, Россия. E-mail: vetsler@kamniro.ru

Специфику гидробиологических процессов, протекающих в оз. Саранное (о. Беринга, Командоры) определяют суровые условия островного климата. Фауна ракообразных в водоеме отличается видовой бедностью и представлена в глубоководной части пелагиали редкими для камчатских лососевых озер формами: *Eurytemora gracilicauda* Akatova и *Cyclops vicinus* Uljanin. Вследствие интенсивного ветрового перемешивания и сильного выхолаживания водных масс в предледоставный период, водоем в зимнее время характеризуется очень низкими температурами водной толщи. Механизмом приспособления к выживанию *E. gracilicauda* в условиях оз. Саранное является формирование двух когорт в жизненном цикле, наличие зимней диапаузы в развитии рачков и активной фазы, приуроченной к безледному периоду. Дицикличный вид *C. vicinus* круглогодично присутствует в озере и способен жить и размножаться в условиях низких температур. Стратегия его жизненного цикла направлена на наиболее рациональное использование кормовых ресурсов в водоеме.

THE INFLUENSE OF THE HYDROLOGICAL CONDITIONS ON THE PELAGIC CRUSTACEAN'S LIFE CYCLE FORMATION IN SARANNOYE LAKE (BERING ISLAND, THE COMMANDER ISLANDS)

N.M. Vetsler

Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography (KamchatNIRO), 18 Naberejnaya Str., Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia. E-mail: vetsler@kamniro.ru

Severe conditions of insular climate formed the specifics of the hydrobiological processes in Sarannoye Lake (Bering Island, the Commander Islands). The local fauna of crustaceans consists of a small number of species, but two species *Eurytemora gracilicauda* Akatova и *Cyclops vicinus* Uljanin, rare in Kamchatkan salmon lakes, live in the deepwater pelagic zone of the lake. As a result of intense water mixing by winds and cooling before freezing the lake deminstrates extremely low temperatures in the water column in winter. The adaptation mechanism which *E. gracilicauda* uses to survive in terms of Sarannoye Lake is to have two cohorts in the life cycle and a diapause in the development of the crustaceans in winter, when having active phase during the ice free period. The dicyclic species *C. vicinus* persists in the lake all time and is able to survive and spawn in the terms of low temperatures. The strategy of the life cycle consists in the maximum rational use of forage resources the lake provides.

Введение

Командорские о-ва находятся в северной части Тихого океана, на расстоянии примерно 175 км от Камчатки и 370 км от ближайших островов Алеутской гряды (Сидоров, 1987; Пономарева, Исаченкова, 1991). Первооткрывателями архипелага считаются участники Второй Камчатской экспедиции, потерпевшие крушение на рифах о. Беринга в 1741 г. В честь руководителя экспедиции – командора Витуса Беринга – острова и получили свое название.

В северной части о. *Беринга* находится оз. Саранное – самый крупный пресноводный водоем, из расположенных на острове. Озеро имеет форму, близкую к овальной (рис. 1), его длина равна 7,8 км, средняя ширина – 4,6 км. Площадь водоема составляет около 31 км². Средняя глубина достигает 14 м, максимальная – 32,5 м; изобаты глубже 15 м занимают всего около 10 % площади водоема (Погодаев и др., 2012).

Озеро Саранное ежегодно покрывается льдом: замерзает в конце ноября или первой половине декабря и вскрывается в конце мая или в начале июня. Ледостав, в среднем, длится около шести месяцев (Вецлер, 2015).

В озере нерестятся и нагуливаются тихоокеанские лососи – нерка (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) и кижуч анадромной (*O. kisutch* Walbaum) и жилой формы (*Oncorhynchus kisutch morpha relictus* Dvinin), а также мальма (*Salvelinus malma* Walbaum) (Куренков, 1970; Бугаев, Кириченко, 2008; Малютина и др., 2014). Наибольшее рыбохозяйственное значение имеет нерка, промысел которой ведется в производственных масштабах. В последнее десятилетие ежегодный ее вылов колебался от 30 до 90 тонн.

В связи с труднодоступностью озера, его гидробиологический режим изучен крайне недостаточно. Исследования имели эпизодический характер и, в основном, касались

Рис. 1. Батиметрическая карта оз. Саранное и расположение станции отбора проб (красный буй) в оз. Саранное в 2002–2012 гг.

