

Зоопланктон, зообентос, зооперифитон

УДК 574.52; 574.583

ЗООПЛАНКТОН РАЗНОТИПНЫХ БОБРОВЫХ ПРУДОВ ЗАПОВЕДНОЙ ТЕРРИТОРИИ КОСТРОМСКОГО ЗАВОЛЖЬЯ

А. Л. Сиротин^{1, *}, А. В. Крылов², М. В. Сиротина^{1, 3},

¹ФГБОУ ВО Костромской государственной университет

156005 г. Кострома, ул. Дзержинского, д. 17/11, e-mail: *lasirotin@yandex.ru

²Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н

³ФГБУ Государственный природный заповедник “Кологривский лес” им. М.Г. Сеницына,

157440 Костромская область, г. Кологрив, ул. Некрасова, д. 48

Поступила в редакцию 27.08.2025

В работе рассматриваются особенности структуры сообществ гидробионтов малых водотоков Государственного природного заповедника “Кологривский лес” им. М.Г. Сеницына (Костромское Заволжье) в условиях зарегулирования стока евразийским бобром в отсутствие прямого антропогенного воздействия. Приведено сравнение абиотических условий и основных характеристик зоопланктонных сообществ на проточных и зарегулированных бобрами участках. Показано, что в зоогенно трансформированных условиях по сравнению с проточными участками меньше прозрачность воды, рН и удельная электропроводность, выше температура и БПК₅. Зоопланктон в условиях зарегулирования стока бобрами характеризуется увеличением видового богатства, числа видов в пробе, численности, биомассы, индексов видового разнообразия Шеннона и сапробности, более низкими значениями индекса Пиелу. Приведена оригинальная классификация бобровых прудов, основанная на морфологических особенностях поймы водотоков, величине разлива, времени существования прудов и длительности проживания бобровых семей. Проанализированы абиотические характеристики каждого типа прудов и особенности развития сообществ зоопланктона. На основании качественного состава, количественных характеристик, соотношения таксономических и экологических групп планктонных беспозвоночных выделены два диаметрально различающихся типа бобровых прудов — пруды на участках рек с высокой поймой и многолетние пруды на ручьях. В прудах на участках рек с высокой поймой структура сообществ зоопланктона отличается типичными чертами, характерными для последствий зоогенного эвтрофирования, в многолетних прудах на ручьях — антропогенного. В прудах остальных типов наблюдаются модификации организации сообществ при зоогенном влиянии.

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

DOI: 10.47021/0320-3557-2025-7-30

ВВЕДЕНИЕ

Речной (евразийский) бобр (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) на территории Европейской части России является видом-реинтродуцентом. Ранее весьма многочисленный и широко распространенный вид к XVII—середине XVIII вв. почти повсеместно исчез под воздействием антропогенного фактора. К концу XIX в. на территории Евразии сохранялось только 11 изолированных друг от друга аборигенных популяций [Завьялов и др., 2018 (Zavyalov et al., 2018)]. В 1930-е годы началась реинтродукция бобров на территории России в экосистемы, где эти животные отсутствовали более 100 лет и где были полностью утеряны следы их деятельности [Жарков, Соколов, 1967 (Zharkov, Sokolov et al., 1967); Жарков, 1969 (Zharkov, 1969)]. Бобры, вновь внедряясь в экосистемы, заново реконструировали территории и значительно изменяли ход сукцессионных процессов в поймах заселяемых ими рек. В настоящее время множество малых рек на территории Европейской

части России заселены бобрами. Реинтродукция бобра в Костромскую область произошла в середине XX в., где он широко распространился по рекам и ручьям, постепенно заняв почти все пригодные местообитания [Зайцев и др., 2018 (Zaitsev et al., 2018)].

Строительная и трофическая деятельность бобров оказывает значительное влияние на речные биоценозы. Перегораживая плотинами речные русла, бобры замедляют скорость течения воды, а привнесение строительных и кормовых материалов, выделение в воду продуктов жизнедеятельности способствует повышению трофического статуса зарегулированных участков [Крылов, 1995, 1997, 2005, 2012 (Krylov, 1995, 1997, 2005, 2012); Krylov, 2002, 2008; Крылов, Завьялов, 1996, 1998 (Krylov, Zavyalov, 1996, 1998); Rosell et al., 2005; Крылов и др., 2016 (Krylov et al., 2016); Осипов и др., 2017 (Osipov et al., 2017); Czerniawski et al., 2017, Grudzinski et al., 2022].

Сообщество зоопланктона быстро реагирует на изменение условий среды, благодаря чему успешно используется в качестве биологического индикатора экологического состояния водных объектов и для выявления особенностей влияния разнообразных факторов [Андроникова, 1996 (Andronikova, 1996); Иванова, Телеш, 1996 (Ivanova, Telesh, 1996); Кренева и др., 2005 (Kreneva et al., 2005); Крылов, 2005 (Krylov, 2005); Карташева, 2008 (Kartasheva, 2008); Кудрин и др., 2013 (Kudrin et al., 2013); Ильин и др., 2014 (Ilyin et al., 2014); Кадочников и др., 2014 (Kadochnikov et al., 2014); Макеев, Гаврилко, 2014 (Makeev, Gavrilko, 2014); Голубева и др., 2016 (Golubeva et al., 2016); Шурганова и др., 2017 (Shurganova et al., 2017); Lobunicheva et al., 2023; Sirotina et al., 2023].

Воздействию жизнедеятельности бобров на зоопланктон малых водотоков посвящен значительный ряд работ, в ходе проведения которых выявлены специфические черты структурной организации сообществ по сравнению с проточными участками, включая антропогенно эвтрофированные, а также зарегулированные человеком [Крылов, 2005 (Krylov, 2005); Krylov, 2002, 2008; Крылов и др., 2016 (Krylov et al., 2016); Осипов и др., 2017 (Osipov et al., 2017); Зайцев и др., 2018 (Zaitsev et al.,

2018); Czerniawski et al., 2017; Сиротина, 2019 (Sirotina, 2019); Grudzinski et al., 2022]. Однако изучение зоопланктона зарегулированных бобрами участков малых водотоков сохраняет свою актуальность, что связано с многообразием гидролого-морфологических и гидрохимических параметров рек и ручьев в разных природных зонах и ландшафтах, а также разной степенью и сроками их преобразования бобрами. Все это может определять особенности трансформации сообществ в условиях зоогенного воздействия. В частности, многие малые водотоки на территории Костромской области в настоящее время представляют собой каскады фрагментированных бобрами участков, не имеющих течения, и только при ярко выраженном половодье водотоки могут функционировать в проточном режиме. Зачастую течение обнаруживается только в верховьях, где его замедление может быть вызвано завалами древесных стволов с намывами грунта, перегораживающих русло водотоков. Кроме этого, на ряде водотоков зарегистрированы бобровые пруды возрастом более 10 лет.

Цель работы — выявление особенностей структуры зоопланктонных сообществ бобровых прудов, различающихся по времени существования, заселенности бобрами и морфометрии речной поймы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на территории Государственного природного заповедника “Кологривский лес” им. М.Г. Сеницына летом 2022–2024 гг. [Сиротин, Сиротина, 2024 (Sirotin, Sirotina, 2024); Sirotin, Sirotina, 2022, 2024]. Пробы зоопланктона отбирали на зарегулированных бобрами и проточных участках рек. Всего обследовано 59 разнотипных бобровых прудов, расположенных на малых реках Лондушка, Сеха, Понга, Ломенга, Черная, Талица, Нелка, Вонюх, Иваньчиха, Кастово, Прянга и двух безымянных ручьях (рис. 1). В ходе исследований проведено сравнение всего комплекса разнотипных бобровых прудов с фоновыми проточными быстротекущими участками, расположенными на тех же реках, что и зарегулированные. Выбор проточных участков основывался на их расположении выше бобровых плотин, где сохраняется высокая (>0.2 м/с) скорость течения реки, отсутствуют завалы, перегораживающие русло. Всего было исследовано 6 фоновых участков.

Бобровые пруды были разделены на 6 категорий в соответствии с высотой русла реки, временем существования прудов и текущей заселенностью бобрами, т.к. такие факторы, как ширина разлива, продолжительность зоогенного

воздействия и наличие бобров на территории пруда, оказывают прямое влияние на абиотические характеристики среды и зоопланктонное сообщество.

Для исследованных водотоков выделены категории зарегулированных участков:

I. Длительно существующие бобровые пруды на участках рек с высокой поймой — пруды руслового типа. Наблюдается замедление скорости течения реки, но вода может двигаться, переливаясь через бобровую плотину, просачиваясь через тело плотины, вытекая в случаях повреждения плотины. Весенний паводок, как правило, повреждает плотину, но пруд восстанавливается бобрами и функционирует в ряду лет (от 2 до 10 лет).

II. Длительно существующие бобровые пруды на участках рек с низкой поймой. При запруживании реки затапливается прилегающая территория с образованием крупного пруда. Весенний паводок может частично разрушать плотину, а вода переливаться через нее, но из-за большого разлива имеются значительные участки со стоячей водой. Бобры после паводка восстанавливают пруд, и он функционирует в ряду лет (от 2 до 10 лет).



Рис. 1. Исследованные бобровые пруды на территории Мантуровского и Кологривского кластеров заповедника.

Fig. 1. The studied beaver ponds on the territory of the Manturovsky and Kologrivsky clusters of the reserve.

III. Многолетние бобровые пруды. Образуются при перегораживании ручьев с узкой и низкой поймой в результате чего разлив может достигать больших площадей (≥ 5 га). Вода стоячая, часто обильно развиваются заросли макрофитов. Бобры могут перемещать кормовые площадки, хатки и полухатки вдоль акватории пруда, при этом ежегодно поддерживают плотины, что позволяет существовать пруду более 10 лет.

