

СТРУКТУРА ЗООПЛАНКТОЦЕНОЗОВ ВОДОЕМОВ ЗООГЕННОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ РАЗНОГО ТИПА НА ОСОБО ОХРАНЯЕМОЙ ПРИРОДНОЙ ТЕРРИТОРИИ

© 2024 г. А. Л. Сиротин^{а,*}, М. В. Сиротина^{а, б}

^аКостромской государственной университет, Кострома, Россия

^бГосударственный природный заповедник “Кологривский лес” им. М. Г. Сеницына, Кологрив, Россия

*e-mail: lasirotin@gmail.com

Поступила в редакцию 13.01.2023 г.

После доработки 26.11.2023 г.

Принята к публикации 27.11.2023 г.

Исследованы особенности структуры зоопланктона бобровых прудов и протекания сукцессий в зоопланктоценозах на территории государственного природного заповедника “Кологривский лес” им. М.Г. Сеницына. Пруды разделяли на группы в соответствии с характером водотока, на котором они образованы, высотой поймы, длительностью существования. Сезонная сукцессия зоопланктона для всех типов прудов начинается с преобладания ювенильных *Sopercoda* весной. В летний период во вновь образующихся прудах и прудах на реках с высокой поймой наблюдается типичная зоогенная трансформация сообществ с развитием крупных *Cladocera*. В длительных существующих прудах на ручьях и реках с низкой поймой отмечены доминирование *Rotifera* и мелких *Cladocera*, характерное для антропогенного эвтрофирования, наиболее высокие средние значения численности и биомассы, индексов видового разнообразия и выравненности.

Ключевые слова: зоопланктон, бобровые пруды, малые реки, заповедник “Кологривский лес”, сукцессия

DOI: 10.31857/S0320965224030079, **EDN:** ZPNRLE

ВВЕДЕНИЕ

Организмы зоопланктона играют важную роль в функционировании водных экосистем как лентического, так и лотического типа. Формирование зоопланктоценозов и их основные структурные и функциональные признаки в водоемах и водотоках зависят от ряда абиотических и биотических факторов окружающей природной среды, а в ряде случаев немалое значение имеют и антропогенные факторы (Шурганова и др., 2014; Кулаков, 2018; Kuczyńska-Kirpen, 2020; Подшивалина, 2021). Абиотическими факторами, оказывающими влияние на сообщество зоопланктона, могут быть: скорость течения, температурный режим, химический состав вод и другие (Крылов, 2007; Крылов и др., 2010; Czerniawski, Pilecka-Rapacz, 2011; Kolarova, Napiórkowski, 2022; Ould Rouis et al., 2022). Среди биотических факторов среды важное значение для развития зоопланктоценозов в водотоках имеет деятельность обыкновенного (речного) бобра (*Castor fiber* L., 1758) (Крылов, Завьялов, 1998; Крылов, 2002, 2005, 2008, 2012; Завьялов и др., 2005; Крылов и др., 2016; Czerniawski et al., 2017; Сиротина, 2019; Grudzinski et al., 2022). Это связано с формированием непро-

точных или малопроточных водоемов, где, как правило, отмечают более высокие значения температуры воды, повышенное содержание органических веществ вследствие трофической деятельности бобров и выделения веществ с экскретами и экскрементами, также там более успешно развиваются организмы фитопланктона.

В настоящее время большинство водотоков Костромской обл. подвержено деятельности обыкновенного бобра, в результате чего на протяжении русел рек и ручьев формируется множество водоемов зоогенного происхождения. Бобры — признанные экосистемные инженеры, в местах своего обитания они могут изменять ландшафты, способствовать затоплению значительных территорий, влиять на ход сукцессий фитоценозов, оказывать действие на состав и количественные показатели беспозвоночных и позвоночных животных (Зайцев и др., 2018; Ситникова и др., 2022; Grudzinski et al., 2022). В связи с значительным влиянием деятельности бобра на биоценозы важно и актуально изучать ее последствия, в том числе на особо охраняемых природных территориях.

Сообщества зоопланктона водотоков и водоемов находятся в динамическом состоянии

и претерпевают изменения, связанные как со случайными, так и с закономерными факторами. Среди закономерных находятся сезонные факторы и изменения, связанные с динамикой сообществ в ряду лет. Сукцессионные процессы более ярко отражаются в лентических сообществах. Здесь наряду с сезонной сменой организмов и их количественных характеристик можно наблюдать изменения, происходящие за длительные отрезки времени (годы, десятки лет), связанные со старением водоемов и протеканием там процессов естественного или антропогенного эвтрофирования. В лотических системах протекание длительных сукцессий наблюдать сложнее, поскольку там с током воды часто уносятся факторы, которые запускают сукцессии в стоячих водах. Однако зоогенное зарегулирование рек накладывает значительный отпечаток на протекание сукцессий в зоопланктоценозах (Крылов, 2002, 2005, 2008, 2012; Крылов и др., 2016; Сиротина, 2019).

Цель настоящей работы — исследовать структуру сообщества зоопланктона в водоемах зоогенного происхождения разного типа на территории государственного природного заповедника “Кологривский лес” им. М.Г. Сеницына.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Государственный природный заповедник “Кологривский лес” им. М.Г. Сеницына был образован в 2006 г. на площади в 59 000 га, располагается в северо-восточной части Русской равнины на территории Костромской обл., в подзонах европейской средней и южной тайги. В октябре 2020 г. заповедник получил статус биосферного резервата. В составе заповедника находятся два кластера — Кологривский и Мантуровский, включающие земли пяти районов Костромской обл. Исследуемая территория входит в Унженско-Камский округ подзоны южной тайги востока Русской равнины. На Кологривском участке располагаются коренные липово-пихтово-еловые леса, березово-осиновые леса с активным возобновлением пихты и ели, небольшое количество болот, фрагменты пойменных лугов в долинах рек. Территория Мантуровского кластера заповедника преимущественно покрыта сосновыми лесами, тем не менее относится к зоне летне-зеленых лесов, т.к. здесь встречаются дуб, орешник, клен, вяз, а в травянистом ярусе присутствует комплекс европейского дубравного широколиственного леса (Хорошев и др., 2013).