определения видового состава водных беспозвоночных (Куренков, 1967; Куренков, 1970; Новичкова, 2012; Novichkova, Chertoprud, 2015). Специализированные долгосрочные исследования зоопланктона никогда ранее не проводились и полностью отсутствуют данные о современном состоянии планктонофауны в пелагиали водоема.

Цель настоящей работы – на основе обобщения многолетних данных по гидрологии водоема и сезонной динамике численности пелагических ракообразных изучить особенности их жизненных циклов в оз. Саранное.

Материал и методика

Материалом для исследований послужили результаты обработки планктонных проб и данные гидрологических наблюдений за 2002–2012 гг. Отбор проб и измерение температуры воды проводили на постоянной станции, расположенной в северо-западной глубоководной части пелагиали озера. На рисунке 2 место отбора проб имеет метку «красный буй». Материал собирали круглогодично, один раз в месяц (за исключением периодов со сложной ледовой обстановкой). Пробы планктона собирали в слое 0–30 м методом вертикального лова количественной сетью Джеди (газ № 64) с диаметром входного отверстия 18 см. Планктонные организмы фиксировали 4 %-ным раствором формалина. Температуру воды измеряли на горизонтах 0, 5, 10, 20 и 30 м при помощи опрокидывающегося батометра с глубоководным термометром.

Анализ температурного режима водоема проводили по средневзвешенным величинам, рассчитанным для слоев 0–10 и 0–30 м. Выделение периодов в годовом термическом цикле озера было основано на многолетних (2002–2012 гг.) данных о продолжительности ледостава.

Планктонные пробы обрабатывали в лаборатории гидробиологии КамчатНИРО с использованием стереоскопического микроскопа Микромед МС-2-ZOOM (Россия-Китай, ООО «Микромед») в камере Богорова, по стандартным гидробиологическим методикам (Киселев, 1969; Методические рекомендации…, 1984). При определении численности ракообразных отдельно были учтены науплиусы, копеподиты I–V стадий, взрослые особи, количество яйценосных самок и рассчитана их абсолютная плодовитость.

Результаты

Специфику гидробиологических процессов, протекающих в водоеме, определяют суровые условия островного климата. К основным особенностям климатических условий, оказывающих влияние на гидрологический режим и, соответственно, на жизнедеятельность организмов в оз. Саранное относится постоянная ветреная погода. Средняя скорость ветра на о. Беринга составляет 7,1 м/с, максимальная – до 40 м/с, т.е. достигает ураганной силы по шкале Бофорта, и из-за своеобразного рельефа местности, ветер может иметь любое направление. Почти в каждом месяце бывают дни, когда скорость ветра достигает ураганной силы (Мочалова, Якубов, 2004).

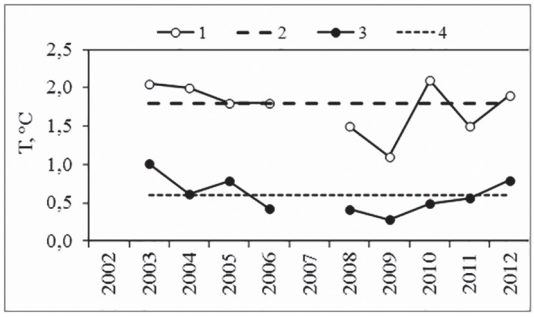

Рис. 2. Межгодовые изменения средней температуры воды (Т °С) и ее среднемноголетние значения в ледостав 2003–2012 гг. в пелагиали оз. Саранное. 1, 2 – придонный слой, 30 м; 3, 4 – слой 0–10 м.

Интенсивное ветровое перемешивание водной массы в осенний период приводит к сильному охлаждению оз. Саранное перед ледоставом. В резуль-

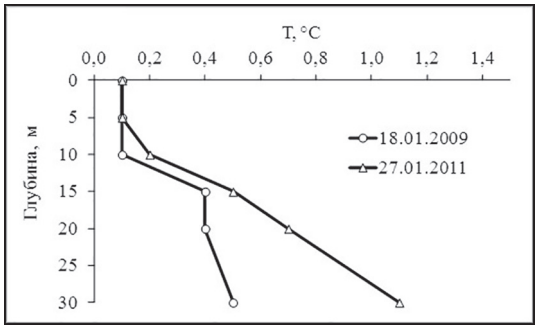

Рис. 3. Вертикальное распределение температуры воды (T °C) в слое 0–30 м в пелагиали оз. Саранное в январе 2009 и 2011 гг.