IV. Нежилые бобровые пруды. Имеют зоогенное происхождение и существуют длительный период времени в виде разливов рек с низкой поймой и ручьев, оставлены бобрами.

V. Новые бобровые пруды. Образуются впервые на участках рек с высокой или низкой поймой, а также ручьях при постройке бобрами плотины в новом месте. Их изучали в год постройки плотины и образования пруда.

VI. Пруды с повторным заселением. В некоторых случаях происходит повторное заселение покинутого бобрами пруда на участках рек с низкой поймой. Это возможно в случае гибели бобровой семьи и перемещения других бобров на освободившуюся территорию из соседнего поселения.

Всего отобрано и обработано 352 количественные и 78 качественных проб. Количественные пробы отбирали путем процеживания 50–150 л воды через планктонную сеть Джеди (диаметр входного отверстия 18 см, размер ячеек 64 мкм) с помощью мерного ведра (10 л). Качественные пробы отбирали путем многократного протягивания сети через толщу воды.

Отобранные пробы фиксировали на месте 40%-ным формалином, доводя концентрацию до 4%.

Одновременно с отбором проб проводили гидрологические исследования прудов по общепринятым методикам [Давыдов и др., 1973 (Davydov et al., 1973)]. Глубину определяли мерной рейкой (3 м), прозрачность воды — диском Секки, скорость течения воды — поплавочным методом, количество растворенного кислорода и температуру воды — амперметрическим датчиком с термоэлектрическим преобразователем ДКТП–02 и комбинированным анализатором жидкости Эксперт — 001–2.0.1., электропроводность — кондуктометром “Эксперт–002” 2–6п с погружным датчиком УЭП–П–С, водородный показатель среды — рН-метром HI 98127 рНer4 (Hanna Instruments HI 98127 рНer4). Для оценки качества воды также использовано биохимическое потребление кислорода (БПК₅) [Драчев, 1964 (Drachev, 1964); Петин и др., 2006 (Petin, 2006)].

Камеральную обработку проб зоопланктона проводили по общепринятым методикам [Салазкин и др., 1982 (Salazkin et al., 1982)]. В зависимости от концентрации организмов, пробы разбирали целиком или путем разбавления осадка до 100–200 мл и отбора штемпель-пипеткой 5 мл с последующим анализом в камере Богорова под бинокулярным микроскопом. Подсчет редких и крупных видов проводился путем просмотра всей пробы. Для определения видовой принадлежности использовали тринокулярный микроскоп Микромед 2 вар. 3–20 inf

с цифровой камерой TouPCam 3/1 MP. Виды идентифицировали с помощью ряда определителей и руководств [Боруцкий, 1960 (Borutsky, 1960); Кутикова, 1970 (Kutikova, 1970); Определитель зоопланктона..., 2010 (Opredelitel zooplanktona..., 2010); Коровчинский и др., 2021 (Korovchinsky et al., 2021)]. Экологические группы зоопланктона по типу питания и передвижения выделяли на основе ряда классификаций [Чуйков, 1981, 2000, 2018 (Chuikov, 1981, 2000, 2018); Крылов, 2005 (Krylov, 2005); Кривенкова, 2018 (Krivenkova, 2018); Гаврилко и др., 2020 (Gavrilkov et al., 2020)].

Расчет индивидуальной массы ракообразных и коловраток выполнен на основе уравнений зависимости этого показателя от длины тела организма [Балушкина, Винберг, 1979 (Balushkina, Vinberg, 1979); Ruttner-Kolisko, 1976]. Видовую структуру сообществ зоопланктона оценивали по индексу доминирования Палля-Ковнацки [Шитиков и др., 2003 (Shitikov et al., 2003)], сходство видового состава — по индексу Серенсена [Шитиков и др., 2003 (Shitikov et al., 2003); Sørensen, 1948], видовое разнообразие — по индексу Шеннона (H) [Margalef, 1958; Shannon, Weaver, 1963], выравненность сообществ — по индексу Пиелу (E)

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Отмечены статистически значимые различия ($p \leq 0.05$) всех исследованных абиотических параметров воды между фоновыми и зарегулированными участками, кроме глубины (рис. 2, 3). Так, зарегулированные участки отличались меньшей глубиной (рис. 2а) и прозрачностью (рис. 2б), чем фоновые, что связано с накоплением взвеси из органических и неорганических веществ в бобровых прудах, в то время как на проточных участках взвесь уносила течением.

Температура воды зарегулированных участков была выше фоновых (рис. 2с). Бобровые пруды прогреваются лучше за счет отсутствия течения, большей площади поверхности воды и меньшего затенения прибрежной древесной растительностью.

Медианные значения водородного показателя воды как фоновых, так и зарегулированных участков соответствуют нейтральной среде, но стоит отметить, что рН воды в бобровых прудах смещается в более кислую сторону, и в некоторых случаях значения достигают слабодиссоциированной реакции (рис. 2д). Подкисление вод зарегулированных участков напрямую связано с отсутствием течения и недостаточным вымыванием органического вещества во время половодья. Накопленные в бобровых прудах донные отложения и разлагающиеся растительные

[Pielou, 1966]. Оценку степени органического загрязнения проводили по индексу сапробности (S) Пантле-Букка в модификации Сладечека [Sládeček, 1973; Дзюбан, Кузнецова, 1981 (Dzyuban, Kuznetsova, 1981)].

Статистический анализ в программах Statistica 12 и Excel включал выявление непараметрической природы полученных данных при помощи критериев Шапиро-Уилка и Колмогорова-Смирнова [Кобзарь, 2006 (Kobzar, 2006)], определение статистической значимости различий по критериям Манна-Уитни [Wilcoxon, 1945; Mann, Whitney, 1947] и Краскела-Уоллиса [Kruskal, Wallis, 1952]. При построении дендрограмм сходства видового состава зоопланктона использован метод полной связи (Complete linkage) [Spath, 1980], в качестве метрики — Евклидово расстояние. Вычисление меры расстояния (Linkage distance) основано на индексе Серенсена [Ивантер, Коросов, 2011 (Ivanter, Korosov, 2011)]. Оценку корреляционных связей факторов и характеристик зоопланктона проводили методом главных компонент (principal component analysis, PCA) [Gorban et al., 2007], редукцию данных — при помощи критерия отсеивания [Cattell, 1966].

остатки ведут к образованию гуминовых кислот, что смещает водородный показатель.

Удельная электропроводность воды бобровых прудов ниже величин на фоновых участках, что может быть связано уменьшением влияния грунтовых вод в бобровых прудах вследствие увеличения объема водных масс, а также со смещением рН в кислую сторону (рис. 3а).

Значения БПК₅ на зарегулированных бобрами участках выше, чем на проточных, что связано с активным расходом кислорода в прудах на дыхательные процессы гидробионтов, а также на окисление большой массы накопленной органики (рис. 3б). Медианные значения показателя БПК₅ характеризовали фоновые воды как умеренно загрязненные, а зарегулированные — как загрязненные [Драчев, 1964 (Drachev, 1964)].

Все показатели зоопланктона имели также статистически значимые различия ($p \leq 0.05$) между проточными и зарегулированными бобрами участками, кроме средней индивидуальной массы зоопланктонов (рис. 4, 5). Медианные значения количественных показателей зоопланктона в бобровых прудах были выше, чем на фоновых участках: удельное видовое богатство на 5 видов, численность в 20 раз, биомасса — в 200 раз (рис. 4а, с, d). Повышение видового богатства, численности