Исследования проводили на территории заповедника “Кологривский лес” им. М.Г. Сеницына в рамках многолетнего мониторинга гидробиоценозов малых рек. Изучали реки Понга, Кисть (средне малые), Сеха, Лондушка, Кастова, Иваньчиха, Вонюх (самые малые), Нелка, Сивеж, Юр-

манга, Хмелевка (очень малые), Черная, Талица, Прянга (незначительные) (Рохмистров, Наумов, 1984). На каждой реке рассматривали зоогенные водоемы — бобровые пруды. Исследован 41 пруд на территории Кологривского кластера и 18 прудов на территории Мантуровского кластера заповедника (рис. 1). В каждом пруду в среднем отбирали по шесть проб зоопланктона. Для сравнения количественных показателей зоопланктона также отбирали пробы на участках рек, не подверженных зоогенному воздействию.

Бобровые пруды подразделяли на группы: I — бобровые пруды на участках рек с высокой поймой (пруды руслового типа). Скорость течения реки здесь замедляется, но некоторое течение может присутствовать вследствие перелива воды через бобровую плотину или в результате просачивания ее через тело плотины, протечек вследствие повреждения плотины. Весенний паводок повреждает плотину, но пруд восстанавливается бобрами и функционирует в ряду лет; II — бобровые пруды на участках рек с низкой поймой, затопляется прилегающая территория с образованием крупных прудов. Здесь вода тоже может переливаться через плотину, но из-за большого разлива имеются значительные участки со стоячей водой; III — это многолетние бобровые пруды, образованные при перегораживании ручьев и имеющие, как правило, большую площадь (≥ 5 га), вода там обычно стоячая, часто развиваются заросли макрофитов; IV — нежилые бобровые пруды, которые имеют зоогенное происхождение и существуют длительный период времени в виде разливов рек или ручьев, оставлены бобрами; V — новые бобровые пруды, впервые образуются на реках и ручьях при постройке бобрами плотины, их изучали в год постройки плотины и образования пруда; VI — пруды с повторным заселением, в случаях, когда происходит повторное заселение бобрами зоогенного водоема, например, в случае гибели бобровой семьи и перемещения бобров на освободившуюся территорию из соседнего поселения.

Был также изучен каскад бобровых прудов вдоль насыпи бывшей узкоколейной железной дороги (58.82199° с.ш., 43.73437° в.д.; 58.82204° с.ш., 43.73421° в.д.; 58.82286° с.ш., 43.73442° в.д.; 58.83172° с.ш., 043.73525° в.д.), где основной пруд сформирован бобрами при перегораживании ручья в 2011 г., поселение существует до настоящего времени.

Пробы зоопланктона отбирали по окончании весеннего паводка и в летнюю межень с 2017 по 2022 гг., процеживая 50 л воды через планктонную сеть Джеди (размер ячеек 76 мкм). С 2017 по 2021 гг. отобрано 168 проб на прудах разного типа, в 2022 г. — 274 количественные и качественные пробы на прудах и 36 проб на участках рек,

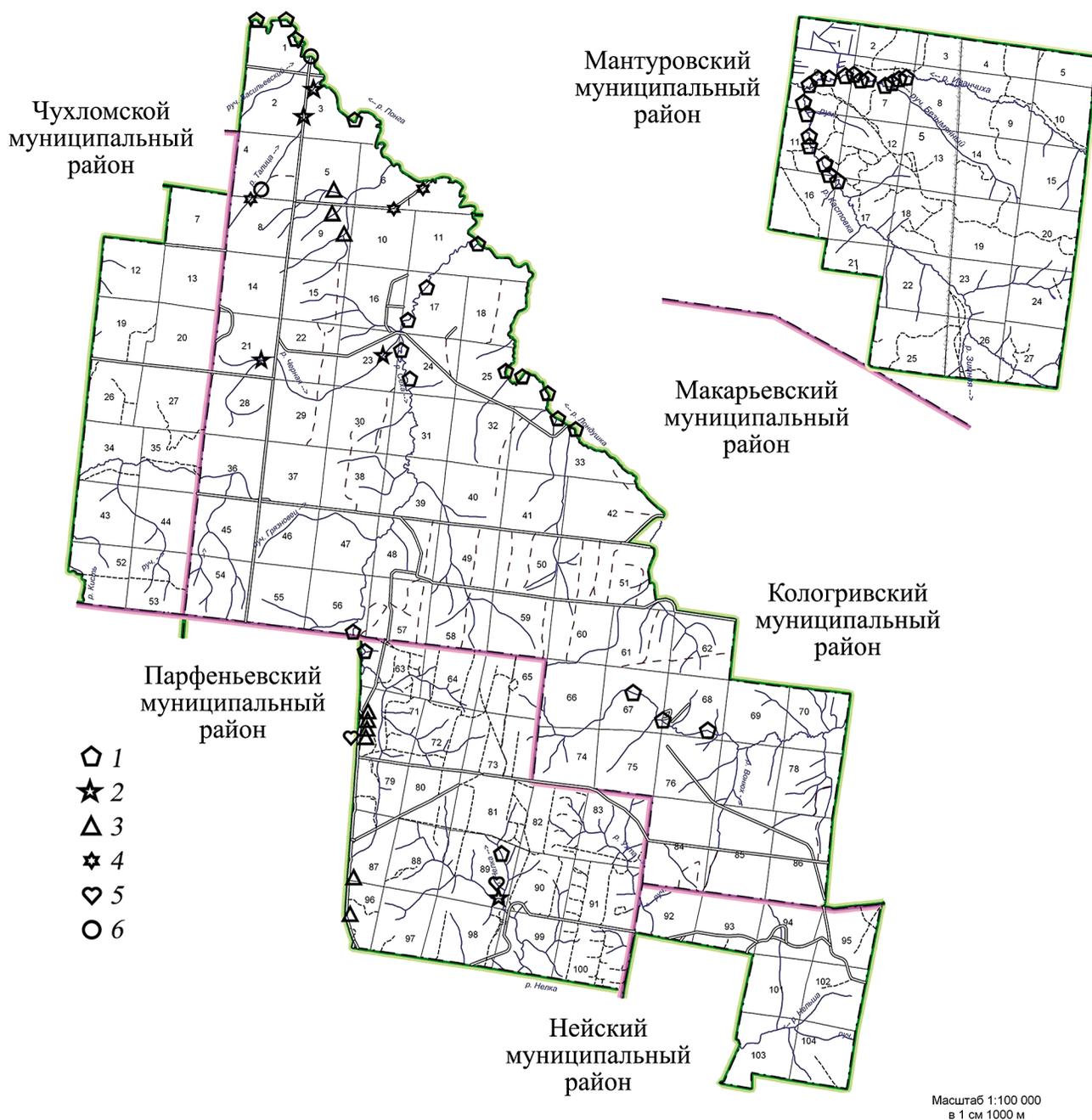


Рис. 1 Основные станции отбора проб зоопланктона на территории Кологривского кластера заповедника. 1 – бобровые пруды на участках рек с высокой поймой, 2 – бобровые пруды на участках с низкой поймой, 3 – многолетние бобровые пруды на ручьях, 4 – нижние бобровые пруды, 5 – новые бобровые пруды, 6 – повторное поселение.