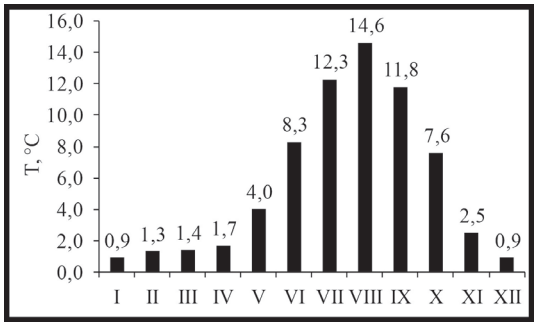

Рис. 4. Сезонные изменения среднемноголетней температуры воды (T °C) в слое 0–30 м в пелагиали оз. Саранное в 2002–2012 гг.

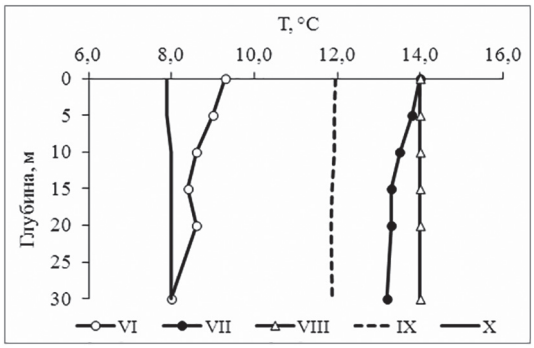

Рис. 5. Вертикальное распределение температуры воды (T °C) в слое 0–30 м в период гидрологического лета в пелагиали оз. Саранное в 2009 г.

тате водоем в зимнее время характеризуется низкими температурами водной толщи. В пелагиали озера в подледный период полностью отсутствует изотерма 3 °C. Температура придонных слоев (30 м) варьирует в пределах 1,1–2,1 °C и в среднем составляет всего 1,8 °C (рис. 2). Холодный слой воды с температурой ниже 1 °C может опускаться до глубины 10–15 м, а в отдельные годы – до 20 м (2011 г.) и даже – 30 м (2009 г.) (рис. 3). Учитывая, что 60 % площади ложа водоема представляет собой террасу с изобатами от 8 до 13 м (Погодаев и др., 2012), средняя температура основной массы озерных вод (слой 0–10 м) в подлёдный период равна 0,6 °C (рис. 2).

Период гидрологического лета длится с июня по октябрь с максимальным прогревом водоема в августе (рис. 4). Основная особенность термического режима оз. Саранное в безледный период – гомотермия или слабовыраженная стратификация (рис. 5). Влияние постоянных сильных ветров определяет распределение температуры по вертикали и препятствует установлению прямой стратификации с хорошо выраженным металимнионом. Термоклин, даже если и формируется, то очень неустойчивый и непродолжительный. Отсутствие термического расслоения вод определяет специфику гидробиологических процессов, протекающих в водоеме в летний период. При постоянной вертикальной циркуляции в общий биологический круговорот вовлекаются накопленные в придонных слоях и поступающие извне биогенные элементы, способствуя, тем самым, интенсивному развитию фитопланктона в течение всего гидрологического лета.

Изолированность Командор и суровый островной климат способствовали формированию в озере уникального планктонного сообщества со своеобразным составом гидробионтов (Вецлер и др., 2016). Фауна ракообразных в глубоководной части пелагиали отличается видовой бедностью и представлена, в основном, только двумя формами: *Eurytemora gracilicauda* Akatova (syn. *E. kurenkovi* Borutsky) и *Cyclops vicinus* Uljanin, редко встречающимися в других нерковых озерах Камчатского края. Малое фаунистическое разнообразие планктонных раков в оз. Саранное связано с трудностью попадания в водоем латентных яиц из-за удаленности островов от материка и суровостью условий обитания, препятствующих адаптации новых видов при возможном заносе их в водоем.

Как известно, жизненные циклы планктонных копепод – это последовательные этапы их развития от появления из яиц до размножения. Варианты реализации жизненных циклов ракообразных в условиях оз. Саранное определяют как структуру и динамику популяций отдельных видов, так и особенности функционирования пелагического сообщества в целом. При характеристике жизненных циклов мы используем понятие «когорта» (экологическая группа), под которым понимаем совокупность одновременно родившихся особей, совместно обитающих при идентичных экологических условиях (Nees, Dugdall, 1959; Куренков, 1975).