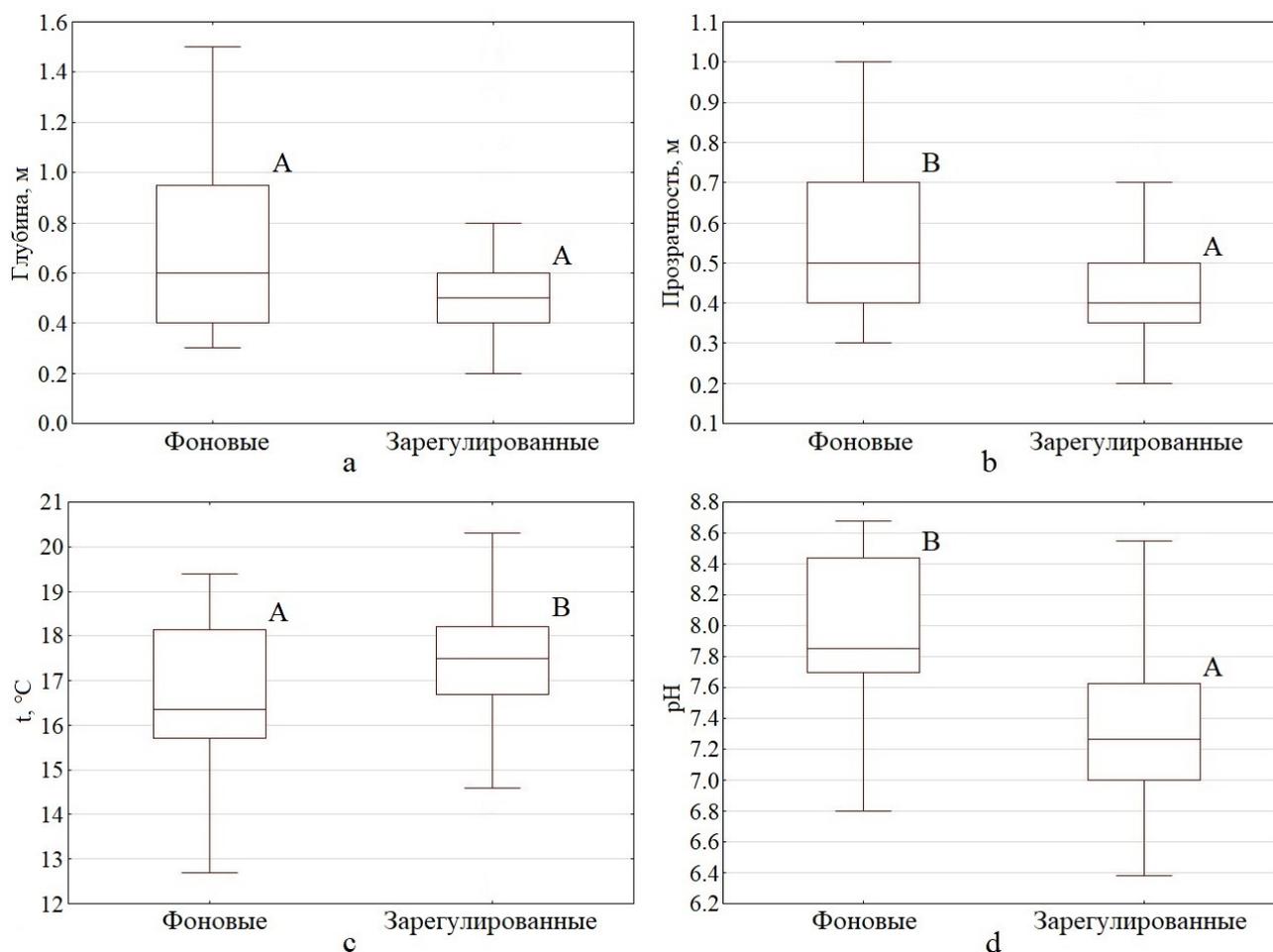


Рис. 2. Глубина (а), прозрачность (б), температура воды (с) и водородный показатель (д) фоновых и зарегулированных участков. Здесь и далее: Диаграммы ящиков представляют 0.25 и 0.75 квантили, полоса — медиана, усы — диапазон минимального и максимального значений; показатели, обозначенные одинаковыми буквами, статистически значимо не различаются.

Fig. 2. Depth (a), transparency (b), water temperature (c) and pH (d) of background and regulated sections of rivers. Here and below: Box plots represent 0.25 and 0.75 quantiles, band is median, whiskers are range of minimum and maximum values; indicators denoted by the same letters are not statistically significantly different.

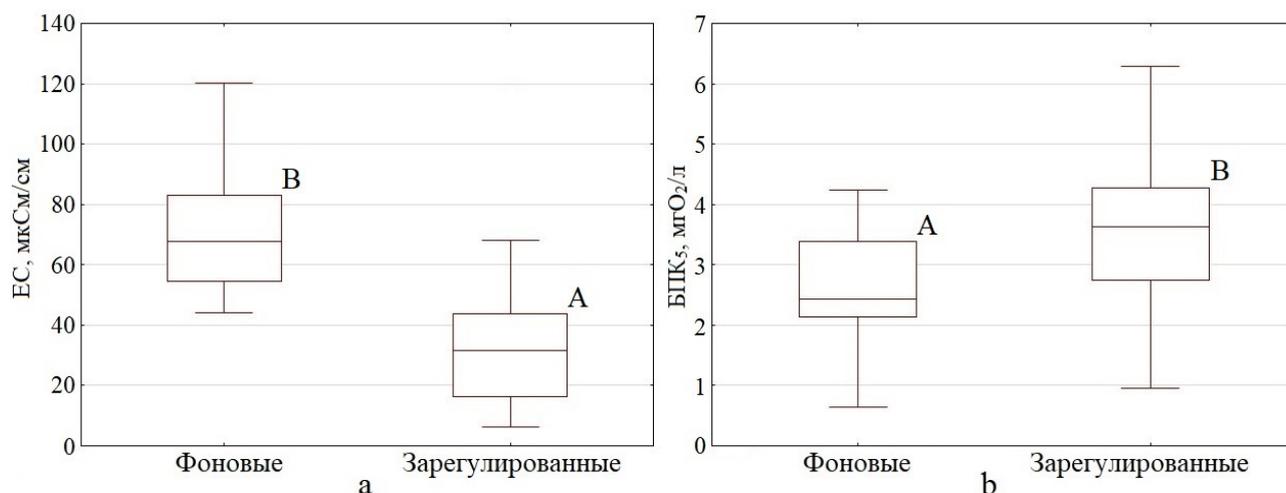


Рис. 3. Удельная электропроводность воды (а) и биохимическое потребление кислорода (б) в воде фоновых и зарегулированных участков.

Fig. 3. Specific electrical conductivity of water (a) and biochemical oxygen demand (b) of background and regulated sections of rivers.

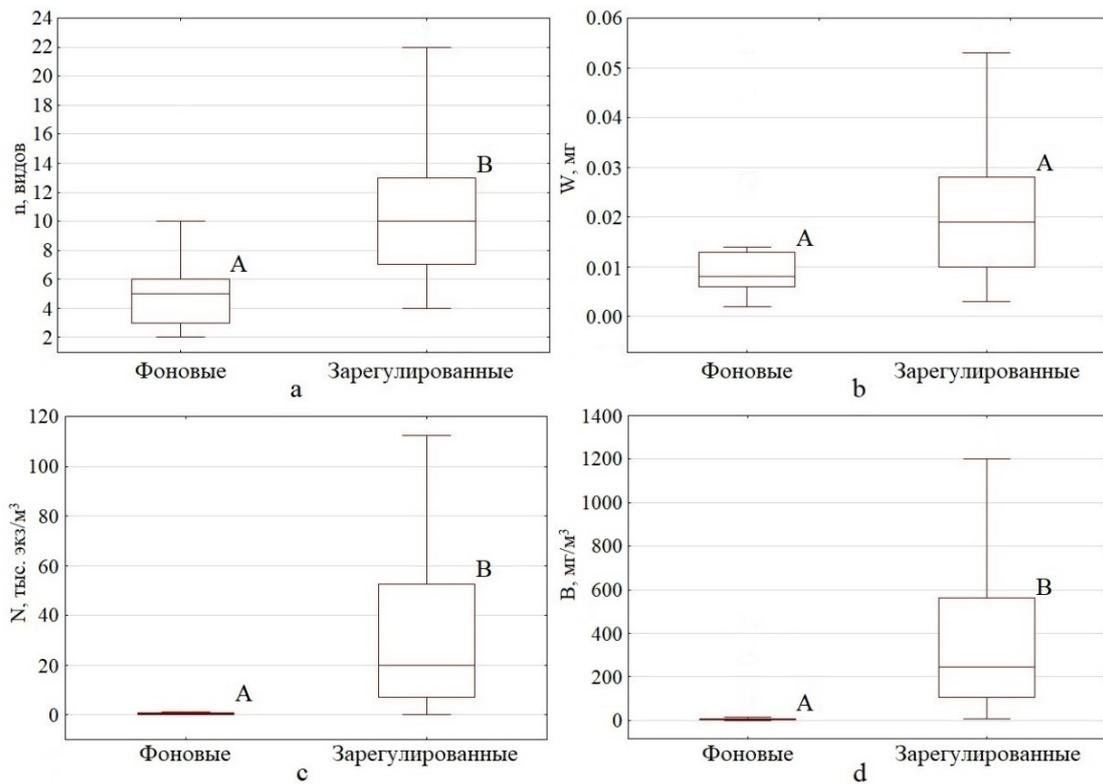


Рис. 4. Удельное видовое богатство (а), средняя индивидуальная масса (б), численность (с) и биомасса зоопланктона (д) фоновых и зарегулированных участков.

Fig. 4. Specific species richness (a), average individual mass (b), abundance (c) and biomass of zooplankton (d) in background and regulated sections of rivers.

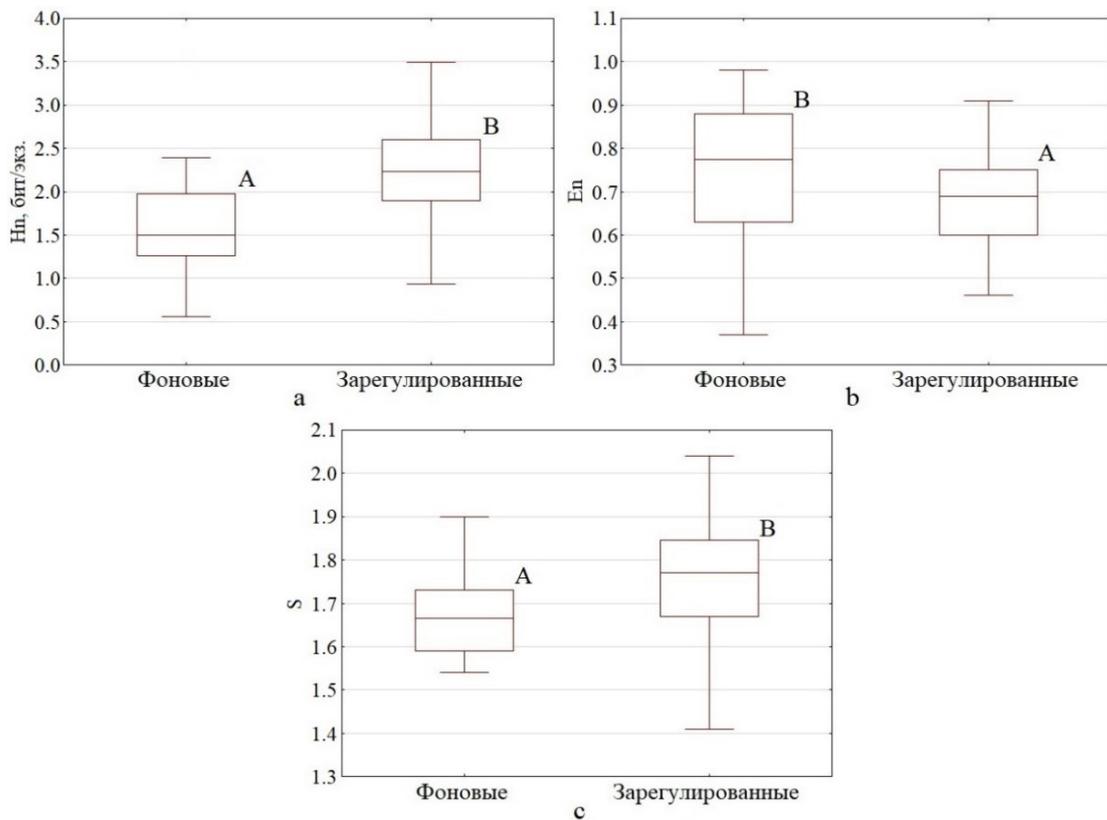


Рис. 5. Индекс видового разнообразия Шеннона (а), выравненности Пielou (б) и сапробности (с) фоновых и зарегулированных участков.