не подверженных зоогенной деятельности. Пробы фиксировали 4%-ным формалином, обработку проб проводили по общепринятым методикам (Салазкин и др., 1982) под бинокулярным микроскопом, определение видов – с помощью тринокулярного микроскопа Микромед 2 вар. 3–20 inf с цифровой камерой TourCam 3/1 MP. При идентификации видов использовали определители по пресноводным беспозвоночным

(Определитель..., 1995, 2010). Индивидуальную массу ракообразных и коловраток вычисляли на основе уравнений зависимости этого показателя от длины тела организма (Ruttner-Kolisko, 1976; Балушкина, Винберг, 1979). Видовую структуру сообществ зоопланктона оценивали с помощью индекса доминирования Палия–Ковнацки (D) (Шитиков и др., 2003). Частоту встречаемости вида (P_i , %) рассчитывали как отношение числа

проб, в которых был встречен вид, к общему числу проб, относительное обилие вида — как численность вида к общей численности видов в пробе. При значениях $D = 100-10$ вид считали доминантом, при $D = 10-1$ — субдоминантом. Значения индекса $1-0.1$ характеризовали адоминанты группы a , $0.1-0.01$ — адоминанты группы b . Для определения сходства видового состава использовали индекс Серенсена (K) (Sørensen, 1948; Шитиков и др., 2003), пробы классифицировали с помощью кластерного анализа методом одиночной связи. Видовое разнообразие оценивали с помощью информационного индекса Шеннона—Уивера (H_n), бит/экз. (Shannon, Weaver, 1963), выравненность — по индексу Пиелу (En) (от 0 до 1) (Pielou, 1966). Коэффициент сапробности (S) рассчитывали по методу Пантле—Букк в модификации Сладечека (Sládeček, 1973; Дзюбан, Кузнецова, 1981). В составе зоопланктона выделяли следующие экологические группы: 1 — свободноплавающие вертикаторы; 2 — плавающие и ползающие вертикаторы; 3 — тонкие фильтраторы; 4 — плавающие грубые фильтраторы; 5 — плавающие и прикрепляющиеся к субстрату или поверхности пленке воды первичные тонкие и грубые фильтраторы; 6 — плавающие первичные тонкие и грубые фильтраторы; 7 — плавающие и ползающие вторичные фильтраторы, соскребатели и детритофаги; 8 — ползающие, плавающие собиратели, эврифаги; 9 — плавающие активные хищники, эврифаги; 10 — плавающие хищники-хвататели с инкудатным типом мастакса; 11 — плавающие активные хищники (Чуйков, 2000, 2018; Крылов, 2005; Кривенкова, 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Видовой состав зоопланктона исследованных бобровых прудов заповедника представлен 68 видами зоопланктеров, таксономические группы которых находятся в соотношении: ветвистоусые ракообразные — 28 видов (41%), веслоногие ракообразные — 14 (21%), коловратки — 26 (38%).

Наибольшее видовое богатство (22 вида) зоопланктона характерно для длительно существующих бобровых прудов, образовавшихся путем перегораживания плотинами русел ручьев со значительными разливами и подтоплением территории большой площади. Среди таксономических групп по видовому богатству здесь преобладали коловратки (52%). Среди доминант, выделенных на основе индекса доминирования Паляя—Ковнацки, отмечены ювенильные Соперода, в числе субдоминант — Rotifera (*Conochilus unicornis* Rousset, 1892, *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1832) и Cladocera (*Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1776), *Ceriodaphnia megops* Sars, 1862). Среди зоопланктеров, зарегистрированных для этих водоемов, наибольшее число видов относилось к свободноплавающим вертикаторам (26%)

и к плавающим и ползающим вертикаторам (22%) (рис. 2). Это связано с накоплением взвеси органического вещества, ежегодно поступающего аллогенно и формирующегося автогенно в длительно существующих бобровых прудах.

В русловых прудах на реках с высокой поймой среди таксономических групп преобладали Cladocera (67% выявленных видов). Доминировали Соперода ювенильных стадий, *Polyphemus pediculus* (L., 1761) и *Chydorus sphaericus*. К субдоминантам относились: *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851), *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller, 1776), *Euchlanis dilatata*, *E. lyra* Hyudson, 1886, *Daphnia longispina* O.F. Müller, 1785. Среди экологических групп зоопланктеров преобладали фильтраторы — 35% (12 тонких и 23% грубых фильтраторов) и плавающие и ползающие вторичные фильтраторы, соскребатели и детритофаги — 30% (рис. 2). Последние чаще всего встречались в бобровых прудах на реках с низкой поймой (рис. 2). Здесь среди таксономических групп зоопланктона в видовом богатстве преобладали ветвистоусые ракообразные (54%). При отсутствии явных доминантов субдоминантами были науплии и копеподиты веслоногих рачков, *Euchlanis incisa* Carlin, 1939, *Chydorus sphaericus*.

В видовом богатстве нежилых и повторно заселяющихся бобрами прудов плавающие и ползающие вторичные фильтраторы, соскребатели и детритофаги достигали 31 и 27% соответственно. В экологической структуре зоопланктоценозов плавающие и ползающие вертикаторы составляли 15% в нежилых и 27% в повторно заселяющихся прудах. При общем преобладании ветвистоусых ракообразных в таксономической структуре этих прудов здесь второе место по видовому богатству занимали коловратки. Доминантами нежилых и повторно заселяющихся бобрами прудов были веслоногие ювенильных стадий. Среди субдоминантов отмечены *C. sphaericus*, *Acroporus harpae* (Baird, 1834) и *Euchlanis dilatata*. В новых, сформированных в этом же году прудах, присутствовали свободноплавающие вертикаторы (21%), однако на долю фильтраторов (тонких и грубых) приходилось в сумме 39% видового богатства. Доминировали науплии и копеподиты веслоногих ракообразных, *Daphnia longispina* и *Conochilus unicornis*. Среди субдоминантов выделены *Eucyclops serrulatus* и *Ceriodaphnia megops*.