Одиннадцатилетние исследования популяции *E. gracilicauda* показали, что в ее структуре прослеживается наличие двух когорт, активно развивающихся в оз. Саранное в безледный период (рис. 6). В зимние месяцы, в условиях сильного охлаждения водоема, рачки первой когорты находятся в придонных слоях озера на стадии покоящихся яиц. При весенней циркуляции они поднимаются в верхние слои водоема, где при прогреве воды до 3,5–4,5 °С, начинается массовое отрождение молоди. При раннем вскрытии озера науплиусы появляются в планктоне уже в конце мая. Метаморфоз рачков в весенний период происходит очень быстро. В середине июня популяция *E. gracilicauda* обычно уже от 40 % до 50 % представлена копеподитами младших стадий. Максимальной численности они достигают в июле при прогреве водной массы до 10,9–13,5 °С. В августе–сентябре рачки первой когорты переходят в старшие копеподитные стадии. К октябрю большинство рачков становятся половозрелыми и приступают к активному размножению (рис. 7). Средняя плодовитость самок в этот период невысока: межгодовые ее колебания составляют 2,9–4,3 яиц/яйцен. самку. В ноябре численность половозрелых особей снижается, а плодовитость возрастает до 3,1–6,3 яиц/яйцен. самку. Все самки первой когорты продуцируют латентные (диапаузирующие) яйца, развитие которых будет происходить весной следующего года. При таком характере жизненного цикла, стадии интенсивного роста (науплиальная и младших копеподитов), требующие наибольших затрат энергии (Иванова, 1973), развиваются в наиболее оптимальный период в условиях обилия корма – при интенсивном «цветении» воды в оз. Саранное, вызванном массовым развитием диатомовых водорослей. Осенью самки *E. gracilicauda,* как и многие другие виды Copepoda, продуцируют покоящиеся яйца (Алексеев, 1990; Hairston, Van Brunt, 1994; Pasternak, Arashkevich, 1999), что позволяет рачкам первой когорты благополучно пережить период дефицита кормовых ресурсов и сильное охлаждение водоема.

При наступлении неблагоприятных условий диапауза у ракообразных может также наступать на стадии старших копеподитов и взрослых копепод (Алексеев, 1990; Zeller et al., 2004). Особи второй когорты *E. gracilicauda* в оз. Саранное переживают зимний пе-

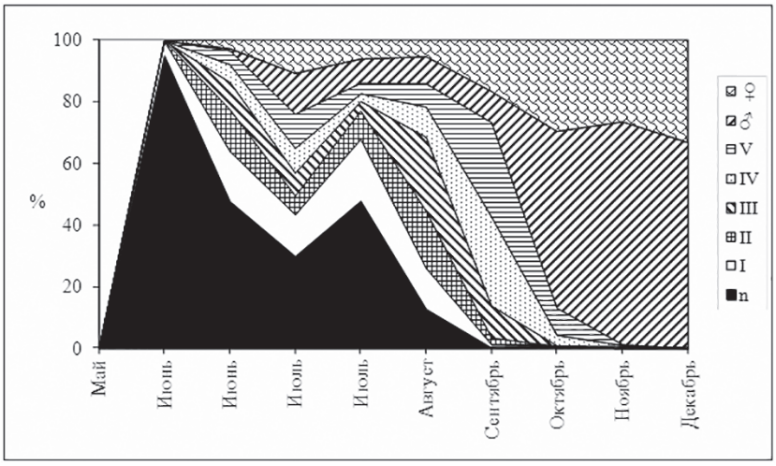

Рис. 6. Сезонные изменения относительной численности *Eurytemora gracilicauda* в оз. Саранное (n – науплиусы, I–V – копеподиты, ♀, ♂ – половозрелые особи)

риод, находясь в глубинных слоях озера в диапаузе на IV–VI стадиях метаморфоза, о чем свидетельствует их появление в планктонных пробах в весенний период (рис. 7). Межгодовые колебания относительной численности *Eurytemora* на IV–V копеподитной стадии в июне составляют от 2 до 18 %, доля взрослых особей в популяции в это время невелика и в среднем равна 4 % (рис. 7).

Массовое появление самцов и самок второй когорты в планктоне происходит в середине июля, их доля в популяции в это время в среднем возрастает до 24 %. Яйценосные особи в июле максимально плодовиты и могут вынашивать до 24 яиц в яйцевом мешке. Средняя плодовитость рачков варьирует по годам и составляет от 6,7 до 11,9 яиц/яйцен. самку. В августе численность половозрелых особей возрастает, а плодовитость самок, напротив, уменьшается до 4,2–8,2 яиц/яйцен. самку. Наиболее низкая плодовитость (2,8–4,3 яиц/яйцен. самку) и минимальное количество взрослых рачков в популяции *E. gracilicauda* приходится на сентябрь (рис. 8), что связано с завершением жизненного цикла особей второй когорты и постепенным их отмиранием.