Fig. 5. Shannon's index of species diversity (a), Pielou's evenness (b) and saprobity (c) of background and regulated sections of rivers.

и биомассы зоопланктона связано с созданием в бобровых прудах более благоприятных условий вследствие снижения режима проточности, обогащения кормовой базы и лучшего прогрева воды.

В бобровых прудах отмечены более высокие значения индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера, но меньшие значения индекса выравненности Пиелу (рис. 5а, б). Повышение разнообразия также связано с созданием более благоприятных условий для зоопланктона на зарегулированных участках, а снижение выравненности сообществ с тем, что в бобровых прудах возрастает степень доминирования одного вида.

Медианные значения индекса сапробности Пантле-Букка характеризуют воды и фоновых, и зарегулированных бобрами участков как β -мезосапробные (рис. 5с). Стоит отметить, что в бобровых прудах индекс сапробности статистически значимо выше ($p \leq 0.05$), чем на проточных участках, вследствие большей аккумуляции разлагающихся органических веществ.

Таким образом, результаты исследований показали значительные различия между проточными и зарегулированными участками малых водотоков по комплексу абиотических факторов и характеристик сообществ зоопланктона.

Однако важным остается вопрос о характеристиках бобровых прудов, различающихся по ширине разлива, продолжительности зоогенного воздействия и наличию бобров.

Выявлено, что выделенные типы бобровых прудов имели ряд различий по набору исследованных абиотических параметров. Так, наибольшей глубиной отличались пруды на участках рек с высокой поймой и многолетние пруды на ручьях с узкой и низкой поймой (рис. 6а). Наименьшая глубина характерна для прудов на участках рек с низкой поймой возрастом до 10 лет и повторно заселенных прудов.

Прозрачность воды наиболее сильно варьировала в многолетних прудах на ручьях (от 0.2 до 1.1 м), но в целом за весь период исследований статистически значимых различий между разнотипными бобровыми прудами не выявлено (рис. 6б). Температура воды между разнотипными бобровыми прудами также не имела статистически значимых различий (рис. 6с). Однако стоит отметить, что наиболее теплыми водами характеризовались многолетние пруды на ручьях, что может быть связано с лучшим прогреванием значительных открытых пространств, занятых разливом и незатененных пологом леса. Наиболее низкими медианными значениями температуры воды характеризовались пруды на участках рек с низкой

поймой. Для прудов на участках рек с высокой поймой характерно существенное варьирование — от 11.9 до 22.8°C, что может быть связано с разнообразными локальными условиями, в том числе выходами грунтовых вод и наличием или отсутствием затенения зеркала воды кронами деревьев. Медианные значения водородного показателя воды для всех типов бобровых прудов колеблются в пределах нейтральных вод (рис. 6д). Значения рН воды в многолетних прудах на ручьях статистически значимо ($p \leq 0.05$) меньше, чем в других типах прудов, кроме зарегулированных бобрами участков рек с низкой поймой. Смещение величины рН в кислую сторону указывает на активные окислительные процессы, происходящие в многолетних прудах за счет накопления большого количества органики на протяжении более 10 лет и отсутствием полноценного промывания тальными водами вследствие большой площади разлива. Наибольшие значения рН отмечены в нежилых и новых бобровых прудах, что, скорее всего, связано с отсутствием или непродолжительной деятельностью бобров, а также вымыванием органики через разрушенную плотину. Кроме этого, высокие значения рН воды зарегистрированы в прудах на участках рек с высокой поймой, что определяется разрушением плотин и активным вымыванием органики в периоды половодья. В целом важно отметить, что по мере длительности воздействия зоогенного фактора и величины разлива пруда идет снижение водородного показателя воды и смещение его в более кислую сторону.

Удельная электропроводность воды многолетних прудов на ручьях статистически значимо ($p \leq 0.05$) ниже, чем на прудах других типов, кроме повторно заселенных бобрами участков (рис. 7а). Это может быть связано с уменьшением влияния грунтовых вод вследствие увеличения площадей разлива и, соответственно, объема водных масс, а также их глубины. Для прудов на участках рек с высокой и низкой поймой характерен значительный разброс величин электропроводности по сравнению с нежилыми прудами, что может быть связано с разной степенью вымывания органики и различных аллювиальных наносов в заселенных бобрами прудах в зависимости от величины плотины и размера бобровой семьи. В нежилых прудах степень вымывания органики в меньшей степени зависит от плотины, т.к. основная ее часть зачастую уже разрушена, хотя и может оставаться подводное основание плотины, которое снижает скорость течения.

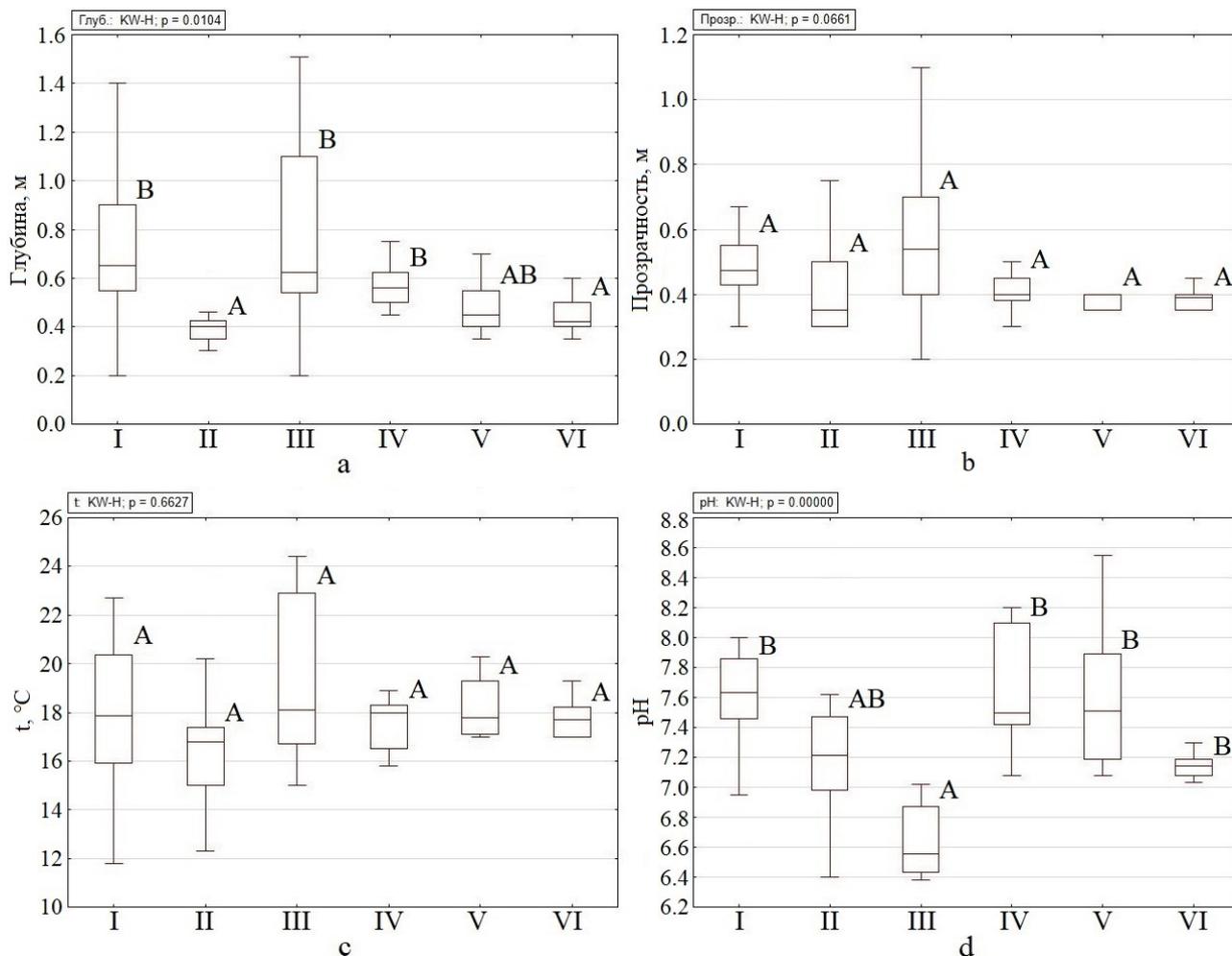


Рис. 6. Глубина (а), прозрачность (б), температура (с) и водородный показатель (д) воды разнотипных бобровых прудов. Здесь и далее: I — бобровые пруды на участках рек с высокой поймой; II — бобровые пруды на участках рек с низкой поймой; III — многолетние бобровые пруды на ручьях с узкой и низкой поймой; IV — незилые бобровые пруды; V — новые бобровые пруды; VI — повторно заселенные пруды.