Согласно значениям индекса Серенсена, наиболее сходна фауна нежилых и повторно заселенных бобрами прудов (рис. 3). Видовой состав зоопланктона этих водоемов также сходен с фауной новых бобровых прудов. Возможно, во всех этих случаях идет формирование зоопланктонного сообщества в новых экологических условиях — либо при начале зоогенного влияния на гидробиоценоз, либо при затухании действия этого фактора.

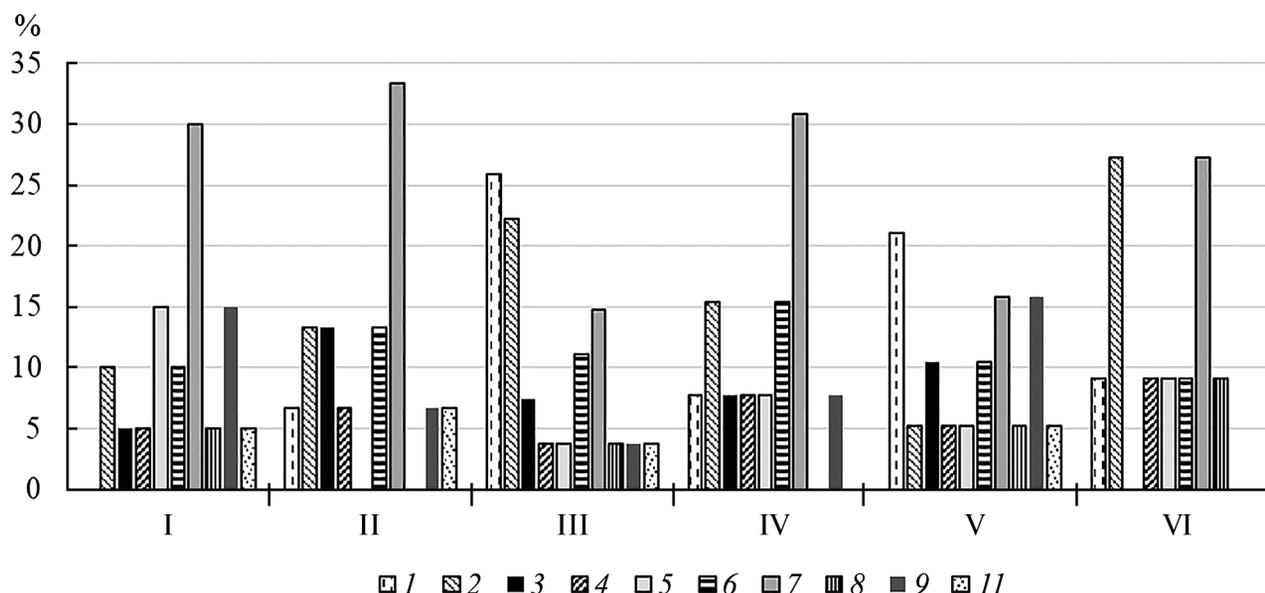


Рис. 2. Экологические группы зоопланктона бобровых прудов. 1 – свободноплавающие вертикаторы, 2 – плавающие и ползающие вертикаторы, 3 – тонкие фильтраторы, 4 – плавающие грубые фильтраторы, 5 – плавающие и прикрепляющиеся к субстрату, поверхностной пленке воды первичные, тонкие и грубые фильтраторы, 6 – плавающие первичные, тонкие и грубые фильтраторы, 7 – плавающие и ползающие вторичные фильтраторы, соскребаатели и детритофаги, 8 – ползающие, плавающие собиратели, эврифаги, 9 – плавающие активные хищники, эврифаги, 11 – плавающие активные хищники. *Группа 10 (плавающие хищники-хвататели с инкудатным типом мастакса) не была найдена в исследуемых водоемах. Обозначения типов прудов здесь и на рис. 3: I – русловые пруды на реках с высокой поймой; II – пруды на реках с низкой поймой; III – многолетние пруды; IV – нежилые пруды; V – новые пруды; VI – пруды с повторным заселением.

Отдельный кластер представляют многолетние пруды на ручьях и пруды на реках с низкой поймой, которые формируются при длительном существовании значительных разливах и подтопления больших территорий. Наибольшие отличия в составе зоопланктоценозов отмечены для русловых прудов на реках с высокой поймой. Здесь специфичность условий связана как с накоплением аллохтонного и автохтонного веществ в бобровых прудах, так и с частичным промыванием этих прудов талыми водами в период половодья.

Самые высокие средние показатели численности и биомассы зоопланктона отмечены для существующих длительное время прудов на ручьях (табл. 1). Высокие значения количественных показателей здесь достигаются за счет *Serpeda* ювенильных стадий (25% общей численности), мелких форм ветвистоусых раков (43%) и коловраток (28%). Несколько менее обильны по количественным показателям зоопланктоценозы прудов на реках с низкой поймой, где также образуются обширные водоемы, существующие в ряду лет, и преобладают ювенильные *Serpeda* (58% общей численности), представители сем. *Chydoridae* (7%) и коловратки (15%). Зоопланктон прудов на реках с высокой поймой большей частью формируется крупными *Cladocera* (32% общей чис-

ленности): *Daphnia longispina* (16%) и *Polyphemus pediculus* (16%). Следует отметить, что показатели численности и биомассы зоопланктона нежилых прудов близки по значениям к таковым на участках рек, не подверженных деятельности бобров (табл. 1).

Самые высокие индексы видового разнообразия Шеннона и выравненности по Пиелу характерны для многолетних прудов на ручьях и прудов на реках с низкой поймой (табл. 1).

Наиболее высокие индексы сапробности отмечены для нежилых прудов и прудов, которые вновь заселялись бобрами, хотя весь спектр значений этого индекса в изученных прудах характеризует β -мезосапробные условия.