Из яиц, продуцируемых самками *Eurytemora* в летние месяцы, развиваются особи второй когорты нового поколения (рис. 7). Пик численности науплиусов и копеподитов I и II стадий обычно приходится на третью декаду июля. Копеподиты III стадии наиболее многочисленны в августе. В сентябре рачки достигают старших стадий и с уменьшением продолжительности светлого времени суток, при снижении температуры воды и ухудшению пищевых условий впадают в диапаузу и исчезают из планктона. В октябре доля копеподитов IV–V стадии в популяции снижается до 12–18 %, причем до 20 % рачков в этот период находится в состоянии анабиоза: их плавательные конечности вытянуты вперед, тело имеет темно-серую окраску и содержит жировые включения. В ноябре-декабре популяция *E. gracilicauda* представлена только половозрелыми особями. Таким образом, стратегия жизненного цикла особей второй когорты направлена на обеспечение процесса размножения рачков в наиболее теплый период года, а благоприятные трофические условия в водоеме в весеннее время способствуют повышению плодовитости самок и продуцированию наибольшего количества яиц. Диапауза *Eurytemora* на IV–VI стадии метаморфоза обеспечивает выживаемость рачков в подледный период и синхронизирует развитие популяции в короткий сезон высокой продукции фитопланктона.

В целом, исследование сезонных изменений численности *E. gracilicauda* в 2002–2012 гг. показало, что минимальная температура воды, при которой начинаются рост и развитие науплиусов в весенний период составляет 3,5 °С. Половозрелые особи более устойчивы к охлаждению и присутствуют в планктоне в декабре при температуре воды менее 1,0 °С (рис. 5). Верхняя граница обитания *Eurytemora* в оз. Саранное составляет 15,3 °С.

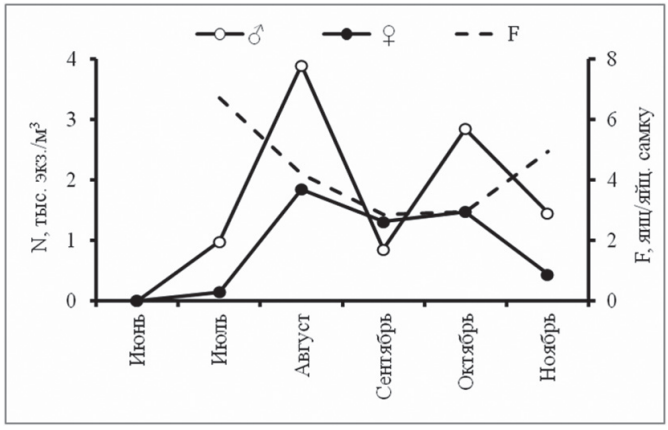

Рис. 7. Сезонные изменения численности (N) половозрелых особей (♂ и ♀) и плодовитости (F) в популяции *Eurytemora gracilicauda* в оз. Саранное в 2009 г.

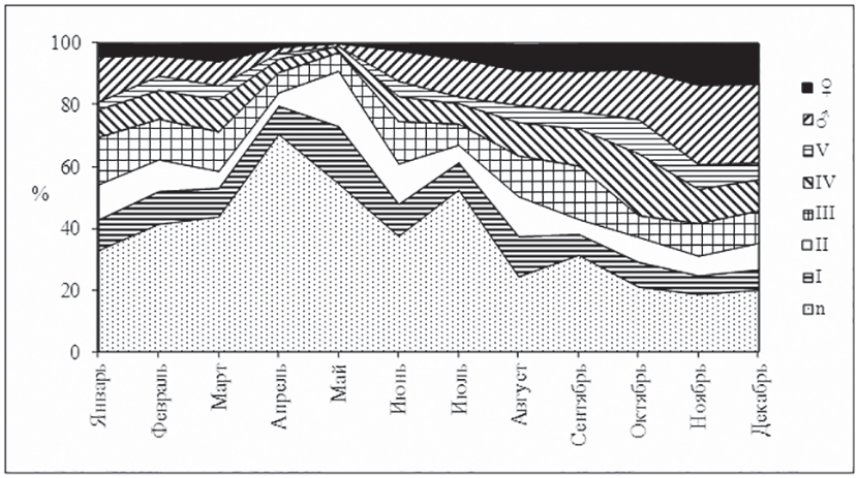

Рис. 8. Сезонные изменения относительной численности *Cyclops vicinus* в оз. Саранное (n – науплиусы, I–V – копеподиты, ♀, ♂ – половозрелые особи)