Fig. 6. Depth (a), transparency (b), water temperature (c) and pH (d) of different types of beaver ponds. Here and below: I — beaver ponds on sections of rivers with high floodplains; II — beaver ponds on sections of rivers with low floodplains; III — perennial beaver ponds; IV — uninhabited beaver ponds; V — new beaver ponds; VI — ponds with repeated colonization.

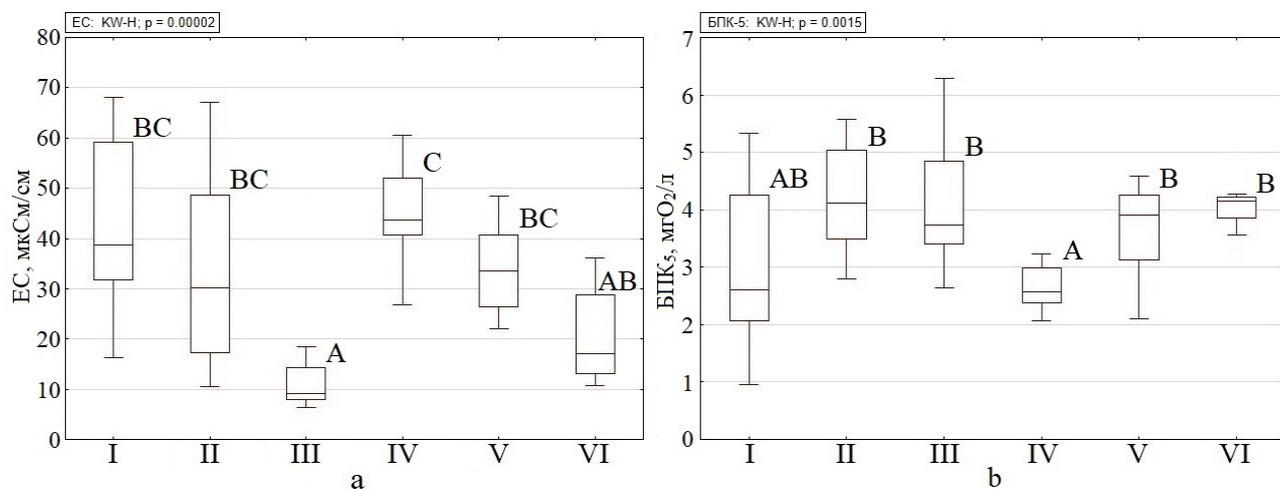


Рис. 7. Удельная электропроводность воды (а) и биохимическое потребление кислорода (б) разнотипных бобровых прудов.

Fig. 7. Specific conductivity of water (a) and biochemical oxygen demand (b) of different types of beaver ponds.

Наибольших значений БПК₅ достигало в многолетних бобровых прудах на ручьях, что мы связываем с большим количеством накопленной органики (рис. 7b). Величины БПК₅ характеризовали многолетние пруды на ручьях в диапазоне от умеренно загрязненных до грязных. В нежилых прудах величины БПК₅ статистически значимо ($p \leq 0.05$) меньше, чем в других типах прудов, кроме прудов на участках рек с высокой поймой. Снижение БПК₅ в прудах на участках рек с высокой поймой может быть связано с вымыванием органики во время половодья, а в нежилых прудах — с отсутствием здесь активной деятельности бобров. Нежилые пруды по величинам БПК₅ относятся к категориям от умеренно загрязненных до загрязненных, а пруды на участках рек с высокой поймой — от очень чистых до грязных.

В составе зоопланктона разнотипных бобровых прудов исследованных водотоков выявлено 59 видов, из них к надотряду Cladocera относится 21 вид (35.6%), к классу Copepoda — 14 (23.7%), к типу Rotifera — 24 (40.7%). Наибольшее количество видов беспозвоночных

отмечено в многолетних прудах на ручьях, что в 1.5–2.4 раза выше, чем в других типах прудов (рис. 8). Среди таксономических групп в многолетних прудах преобладали коловратки — 19 видов, в то время как в прудах других типов их обнаружено всего от 3 до 5 видов. Кроме этого, в многолетних прудах выявлено наибольшее количество видов Cladocera (18 видов), что в 1.4–2 раза выше, чем в остальных типах прудов. Наименьшее количество видов зоопланктона обнаружено в новых бобровых прудах. Одновременно в прудах этого типа и в повторно заселенных прудах отмечено минимальное количество видов Rotifera. Максимальным видовым богатством Copepoda отличались сообщества прудов на участках рек с высокой поймой, минимальным — нежилые и новые бобровые пруды. В целом важно отметить, что в длительно существующих многолетних бобровых прудах формируются наиболее благоприятные условия для развития большего числа видов зоопланктона, чем в прудах с меньшим временем влияния бобра.

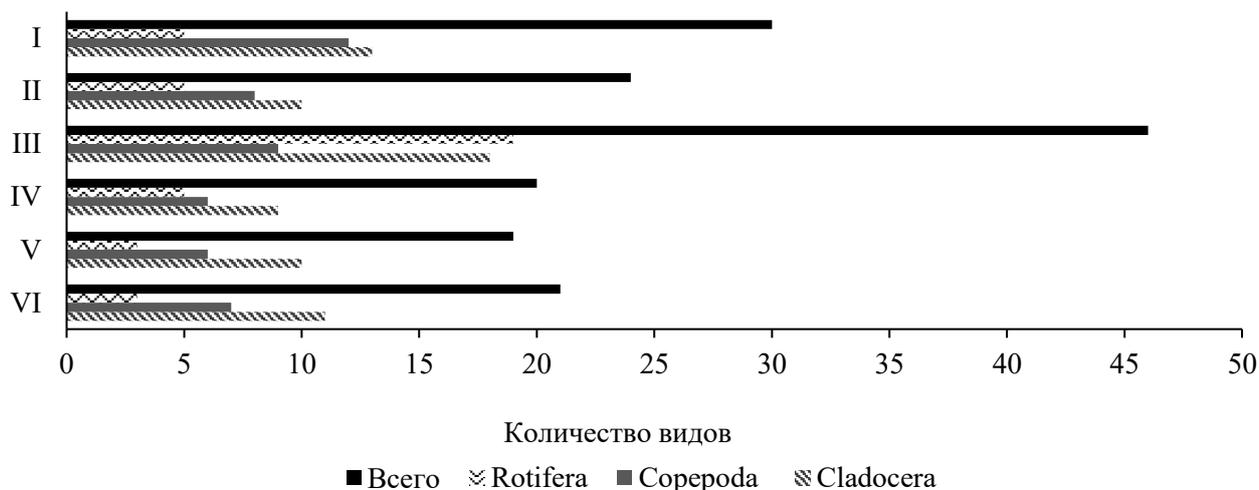


Рис. 8. Видовое богатство зоопланктона разнотипных бобровых прудов.

Fig. 8. Species richness of zooplankton in different types of beaver ponds.

Наиболее высокими значениями удельного видового богатства также характеризовался зоопланктон многолетних бобровых прудов на ручьях, в нежилых прудах число видов в пробе статистически значимо ($p \leq 0.05$) ниже (рис. 9).

На всех типах зарегулированных участков в составе доминантного комплекса зоопланктона отмечены ювенильные и взрослые Copepoda. Основные различия между разными типами зарегулированных участков водотоков состоят в наборе видов среди Cladocera и Rotifera в составе доминантов и субдоминантов, а также в их количестве. Так, в русловых прудах на участках

рек с высокой поймой в составе доминантов и субдоминантов выделены крупные ветвистосусые ракообразные (*Polyphemus pediculus* (Linnaeus, 1761) ($D = 10.09-90.15$), *Eurycercus lamellatus* (O.F. Müller, 1776) ($D = 3.63-27.15$), *Daphnia longispina* (O.F. Müller, 1776) ($D = 7.12-15.29$)), что характерно для сообществ бобровых прудов в условиях зоогенного эвтрофирования [Крылов, 2005 (Krylov, 2005)].

В прудах на участках рек с низкой поймой в составе доминантов и субдоминантов также отмечены крупные Cladocera (*Polyphemus pediculus* ($D = 11.37-27.15$), *Eurycercus lamellatus*

($D = 4.10\text{--}13.68$), *Daphnia longispina* ($D = 7.53\text{--}16.27$)). Однако, если в прудах на реках с высокой поймой среди преобладающих форм одновременно встречались несколько видов крупных ветвистоусых ракообразных, то в прудах на участках рек с низкой поймой, как правило, один из указанных видов. Это может быть связано с наличием крупных разливов, которые ослабляют влияние зоогенного эвтрофирования за счет процессов разложения почв и растительности затопленной поймы.

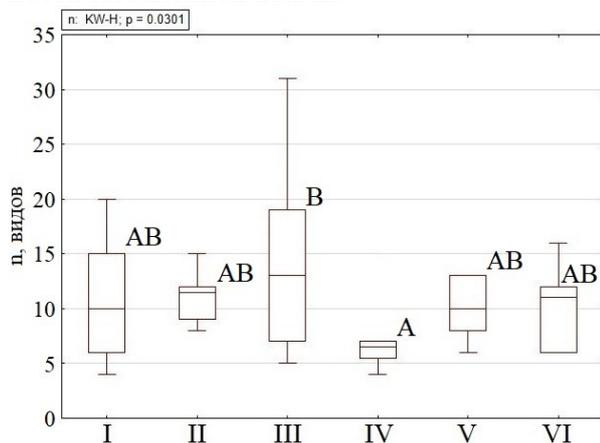


Рис. 9. Удельное видовое богатство зоопланктона разнотипных бобровых прудов.