В течение ряда лет нами проводились наблюдения за поселением бобров, сформировавших каскад прудов вдоль насыпи бывшей узкоколейной железной дороги. Количественные и структурные показатели сообществ зоопланктона этих прудов значительно различались (табл. 1). Так, летом 2022 г. в старом пруду (пруд на ручье многолетний) биомасса почти не отличалась от таковой первого пруда, примыкающего к старому и отделенному от него плотиной с переливом, однако численность зоопланктонов в первом

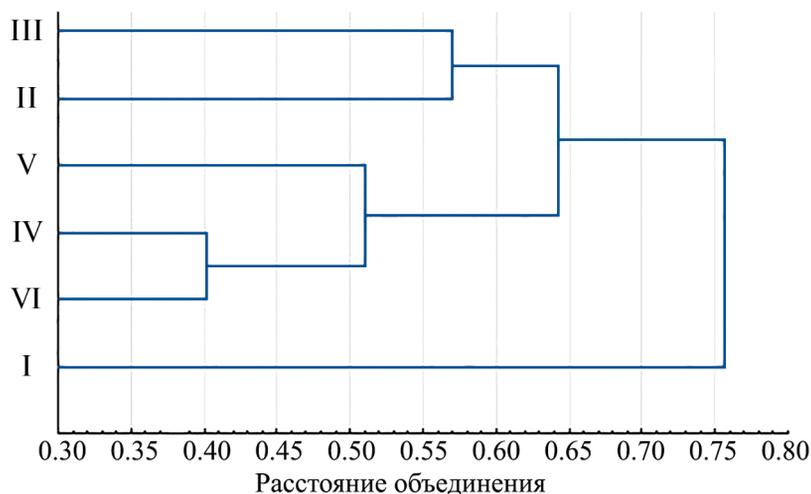


Рис. 3. Дендрограмма иерархической кластеризации видового состава зоопланктона разных бобровых прудов по индексу Серенсена.

Таблица 1. Количественные и структурные показатели зоопланктона бобровых прудов разных типов, каскада бобровых прудов и участков рек без зоогенной деятельности в июне 2022 г.

Водные объекты	N , тыс.экз./м ³	B , мг/м ³	Hn , бит/экз.	En	S
Бобровые пруды разных типов					
Русловые пруды с высокой поймой	22.0 ± 4.76	368.95 ± 67.90	1.61 ± 0.12	0.52 ± 0.03	1.76 ± 0.05
Пруды на реках с низкой поймой	65.20 ± 1.0	617.05 ± 5.02	2.64 ± 0.07	0.70 ± 0.03	1.76 ± 0.02
Пруды на ручьях многолетние	137.10 ± 27.60	990.20 ± 244.20	2.31 ± 0.15	0.76 ± 0.03	1.76 ± 0.03
Нежилые пруды	7.0 ± 0.27	26.31 ± 4.97	1.62 ± 0.06	0.63 ± 0.03	2.18 ± 0.03
Новые пруды	14.70 ± 0.99	285.20 ± 8.67	2.05 ± 0.24	0.63 ± 0.18	1.75 ± 0.02
Пруды с повторным заселением	29.0 ± 1.16	352.70 ± 26.0	2.23 ± 0.04	0.64 ± 0.01	2.04 ± 0.01
Каскад бобровых прудов					
Старый пруд	20.80 ± 3.60	273.70 ± 20.70	2.97 ± 0.12	0.78 ± 0.03	1.78 ± 0.06
Пруд 1	101.80 ± 17.0	297.60 ± 42.30	1.78 ± 0.02	0.69 ± 0.03	1.83 ± 0.03
Пруд 2	318.80 ± 46.0	2735.50 ± 444.80	2.57 ± 0.06	0.91 ± 0.02	1.64 ± 0.01
Пруд 3	34.60 ± 9.40	208.0 ± 124.40	1.86 ± 0.07	0.80 ± 0.05	1.80 ± 0.08
Новый пруд	18.30 ± 3.20	316.50 ± 29.30	2.30 ± 0.03	0.82 ± 0.15	1.78 ± 0.03
Участки рек без зоогенной деятельности					
Реки	6.86 ± 3.95	37.76 ± 22.05	1.43 ± 0.04	0.64 ± 0.04	1.73 ± 0.03

Даны среднее значение и его ошибка. N — численность зоопланктона, B — биомасса зоопланктона, Hn — индекс Шеннона, En — индекс Пиелу, S — индекс сапробности по Пантле–Букк.

пруду была выше в 4.9 раза (табл. 1). Зоопланктон старого пруда в 2022 г. был представлен большей частью веслоногими ракообразными — 48% по численности и 57% по биомассе, преобладали ювенильные *Soropoda*. На втором месте по численности находились коловратки (30%), хотя их доля в биомассе была незначительной (2%). Среди представителей ветвистоусых отмечены

Chydorus sphaericus (2% общей численности и 1% биомассы), *Flavolona costata* Sars, 1862 (10% общей численности и 12.6% биомассы), *Biapertura affinis* Leydig, 1860 (4% общей численности и 5% биомассы), *Ceriodaphnia megops* (4% общей численности и 6% биомассы), *Daphnia longispina* (5% общей численности и 3% биомассы).

Основу биомассы пруда, следующего за основным (пруд 1), составляли науплии копепода (71% численности, 91% биомассы) и коловратки (26% численности) — *Euchlanis dilatata*, *Keratella irregularis* (Lauterborn, 1898), *Trichotria truncata* (Whitelegge, 1889), *Platytias quadricornis* (Ehrenberg, 1832).

Пруд 2 ограничивался с двух сторон бобровыми плотинами, его глубина была ~1 м, что позволяло лучше прогреться водной массе. Здесь отмечены самые высокие количественные показатели (табл. 1), большую часть которых приходилось на ветвистоусых раков — 64% по численности и 89% по биомассе. Наряду с крупными *Daphnia longispina* основу биомассы составляли мелкие представители родов *Ceriodaphnia* и *Chydorus* (24, 49 и 14% соответственно). Одновременно высокой по численности оставалась доля коловраток — 28%. По типу водообмена с соседними прудами второй пруд напоминал русловой, а его сообщество — пруды при зоогенном эвтрофировании (Крылов, 2005), о чем свидетельствовало развитие крупных первичных фильтраторов — *Daphnia longispina*. В пруду 3 отмечены невысокие количественные показатели зоопланктона, близкие к старому и первому пруду. Тем не менее, здесь по численности преобладали коловратки (54%), по биомассе — ветвистоусые раки (79%). Среди Cladocera дафнии были единичны, основную биомассу составляли представители родов *Ceriodaphnia* (65%) и *Chydorus* (13%). В 2022 г. на другой стороне насыпи сформировался новый пруд, и в весенний период здесь преобладали веслоногие ювенильных стадий (77% по численности и 75% по биомассе). Также в этот период отмечены представители ветвистоусых раков — *Daphnia longispina* и *Chydorus sphaericus*. В июне–июле среди экологических групп преобладали первичные фильтраторы (76% общей численности зоопланктона) и развивались плавающие активные хищники, эврифаги (16%), плавающие

и ползающие вторичные фильтраторы, соскребатели и детритофаги (3%) и вертикаторы (5%).