По отношению к температурному фактору *C. vicinus* проявляет себя как эвритермный вид (Рылов, 1948) и присутствует в планктоне в течение всего года (рис. 9), в отличие от *E. gracilicauda*. Популяция *Cyclops* в оз. Саранное дициклична (представлена двумя генерациями), а в ее структуре прослеживается наличие двух когорт. Размножение особей зимней генерации первой когорты происходит поздней осенью (ноябрь) или в начале зимы (декабрь–январь). В это время в популяции *C. vicinus* возрастает количество половозрелых рачков. В ноябре и декабре относительная численность самцов в среднем равна 26 % от общей численности циклопов, самок – 15 % (рис. 8). Межгодовая изменчивость средней плодовитости в этот период составляет 6,0–12,5 яиц/яйцен. самку (рис. 9).

Размножение циклопов обычно происходит в течение всего зимнего периода. Наибольший рост плодовитости рачков приходится на февраль (18,0–20,3 яиц/самку) и связан с активным размножением рачков зимней генерации второй когорты. К апрелю–маю количество взрослых особей в планктоне снижается и не превышает 1–2 % от общей численности популяции (рис. 8).

Появление молоди циклопов также происходит в течение всего подледного периода, но пики относительной численности науплиусов приходятся на февраль (первая когорта) и апрель (вторая когорта). Особи первой когорты, родившиеся в начале зимы, к марту–

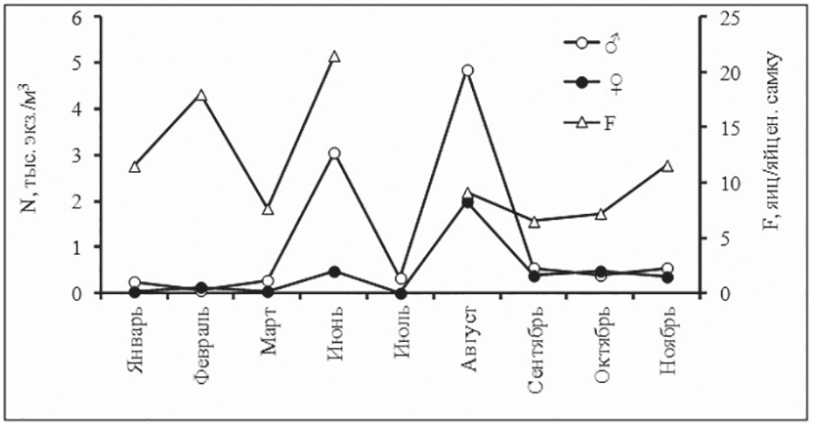

Рис. 9. Сезонные изменения численности (N) половозрелых особей (♂ и ♀) и плодовитости (F) в популяции *Cyclops vicinus* в оз. Саранное в 2009 г.

апрелю достигают старших копеподитных стадий. Вероятно, в конце зимы, в условиях дефицита корма, в их развитии наступает диапауза. Появление взрослых рачков в планктоне происходит только в середине июня – начале июля при прогреве водоема до 8,0 °С. Период размножения циклопов первой когорты приурочен ко времени «цветения» воды из-за массового развития диатомовых водорослей и обилия коловраток в озере (Вецлер и др., 2016), очевидно, с этим связана их высокая плодовитость. Средняя плодовитость самок в начале лета составляет 16,8–22,7 яиц/яйцен. самку (рис. 9), максимальная может достигать 32,0 яиц/яйцен. самку.

Циклопы второй когорты, отродившиеся к концу подледного периода (апрель–май), становятся половозрелыми в конце лета – начале осени при обилии корма в оз. Саранное и максимальном прогреве водоема (13,5–15,3 °С). Средняя плодовитость самок в это время составляет 4,6–11,1 яиц/яйцен. самку (рис. 9).

Из яиц, продуцируемых самками *C. vicinus* в июне, развиваются особи летней генерации первой когорты. В июле в планктоне появляются науплиусы, в августе – младшие копеподиты. К октябрю рачки достигают старших копеподитных стадий, а поздней осенью или в начале зимы становятся половозрелыми и начинают размножаться.

Науплиусы летней генерации второй когорты появляются в планктоне в сентябре. Постепенный метаморфоз рачков длится в течение октября–января, а в феврале происходит массовый переход их во взрослое состояние.