Fig. 9. Specific species richness of zooplankton in different types of beaver ponds.

Для доминантного и субдоминантного комплекса зоопланктона многолетних прудов на ручьях характерно присутствие значительного количества видов коловраток — *Conochilus unicornis* Rousselet, 1892 ($D = 8.23\text{--}56.50$), *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1832 ($D = 2.88\text{--}38.15$), *Trichotria truncata* (Whitelegge, 1889) ($D = 3.87\text{--}13.62$), *Polyarthra vulgaris* Carlin, 1943 ($D = 6.10\text{--}23.09$). Мы это связываем с протеканием в этих водоемах сукцессии по типу антропогенного эвтрофирования, что определяется наименее выраженным по времени и интенсивности половодьем, наличием больших не промываемых тальми потоками разливов со стоячей водой. Аналогичные изменения наблюдались ранее в бобровых прудах на малых реках с высокой и низкой поймой в годы без ярко выраженного половодья [Крылов, Завьялов, 2000 (Krylov, Zavyalov, 2002)].

Доминанты и субдоминанты зоопланктона нежилых прудов представлены мелкими Cladocera (*Biapertura affinis* (Leydig, 1860) ($D = 1.47$), *Acroperus harpae* (Baird, 1834) ($D = 3.65\text{--}8.99$), *Flavalona costata* (Sars, 1862) ($D = 4.25\text{--}6.11$), *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1776) ($D = 5.60\text{--}9.34$)), а также Rotifera (*Euchlanis dilatata* ($D = 1.18\text{--}7.15$) и *Conochilus unicornis* ($D = 1.02\text{--}9.76$)). Следовательно, в отсутствие

бобров не наблюдается массового развития крупных ветвистоусых ракообразных.

Для зоопланктона новых бобровых прудов, где бобры обитали первый год, уже характерно появление среди доминирующих видов крупных Cladocera (*Daphnia longispina* ($D = 2.56\text{--}13.23$) и *Eurycercus lamellatus* ($D = 7.55\text{--}15.70$)), а среди субдоминантов отмечены *Chydorus sphaericus* ($D = 6.70\text{--}9.56$), *Pleuroxus truncatus* (O.F. Müller, 1785) ($D = 6.22\text{--}8.74$), *Macrothrix rosea* (Jurine, 1820) ($D = 1.67\text{--}9.40$) и *Ceriodaphnia megops* Sars, 1862 ($D = 4.30\text{--}7.47$).

Доминантный и субдоминантный комплекс зоопланктона в повторно заселенных прудах представлен как крупными (*C. megops* ($D = 4.61\text{--}6.20$), *Simocephalus vetulus* ($D = 6.22$), *Eurycercus lamellatus* ($D = 4.15$), *Polyphemus pediculus* ($D = 3.30\text{--}8.55$)), так и мелкими (*Chydorus ovalis* Kurz, 1875 ($D = 5.51\text{--}14.83$), *C. sphaericus* ($D = 3.07\text{--}27.89$)) Cladocera, а также Rotifera (*Conochilus unicornis* ($D = 5.50\text{--}13.29$) и *Euchlanis dilatata* ($D = 1.20\text{--}21.62$)).

Видовой состав зоопланктона в разнотипных прудах имел черты сходства и различий. Так, ежегодно в один кластер объединялись многолетние пруды на ручьях и пруды на участках рек с низкой поймой, сообщества которых формируются при длительном воздействии бобров, существовании значительных разливов и подтоплении больших территорий (рис. 10а–с). В 2022 г. наименьшее расстояние объединения отмечено для нежилых прудов и повторно заселенных прудов, с которыми в один кластер также объединялись новые бобровые пруды (рис. 10а). Мы полагаем, что во всех этих типах прудов идет формирование сообществ зоопланктона в новых экологических условиях — либо на начальном этапе влияния бобров, либо при затухании их воздействия. Наибольшие отличия в составе зоопланктоценозов в 2022 г. отмечены для прудов на участках рек с высокой поймой. Здесь специфичность условий связана как с менее интенсивным накоплением аллохтонного и автохтонного веществ, так и с частичным их промыванием в период половодья. В 2023 г. в один кластер с многолетними прудами на ручьях и прудами на участках рек с низкой поймой объединялись повторно заселенные пруды, что, возможно, объясняется накопленной в них органикой вследствие предыдущей жизнедеятельности бобров (рис. 10б). Пруды на участках рек с высокой поймой объединялись с нежилыми прудами, что может быть обусловлено сходством формирующихся при промывании тальми водами русловых прудов условий, способствующих выносу продуктов жизнедеятельности бобров и

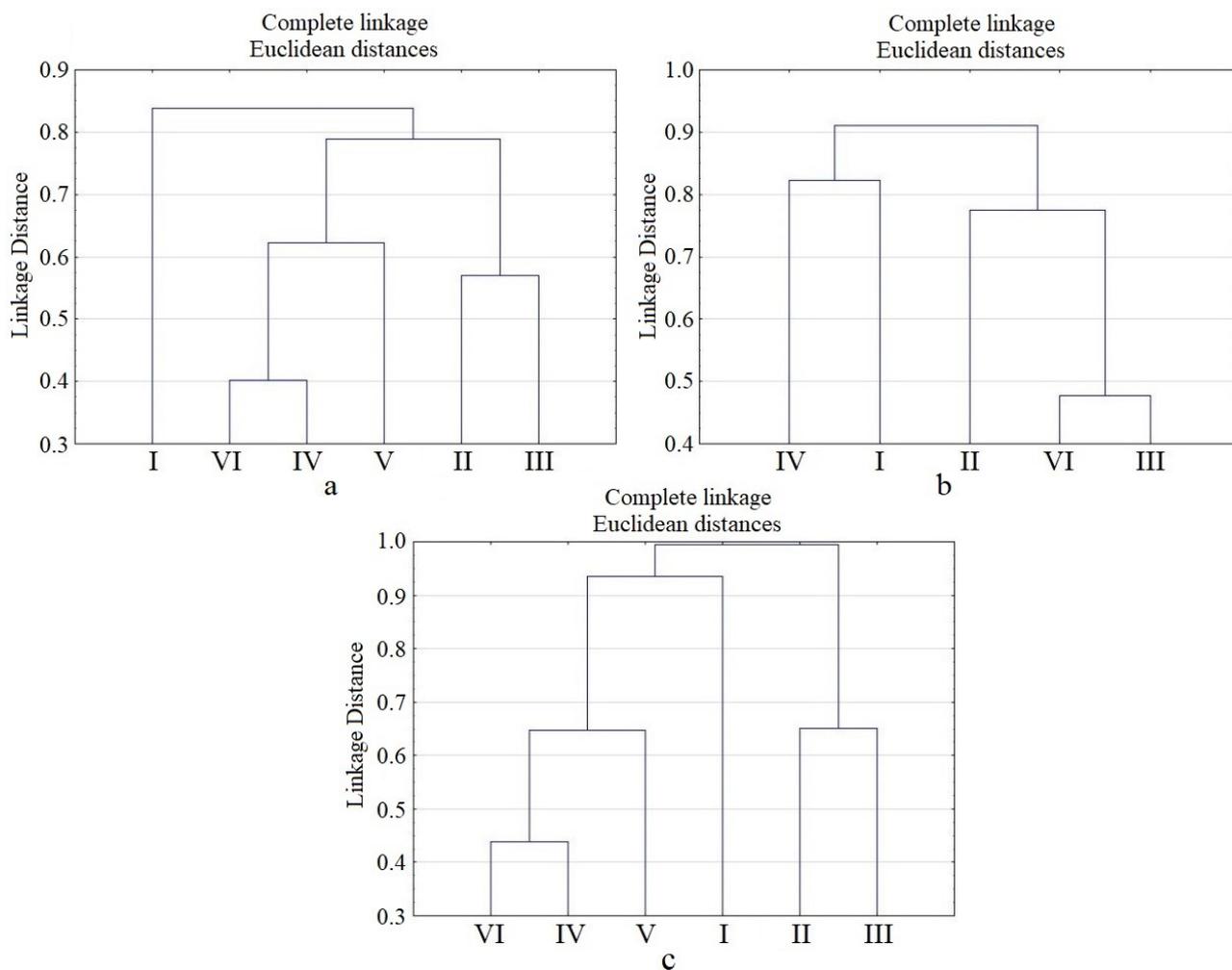


Рис. 10. Дендрограммы сходства видового состава зоопланктона разнотипных бобровых прудов в 2022 г. (а), 2023 г. (b) и 2024 г. (с).

Fig. 10. Dendrograms of similarity of species composition of zooplankton of different types of beaver ponds in 2022 (a), 2023 (b) and 2024 (c).

накопленной органики. В 2024 г. как и в 2022 г. наибольшим расстоянием объединения с остальными типами прудов характеризовались пруды на участках рек с высокой поймой (рис. 10с).

Зоопланктон разнотипных бобровых прудов ежегодно различался и по соотношению видов, принадлежащих разным экологическим группам, выделенных по типу питания и способам передвижения в пространстве, а также по разнообразию экологических групп. В 2022 г. наибольшее количество экологических групп зарегистрировано в многолетних прудах на ручьях (рис. 11). Здесь в наибольшей степени представлены виды из числа свободноплавающих и плавающе-ползающие вертикаторов. Значительное развитие этих экологических групп зоопланктона наблюдалось и в 2023 и 2024 гг. (рис. 12, 13). Кроме этого, в многолетних прудах на ручьях отмечено значительное количество видов, относящихся к плавающе-ползающим вторичным фильтраторам, соскребателям и детритофагам, куда входили большей частью мелкие Cladocera.