Если выделять экологические группы зоопланктона по типу питания, то в каскаде прудов от нового пруда к старому идет увеличение доли в видовом богатстве вертикаторов и сокращение доли первичных фильтраторов (рис. 4).

Самое высокое значение индекса Шеннона, которое характеризует олиготрофные условия развития сообщества, отмечено для старого пруда. Значения индекса Шеннона в первом и третьем прудах соответствуют эвтрофным условиям (Андроникова, 1996), второго и нового пруда — мезотрофным. Для рассматриваемых водоемов характерна высокая выравненность зоопланктона, о чем свидетельствует индекс Пиелу (табл. 1).

Количественные показатели долго существующих прудов в ряду лет могут изменяться. Так, в период наблюдений с 2017 по 2022 гг. численность зоопланктона старого пруда находилась в пределах от 20.8 до 1653.6 тыс. экз./м³, биомасса — от 0.23 до 4.09 г/м³. Широкий диапазон значений связан с множеством факторов среды, но при этом среди таксономических групп по численности доминировали коловратки и веслоногие раки (24–85 и 1–30% соответственно). Веслоногие раки в начале лета в основном были представлены ювенильными особями, коловратки — видами *Polyarthra dolichoptera* Idelson, 1925, *Synchaeta pectinata* Ehrenberg, 1832, *Euchlanis dilatata*, *Keratella irregularis*, *Trichotria truncata* и *Platytias quadricornis*. Хотя биомасса может различаться в ряду лет, но даже при высоких ее значениях она не формируется крупными дафниями, а существует за счет представителей родов *Ceriodaphnia*, *Chydorus* и других мелких форм.

Мониторинг экологических групп зоопланктона старого пруда в ряду лет показал в большинстве случаев преобладание по численности вертикаторов (группы 1 и 2) (табл. 2).

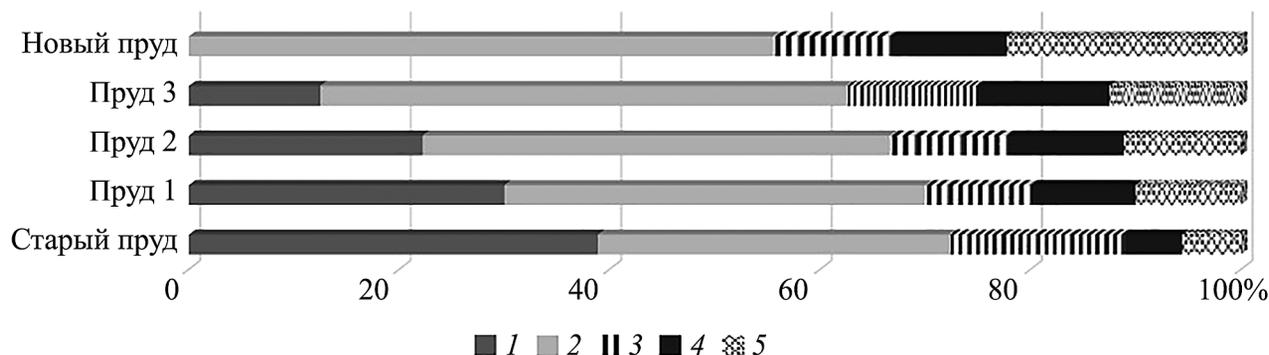


Рис. 4. Экологические группы зоопланктона каскада бобровых прудов в июне 2022 г. по типу питания. 1 — вертикаторы, 2 — первичные фильтраторы, 3 — вторичные фильтраторы, соскребаатели, детритофаги, 4 — собиратели, эврифаги, 5 — хищники.

В 2019 и 2021 гг. значительного развития по численности достигали тонкие фильтраторы (группа 3), представленные науплиями *Soropoda*. По биомассе доминирующими группами в 2017 и 2022 гг. были ползающие, плавающие собиратели, эврифаги (группа 8), в 2018 и 2019 гг. — плавающие активные хищники, эврифаги (группа 9). В 2020 и 2021 гг. по биомассе преобладали плавающие первичные, тонкие и грубые фильтраторы (группа 6), но в большей степени в эту группу входили представители рода *Ceriodaphnia* — 33 и 10.3% общей численности в 2020 и 2021 гг. соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Протекание сукцессионных процессов в зоопланктоценозах малых рек и влияние на них зоогенного фактора описано в работе А.В. Крылова (2005). Классическая сезонная зоогенная сукцессия зоопланктона на зоогенно трансформированных участках рек идет от преобладания весной ювенильных веслоногих к развитию летом крупных ветвистоусых-фильтраторов и вертикаторов, питающихся в толще воды. Этот состав сообществ во многом сохраняется и в осенний период.

В целом, за период мониторинга зоогенных водоемов нами (Сиротина, 2019; Сиротин, Сиротина, 2022) во многих случаях отмечены те же тенденции, что и другими исследователями (Крылов, Завьялов, 1998; Крылов, 2002, 2005, 2008; Завьялов и др., 2005; Rosell et al., 2005; Крылов и др., 2016; Осипов и др., 2017; Czerniawski et al., 2017; Grudzinski et al., 2022), в частности, повышение биомассы и численности зоопланктона в зоогенно трансформированных водоемах по сравнению с участками, не подверженными деятельности бобра (Сиротина, 2019). Также выявлены изменения видового состава зоопланктона (доминирование крупных кладоцер), трофической структуры,

снижение видового разнообразия (Крылов, 2005). По мнению А.В. Крылова, бобровые пруды — это экотоны, для которых характерно поддержание системы на ранней или средней сукцессионной стадии, что сопровождается, кроме увеличения количественных показателей зоопланктона, повышением доли фильтраторов и вертикаторов, питающихся в толще воды. Кроме этого, в первый год увеличивается доля организмов, способных добывать пищу с субстрата (вторичных фильтраторов, фито-, детритофагов и эврифагов, вертикаторов). По мере старения прудов доля этих экологических групп снижается, их вытесняют крупные ветвистоусые — первичные фильтраторы. Это связано с тем, что частично взвешенное и оседающее на субстрате органическое вещество выедается фильтраторами (Крылов, 2005).

Эти закономерности отмечены нами для вновь формирующихся прудов и прудов руслового типа на участках рек с высокой поймой. Здесь весенний паводок повреждает плотину, но пруд восстанавливается бобрами и функционирует в ряду лет. Паводковые воды частично промывают эти участки русла, и система поддерживается на ранних стадиях сукцессии. В таких бобровых прудах развиваются крупные *Daphnia longispina* и *Polyphemus pediculus*.