Таким образом, к зимней генерации относятся рачки, родившиеся в зимнее время, летними считаются особи, рождение и большая часть жизненного цикла которых проходит в безледный период. В первую половину года (январь–июнь) в планктоне развиваются циклопы зимней генерации первой когорты, во вторую половину (июль–декабрь) – рачки летней генерации. Цикл развития особей второй когорты зимней генерации длится с апреля по август и летней генерации – с сентября по март следующего года.

Заключение

Постоянная ветреная погода в условиях островного климата оказывает сильное влияние на гидробиологический режим водоема. Вследствие интенсивного ветрового перемешивания и сильного выхолаживания водных масс в предледоставный период, озеро в зимнее время характеризуется очень низкими температурами водной толщи. Диапазон колебаний зимней температуры воды в слое 0–30 м составляет 0,9–1,6 °С, в слое 0–10 м она опускается ниже 1 °С, а у дна (30 м) в среднем составляет всего 1,8 °С.

В безледный период в озере отмечено уникальное явление: гомотермия или слабовыраженная стратификация. При постоянной вертикальной циркуляции вод в условиях отсутствия их термического расслоения в общий биологический круговорот непрерывно вовлекаются накопленные в придонных слоях и поступающие извне биогенные элементы, тем самым способствуя интенсивному развитию фитопланктона в течение всего гидрологического лета.

Фауна ракообразных в оз. Саранное отличается видовой бедностью и представлена в глубоководной части пелагиали редкими для камчатских лососевых озер формами: *Eurytemora gracilicauda* Akatova и *Cyclops vicinus* Uljanin. Трудность заноса латентных яиц из-за удаленности Командорских островов от материка и суровость условий обитания препятствуют появлению новых видов в водоеме.

Популяция *E. gracilicauda* в оз. Саранное состоит из двух когорт. В жизненном цикле первой когорты прослеживается наличие эмбриональной диапаузы, приуроченной к зимнему времени года и активной фазы, которая приходится, в основном, на безледный период и длится с июня по декабрь. Самки первой когорты размножаются поздней осенью или в начале зимы и продуцируют латентные яйца, развитие которых будет происходить весной следующего года. При таком характере жизненного цикла, стадии интенсивного роста (науплиальная и младших копеподитов) развиваются в период «цветения» воды,

вызванного массовым развитием диатомовых водорослей, а условия сильного охлаждения водоема и дефицита кормовых ресурсов рачки переживают на стадии покоящихся яиц.

Вторая когорта *E. gracilicauda* в зимний период находится в диапаузе на стадии старших копеподитов. Реактивация рачков происходит в июне – сразу после вскрытия водоема. Размножение особей второй когорты приурочено к июню–июлю. Самки этой когорты имеют максимальную плодовитость. Диапауза *E. gracilicauda* на IV–VI стадиях метаморфоза способствует выживаемости рачков в зимние месяцы, обеспечивает процесс размножения в теплый период года и синхронизирует развитие популяции в короткий сезон высокой продукции фитопланктона. Благоприятные трофические условия в водоеме в весеннее время способствуют повышению плодовитости самок и продуцированию наибольшего количества яиц.

Популяция *C. vicinus* также представлена 2 когортами, каждая из которых дициклична. В первую половину года (январь–июнь) в планктоне развиваются циклопы зимней генерации, во вторую половину (июль–декабрь) – рачки летней генерации первой когорты. Цикл развития особей второй когорты зимней генерации длится с апреля по август, летней генерации – с сентября по март следующего года. Способность холодноводного эвритермного вида *C. vicinus* жить и размножаться в условиях низких температур оз. Саранное обеспечивает круглогодичное присутствие этого рачка в водоеме, а стратегия его жизненного цикла направлена на рациональное использование пищевых ресурсов: наиболее интенсивное размножение циклопов приурочено к периоду максимального количества корма в водоеме.

Благодарности

Автор выражает благодарность сотруднику лаборатории морских млекопитающих КамчатНИРО А.П. Семеринову, собравшему и предоставившему материал для данной работы и зав. лаборатории пресноводных биоресурсов и искусственного воспроизводства лососей КамчатНИРО Е.Г. Погодаеву, организовавшему гидробиологические работы на оз. Саранное.

Литература

Алексеев В.Р. 1990. Диапауза ракообразных: эколого-физиологические аспекты. Москва: Наука. С. 144.