Широко представлен состав экологических групп в бобровых прудах на участках рек с высокой поймой. Так, в 2022 и 2024 гг. здесь наблюдалось наибольшее число плавающе-ползающих вторичных фильтраторов, соскребателей и детритофагов (в частности, *Eurycerus lamellatus*). Кроме них в 2022 г. преобладали свободноплавающие вертикаторы, в 2023 г. — плавающие первичные тонкие и грубые фильтраторы (в частности, представители рода *Daphnia*) и плавающие активные хищники, эврифаги (в частности, *Polyphemus pediculus*). В 2024 г. в прудах этого типа по количеству видов лидировали представители плавающих активных хищников и эврифагов (рис. 13). Для прудов на участках рек с низкой поймой в 2022 г. отмечено преобладание видов группы плавающе-ползающих вторичных фильтраторов, соскребателей и детритофагов (рис. 11). В 2023 и 2024 гг. видовой состав характеризовался низким количеством видов и практически одинаковым числом представителей разных экологических групп (рис. 12, 13).

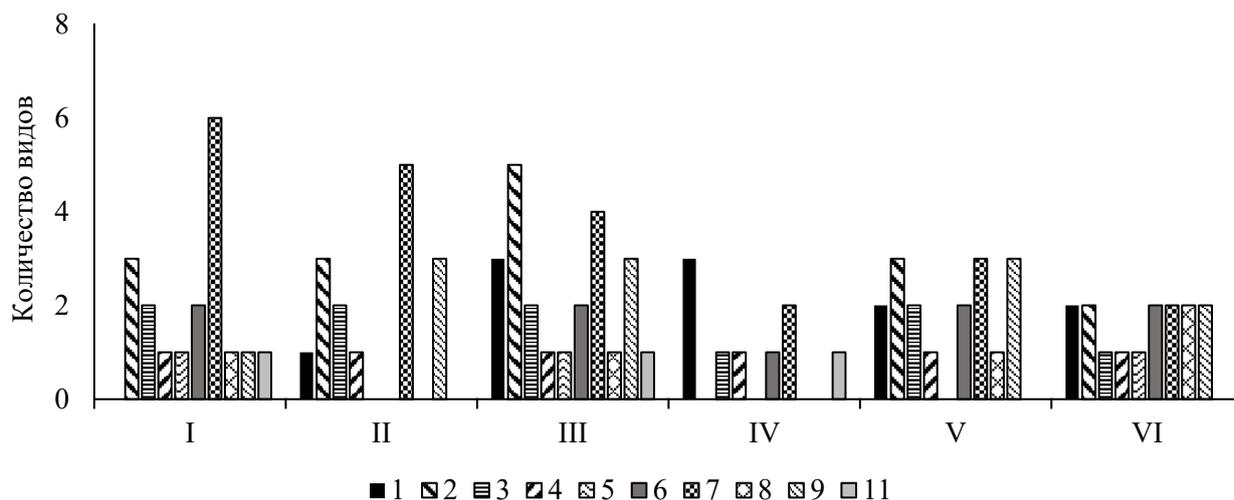


Рис. 11. Количество видов беспозвоночных разных экологических групп в бобровых прудах выделенных типов в 2022 г. Здесь и далее: 1 — свободноплавающие вертикаторы, 2 — плавающие и ползающие вертикаторы, 3 — тонкие фильтраторы, 4 — плавающие грубые фильтраторы, 5 — плавающие и прикрепляющиеся к субстрату, поверхностной пленке воды первичные, тонкие и грубые фильтраторы, 6 — плавающие первичные, тонкие и грубые фильтраторы, 7 — плавающие и ползающие вторичные фильтраторы, соскребатели 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 отмечена в исследуемых водотоках.

Fig. 11. Ecological groups of zooplankton by type of food and movement of different types of areas regulated by beavers in 2022. Here and below: 1 — free-floating verticalators, 2 — floating and crawling verticalators, 3 — fine filter feeders, 4 — floating coarse filter feeders, 5 — floating and attached to the substrate, surface pellicle of water primary, fine and coarse filter feeders, 6 — floating primary, fine and coarse filter feeders, 7 — floating and crawling secondary filter feeders, scrapers and detritivores, 8 — crawling, floating collectors, euryphages, 9 — floating active predators, euryphages, 11 — floating active predators. Group 10 (floating predators-graspers with an incudate type of mastax) was not noted in the studied watercourses.

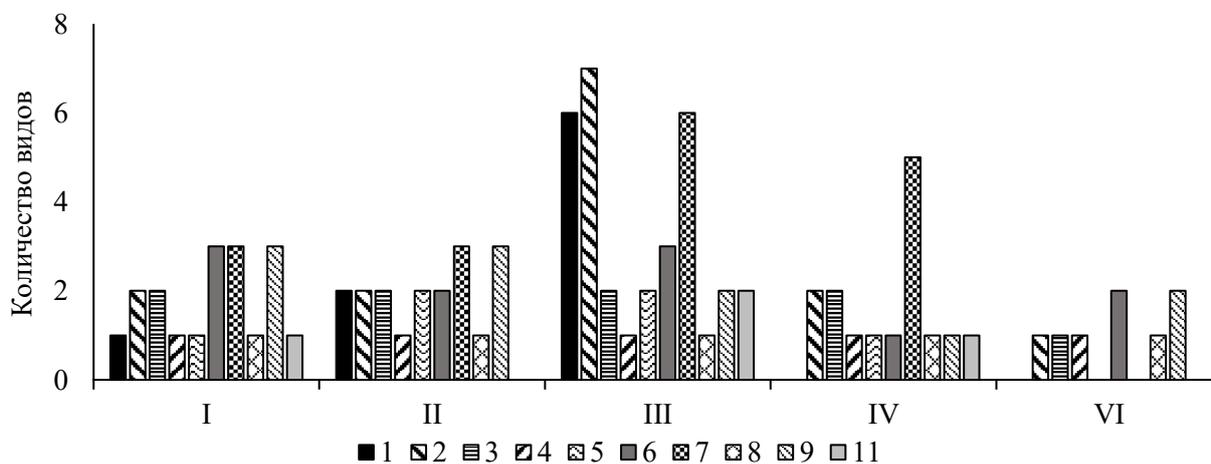


Рис. 12. Количество видов беспозвоночных разных экологических групп в бобровых прудах выделенных типов в 2023 г.

Fig. 12. Ecological groups of zooplankton by type of food and movement of different types of areas regulated by beavers in 2023.

В нежилых прудах в 2022 г. по количеству видов первенствовали свободноплавающие вертикаторы и плавающе-ползающие вторичные фильтраторы, соскребатели и детритофаги, в 2023 г. — плавающие и ползающие вторичные

фильтраторы, соскребатели и детритофаги (рис. 11, 12). В 2024 г. здесь было выявлено 7 экологических групп, представленных наименьшим для всех категорий прудов количеством видов (рис. 13).

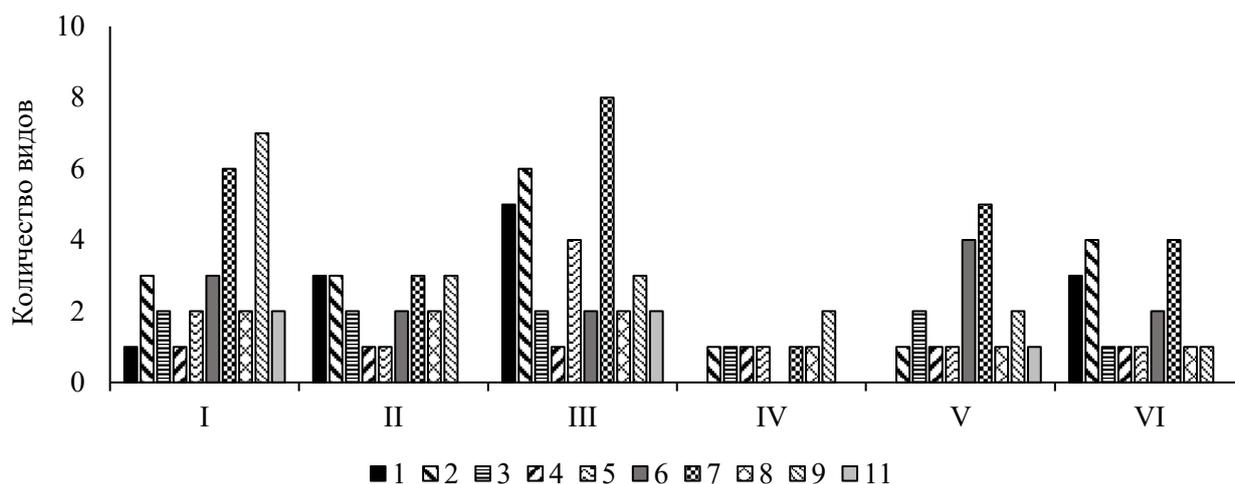


Рис. 13. Количество видов беспозвоночных разных экологических групп в бобровых прудах выделенных типов в 2024 г.

Fig. 13. Ecological groups of zooplankton by type of food and movement of different types of areas regulated by beavers in 2024.