Однако для прудов на ручьях и на реках с низкой поймой характерно наибольшее видовое богатство зоопланктона, преобладание коловраток и ветвистоусых раков среди таксономических групп. Кроме ювенильных особей *Soropoda*, обычных для всех прудов, в числе доминантов находятся коловратки и мелкие ветвистоусые. В многолетних прудах на ручьях среди экологических групп наиболее распространены вертикаторы, в прудах на реках с низкой поймой — плавающие и ползающие вторичные фильтраторы, соскребаты и детритофаги, что характерно для

Таблица 2. Доли (%) экологических групп в численности (*N*) и биомассе (*B*) зоопланктона старого пруда за период исследований

Группа	2017		2018		2019		2020		2021		2022	
	<i>N</i>	<i>B</i>										
1	39.64	7.22	65.72	32.81	22.09	15.20	84.75	29.34	22.92	0.25	0.05	0.01
2	8.11	4.98	0.26	0.53	2.08	0.83	—	—	4.06	0.03	23.07	1.42
3	15.31	6.07	—	—	33.22	17.79	12.92	21.90	38.54	0.48	11.54	0.23
4	16.75	11.61	15.78	18.82	20.07	18.73	0.86	2.59	10.44	6.17	17.31	16.13
5	—	—	—	—	—	—	—	—	2.83	27.04	0.96	16.35
6	0.91	5.59	0.14	1.34	0.69	5.80	0.38	35.63	5.27	33.19	8.65	7.47
7	—	—	0.26	0.59	0.73	1.75	0.09	0.57	1.62	0.43	12.50	15.54
8	2.92	40.29	—	—	0.35	4.43	—	—	1.22	9.64	1.97	24.12
9	15.45	11.52	17.84	45.91	20.42	22.16	0.11	0.78	12.30	21.62	23.95	18.73
II	0.91	12.72	—	—	0.35	13.31	0.89	9.19	0.80	1.15	—	—

Примечание. “—” — экологические группы отсутствовали.

участков водотоков при антропогенном эвтрофировании. Возможно, это связано с накоплением взвешенного и оседающего на дно органического вещества, количество которого повышается по мере старения пруда и не вымывается в условиях паводка.

Поскольку сообщество зоопланктона, формирующееся в значительных по площади разливах, меньше подвержено влиянию паводковых вод, промывающих бобровые пруды на реках с высоким руслом, здесь зафиксированы самые высокие значения индексов Шеннона и выравнинности Пиелу. Это, очевидно, связано с формированием более зрелых сообществ зоопланктонных организмов. В многолетнем ряду наблюдений за прудами на ручьях в летний период нами также отмечено преобладание по численности коловраток и веслоногих рачков, доминирование по численности среди экологических групп вертикаторов.

Бобры могут создавать сложные экологические комплексы — каскады прудов. При этом сообщества зоопланктона даже связанных между собой прудов могут значительно различаться по своим характеристикам и находиться на разных стадиях зоогенной сукцессии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Бобровые пруды являются своеобразными рефугиумами, в которых более интенсивно развивается зоопланктон по сравнению с незарегулированными участками. В прудах разного типа формируются различающиеся по структуре и количественным характеристикам сообщества зоопланктона, наблюдаются особенности протекания сезонных и многолетних сукцессий. Во вновь формирующихся бобровых прудах и в русловых прудах с высокой поймой выявлена характерная при зоогенном эвтрофировании трансформация сообществ с развитием крупных ветвистоусых рачков. В многолетних прудах на ручьях и реках с низкой поймой развиваются мелкие ветвистоусые и коловраточный планктон, что обычно наблюдается при антропогенном эвтрофировании. Крупный разлив, существующий длительное время, уменьшает влияние зоогенного фактора и здесь происходит трансформация сообществ, сходная с процессами антропогенного эвтрофирования.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование проводилось на личные средства авторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андроникова И.Н. 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука.

Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. 1979. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных. Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 58.

Дзюбан Н.А., Кузнецова С.П. 1981. О гидробиологическом контроле качества вод по зоопланктону. Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеоздат. С. 117.

Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А. и др. 2005. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука.

Зайцев В.А., Сиротина М.В., Мурадова Л.В., Ситникова О.Н. 2018. Бобры заповедника “Кологривский лес” // Бобры в заповедниках европейской части России. Великие Луки: ООО “Великолукская типография”. С. 125.

Кривенкова И.Ф. 2018. Значение фитофильного зоопланктона для экосистемы озера Кенон // Уч. записки ЗабГУ. Т. 13. № 1. С. 60.

Крылов А.В. 2002. Влияние деятельности бобров как экологического фактора на зоопланктон малых рек // Экология. Т. 33. № 5. С. 350.

Крылов А. В. 2005. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука.

Крылов А.В. 2007. Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М.: Тов-во науч. изданий КМК.

Крылов А.В. 2008. Влияние жизнедеятельности бобров на зоопланктон предгорной реки (Монголия). Биология внутр. вод. № 1. С. 78.

Крылов А.В. 2012. Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника). М.: Тов-во науч. изданий КМК.

Крылов А.В., Завьялов Н.А. 1998. Влияние строительной деятельности бобра (*Castor fiber* L.) на развитие сообществ зоопланктона малой северной реки (р. Искра, бассейн Рыбинского водохранилища) // Бюл. Москов. общ-ва испыт. природы. Отдел биол. Т. 103. С. 3.

Крылов А.В., Цветков А.И., Малин М.И. и др. 2010. Сообщества гидробионтов и физико-химические параметры устьевой области притока равнинного водохранилища // Биология внутр. вод. № 1. С. 65.

<https://doi.org/10.1134/S1995082910010086>

Крылов А.В., Чалова И.В., Шевченко Н.С. и др. 2016. Экспериментальные исследования влияния продуктов жизнедеятельности бобров (*Castor fiber* L.) на формирование структуры зоопланктона (на примере развития двух разноразмерных видов ветвистоусых ракообразных // Сиб. экол. журн. № 4. С. 600.

Кулаков Д.В. 2018. Сезонные и межгодовые изменения зоопланктона реки Неман // Принципы экологии. № 2. С. 87.