Бугаев В.Ф., Кириченко В.Е. 2008. Нагульно-нерестовые озера азиатской нерки (включая некоторые другие водоемы ареала). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 280 с.

Вецлер Н.М. 2015. Гидрологическая характеристика озера Саранное (Командоры) // Современное состояние и методы изучения экосистем внутренних водоемов: материалы всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвященная 100-летию со дня рождения И.И. Куренкова, Петропавловск-Камчатский, 7–9 октября 2015 г. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. С. 38–42.

Вецлер Н.М., Лепская Е.В., Бонк Т.В. 2016. Структура гидробиоценоза пелагиали озера Саранное (о-в Беринга, Командоры) // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Тез. докл. V междунар. конф., Минск–Нарочь, 12–17 сентября 2016 г. Минск: Издательский центр БГУ. С. 360–361.

Иванова М.Б. 1973. Закономерности роста веслоногих ракообразных // Гидробиол. журн. Т. 9, №1. С.47–54.

Киселев И.А. 1969. Планктон морей и континентальных водоемов. Л.: Наука. Т. 1. С. 140–416.

Куренков И.И. 1967. Список водных беспозвоночных внутренних водоемов Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 57. С. 202–224.

Куренков И.И. 1975. Структура популяций *Cyclops scutifer* Sars в озерах Камчатки // Изв. ТИНРО. Т. 97. С.147–156.

Куренков С.И. 1970. Красная озера Саранного (Командорские острова) // Изв. ТИНРО. Т. 78. С. 49–60.

Малютина А.М., Яковлев В.М., Минеева Т.В. 2014. Ихтиофауна пресных водоемов о. Беринга (Командорские острова) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Тез. докл. XV междунар. научн. конф., Петропавловск-Камчатский, 18–19 ноября 2014 г. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 310–313.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах. 1984. // Ред. Г.Г. Винберг, Г.М. Лаврентьева. Л.: Промрыбвод. 19 с.

Мочалова О.А., Якубов В.В. 2004. Флора Командорских островов. Владивосток: БПИ ДВО РАН, 120 с.

Новичкова А.А. 2012. Зоопланктон внутренних водоемов острова Беринга // Актуальные проблемы изучения

ракообразных континентальных вод. Сборник лекций и докл. междунар. школы-конф. Борок, 5–9 ноября 2012 г. Кострома: ООО Костромской печатный дом. С. 232–234.

Погодаев Е.Г., Шатило И.В., Кудзина М.А., Чебанов Н.А., Шубкин С.В. 2012. Результаты исследований пресноводных биоресурсов и искусственного воспроизводства лососей // Исследование водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Петропавловск-Камчатский: Сборник трудов КамчатНИРО. Вып. 25. С. 145–165.

Пономарева Е.О., Исаченкова Л.В. 1991. Общая физико-географическая характеристика Командорских островов // Природные ресурсы Командорских островов (запасы, состояние, вопросы охраны и использования). М.: Изд. МГУ. С. 17–29.

Рылов В.М. 1948. Фауна СССР. Ракообразные. Т. 3, вып. 3. М.–Л.: Академия наук СССР. 319 с.

Сидоров К.С. 1987. Командорские острова — полигон для глобального экологического мониторинга. // Рациональное природопользование на Командорских островах (состояние и охрана экосистем, проблемы экономического и этнокультурного развития). М.: Изд. МГУ. С. 34–40.

Hairston N.G., Van Brunt R.A. 1994. Diapause dynamics of two diaptomid copepod species in a large lake // Hydrobiologia. V. 292/293. P. 209–218.

Nees J., Dugdall R. 1959. Computation on production for populations of aquatic Midgelarvae // Ecology. V. 40, N 3. P. 425–430.

Novichkova A.A., Chertoprud E.S. 2015. The freshwater crustaceans (Cladocera: Copepoda) of Bering Island (Commander Islands, Russian Far East): species richness and taxocene structure // Journal of Natural History. P. 1–12. P. 1357–1368. DOI: 10.1080/00222933.2015.1113319

Pasternak A.F., Arashkevich E.G. 1999. Resting stages in the life cycle of *Eudiaptomus graciloides* (Lill.) (Copepoda: Calanoida) in Lake Glubokoe // Journ. Plankton Res. V. 21 (2). P. 309–325.

Zeller M., Jiménez-Melero R., Santer B. 2004. Diapause in the calanoid freshwater copepod *Eudiaptomus graciloides* // Journ. Plankton Res. V. 26. P. 1379–1388.