<https://doi.org/10.15393/jl.art.2018.7582>

- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России Т. 1. 2010. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий 2. 1995. СПб.: Зоол. ин-т РАН.
- Осипов В.В., Башинский И.В., Подшивалина В.Н. 2017. О влиянии деятельности речного бобра — *Castor fiber* (Castoridae, Mammalia) на биоразнообразии экосистем малых рек лесостепной зоны // Поволжский экол. журн. № 1. С. 69. <https://doi.org/10.18500/1684-7318-2017-1-69-83>
- Подшивалина В.Н. 2021. Особенности распределения зоопланктона в зоне притоков водохранилищ средней Волги // Биология внутр. вод. № 5. С. 472. <https://doi.org/10.31857/S0320965221050156>
- Рохмистров В.Л., Наумов С.С. 1984. Физико-географические закономерности распределения речной сети Ярославского Нечерноземья. Географические аспекты рационального природопользования в Верхневолжском Нечерноземье: Межвузовский сб. науч. трудов. Ярославль: Ярослав. гос. пед. ин-т им. К.Д. Ушинского. С. 53.
- Салазкин А.А., Иванова М.Б., Огородникова В.А. 1982. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ.
- Сиротин А.Л., Сиротина М.В. 2022. Структура зоопланктона разных биотопов малых рек Кологривского кластера заповедника “Кологривский лес” // Трансформация экосистем. № 5(4). С. 112. <https://doi.org/10.23859/estr-220311>
- Сиротина М.В. 2019. Изменения структуры сообществ зоопланктона бобровых прудов под воздействием зоогенного фактора // Всерос. науч.-практ. журн. “Вода. Химия и экология”. № 7–9. С. 72.
- Ситникова О.Н., Сиротина М.В., Мурадова Л.В. 2022. Зоогенная сукцессия фитоценозов на Кологривском кластере Государственного природного заповедника “Кологривский лес” им. М.Г. Сеницына”. Экология родного края: проблемы и пути их решения: Матер. XVII Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Кн. 2. Киров: ВятГУ.
- Хорошев А.В., Немчинова А.В., Авданин В.О. 2013. Ландшафты и экологическая сеть Костромской области. Ландшафтно-географические основы проектирования экологической сети Костромской области. Кострома: “Костромской гос. ун-т”.
- Чуйков Ю.С. 2000. Материалы к кадастру планктонных беспозвоночных бассейна Волги и Северного Каспия. Коловратки (Rotatoria). Тольятти: Ин-т экологии Волжск. бассейна РАН.
- Чуйков Ю.С. 2018. Трофическая структура сообществ зоопланктона: история и некоторые итоги изучения // Астрахан. вестн. экологического образования. № 3(45). С. 175.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. 2003. Количественная гидроэкология: методы современной идентификации. Тольятти: Ин-т экологии Волжск. бассейна РАН.
- Шурганова Г.В., Макеев И.С., Кудрин И.А. и др. 2014. Современное состояние зоопланктона водотоков антропогенно нарушенных территорий г. Н. Новгорода. Экосистемы малых рек: Биоразнообразие, экология, охрана: Матер. II Всерос. (с междунар. участием) шк.-конф. Т. 2. Борок; Нижний Новгород: Филигрань. С. 413.
- Czerniawski R., Pilecka-Rapacz M. 2011. Summer zooplankton in small rivers in relation to selected conditions // Central European J. Biol. № 6(4). P. 659. <https://doi.org/10.2478/s11535-011-0024-x>
- Czerniawski R., Stugocki L., Kowalska-Górska M. 2017. Effects of beaver dams on the zooplankton assemblages in four temperate lowland streams (NW Poland) // Biologia. V. 72/4. P. 417. <https://doi.org/10.1515/biolog-2017-0047>
- Grudzinski B., Fritz K., Golden H. et al. 2022. A global review of beaver dam impacts: Stream conservation implications across biomes // Global Ecol. Cons. V. 37. P. 1. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02163>
- Kolarova N., Napiórkowski P. 2022. How do specific environmental conditions in canals affect the structure and variability of the zooplankton community? // Water. V. 14(6). <https://doi.org/10.3390/w14060979>
- Kuczyńska-Kippen N. 2020. Response of zooplankton indices to anthropogenic pressure in the catchment of field ponds // Water. № 12(3). <https://doi.org/10.3390/w12030758>
- Ould Rouis S., Mansouri H., Ould Rouis A., Bayanov N. 2022. Zooplankton community structure in the Hamiz Lake and its relationships with environmental factors // Applied Ecol. and Environ. Res. № 20(2). P. 1251. https://doi.org/10.15666/aecer/2002_12511268
- Pielou E. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections // J. Theoretical Biol. V. 13. P. 131. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(66\)90013-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90013-0)
- Rosell F., Bozser O., Collen P., Parker H. 2005. Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems // Mammal Rev. V. 35. № 3–4. P. 248. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2005.00067.x>
- Ruttner-Kolisko A. 1976. Proposed formula for calculating body volume of planktonic rotifers. A review of some problems in zooplankton production studies // J. Zool. V. 24. P. 419.
- Shannon C.E., Weaver W. 1963. The mathematical theory of communication. Urbana: University of Illinois Press.
- Sládeček V. 1973. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol. V. 7. Beiheft. P. 1.
- Sörensen T. 1948. Method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content // Biol. krifter. Bd V. 4. Copenhagen: Videnskabernes Selskab Royal Academy. P. 1.

Structure of Zooplanktocenoses of Water Bodies of Zoogenic Origin of Different Types in a Specially Protected Natural Territory

A. L. Sirotin^{1,*}, M. V. Sirotina^{1,2}

¹*Kostroma State University, Kostroma, Russia*

²*“Kologrivsky Les” State Natural Reserve named after M.G. Sinitsyn, Kologriv, Russia*

**e-mail: lasirotin@gmail.com*

The features of the structure of zooplankton in beaver ponds and the course of successions in zooplanktocenoses have been studied in the territory of State Natural Reserve “Kologrivsky Les” named after M.G. Sinitsyn. Ponds are divided into groups according to the nature of the watercourse on which they are formed, the height of the floodplain, and the duration of existence. The seasonal succession of zooplankton for all types of ponds begins with the predominance of juvenile stages of Copepoda. In the summer, in newly formed ponds and ponds on rivers with high floodplains, a typical zoogenic transformation of communities is observed occurs with the development of large Cladocera. In long-term ponds on streams and rivers with low floodplains, the dominance of Rotifera and small Cladocera, characteristic of anthropogenic eutrophication, and the highest average values of abundance and biomass, indices of species diversity and evenness were noted.

Keywords: zooplankton, beaver ponds, small rivers, Kologrivsky Les Natural Reserve, succession