Для новых бобровых прудов в 2022 г. характерно преобладание видов группы плавающе-ползающих вертикаторов, плавающе-ползающих вторичных фильтраторов, соскребателей и детритофагов, плавающих активных хищников и эврифагов, в 2024 г. — плавающих первичных, тонких и грубых фильтраторов, плавающе-ползающих вторичных фильтраторов, соскребателей и детритофагов, а также плавающих активных хищников и эврифагов.

В повторно заселенных прудах отмечено невысокое количество видов в составе экологических групп, среди которых в 2022 и в 2024 гг. незначительно преобладали свободноплавающие и плавающе-ползающие вертикаторы (рис. 11–13).

Некоторые различия в соотношении экологических групп зоопланктона в разнотипных бобровых прудах связаны с погодными условиями разных лет наблюдений. Так, в 2022 г. наблюдалось наименьшее среднемесячное количество осадков, равное 177 мм. Самым многоводным был 2023 г., когда среднемесячное количество осадков достигало 343 мм. Наиболее теплым летним сезоном характеризовался 2022 г., когда температура воздуха составила 17.8°C. Самая низкая температура летнего сезона наблюдалась в 2023 г. — 15.8°C.

Разнотипные бобровые пруды также различались по численности и биомассе зоопланктона. Наибольшая численность сообществ отмечена в многолетних прудах на ручьях (рис. 14а). Как мы указывали выше, многолетние пруды характеризуются большими разливами и отсутствием полноценного промывания тальми водами в период половодья, что

способствует формированию богатых сообществ за счет Rotifera. Численность зоопланктона прудов на участках рек с низкой поймой и повторно заселенных прудов была несколько ниже, но статистически значимо не различалась с величиной, зарегистрированной в многолетних прудах. Это свидетельствует о том, что для прудов на реках с низкой поймой характерно слабое промывание в периоды половодья, как и в повторно заселенных прудах, которые также имеют низкую пойму. Численность зоопланктона в нежилых и новых бобровых прудах была статистически значимо ($p \leq 0.05$) меньше, чем в других типах прудов, кроме прудов на участках рек с высокой поймой. Мы полагаем, что наименьшая численность зоопланктона в этих трех типах прудов связана со слабым влиянием бобров, либо в результате прекращения их деятельности, либо вследствие ее начального этапа, либо с наличием сильного (до разрушения плотин) ежегодного промывания в период половодья.

Наибольшей биомассой зоопланктона отличались пруды на участках рек с низкой поймой и многолетних прудах на ручьях, она статистически значимо превышала значения, зарегистрированные в прудах на участках с рек с высокой поймой и в нежилых прудах (рис. 14b). Высокая биомасса в прудах на реках с низкой поймой формировалась за счет крупных ракообразных в составе доминантного комплекса, в многолетних прудах на ручьях — в основном за счет высокой численности некрупных Cladocera, а также Rotifera.

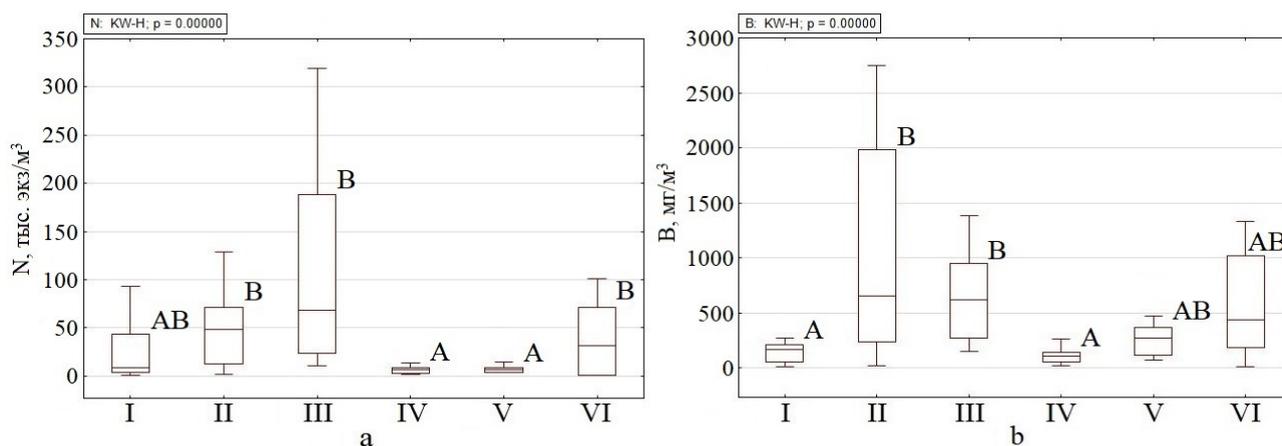


Рис. 14. Численность (а) и биомасса (б) зоопланктона разнотипных бобровых прудов.

Fig. 14. Abundance (a) and biomass (b) of zooplankton in different types of beaver ponds.

В целом значительную долю по числу видов в пробе, в общей численности и биомассе зоопланктона во всех типах бобровых прудов составляли Copepoda в основном за счет ювенильных стадий (см. табл.). Максимальная доля Cladocera в удельном видовом богатстве, численности и биомассе отмечена в прудах на участках рек с высокой и низкой поймой, а также в многолетних прудах на ручьях. Кроме этого, в многолетних прудах на ручьях в удельном видовом богатстве, численности и биомассе зоопланктона доля Rotifera была выше, чем в остальных типах прудов.

Зоопланктон многолетних прудов на ручьях характеризовался минимальной средней индивидуальной массой беспозвоночных за счет наибольшей представленности коловраток (рис. 15а). Максимальные медианные значения средней индивидуальной массы зоопланктеров отмечены в прудах на участках рек с высокой поймой за счет крупных фитофильных и пелагических форм ракообразных. Однако статистически значимых различий средней индивидуальной массы планктонных беспозвоночных в разнотипных бобровых прудах не выявлено.

Доля таксономических групп планктонных беспозвоночных в удельном видовом богатстве (s), численности (N) и биомассе (B) зоопланктона в бобровых прудах разного типа

The proportion of taxonomic groups of planktonic invertebrates in the specific species richness (s), abundance (N) and biomass (B) of zooplankton in beaver ponds of different types

Тип пруда Pond type	n, прудов n, ponds	s , видов / s , species Clad/Cop/Rot, %	N Clad/Cop/Rot, %	B Clad/Cop/Rot, %
I	23	52 / 35 / 13	33 / 63 / 4	36.3 / 63 / 0.7
II	13	44 / 31 / 25	32 / 52 / 16	67 / 32 / 1
III	8	39 / 21 / 40	37 / 27 / 36	66.4 / 31.7 / 1.9
IV	5	42 / 33 / 25	13 / 74.6 / 12.4	32.5 / 66.7 / 0.8
V	6	44.5 / 34 / 21.5	14 / 76 / 10	17.8 / 81.5 / 0.7
VI	4	39 / 29.6 / 31.4	25 / 48 / 27	43 / 56.2 / 0.8

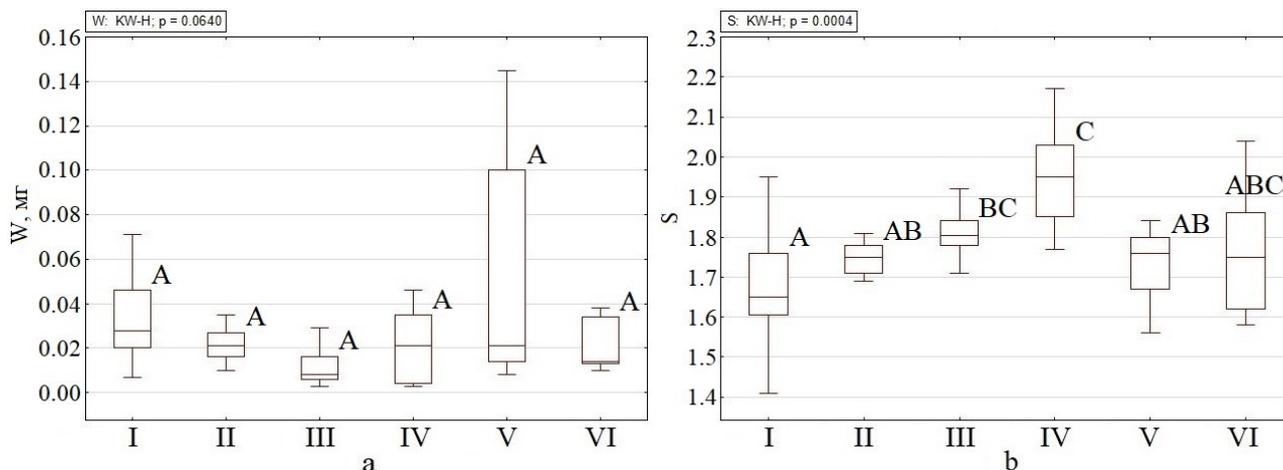


Рис. 15. Средняя индивидуальная масса (а) зоопланктов и индекс сапробности (б) разнотипных бобровых прудов.

Fig. 15. Average individual mass (a) of zooplankton and saprobity index (b) of different types of beaver ponds.

Значения индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера не имели статистически значимых различий в бобровых прудах разного типа (рис. 16а). Стоит отметить, что наибольшие медианные величины индекса характерны для многолетних прудов на ручьях, а наименьшие — для нежилых прудов. В многолетних прудах создаются наиболее благоприятные условия для развития наибольшего числа видов зоопланктов за счет активного накопления органики и лучшего прогрева воды. В нежилых прудах может негативно сказываться отсутствие поступлений продуктов жизнедеятельности бобров.

Значения индекса выравненности Пielу в разнотипных бобровых прудах также статистически значимо не различались, но самые высокие величины характерны для сообществ многолетних прудов на ручьях, самые низкие — для сообществ прудов на участках рек с низкой поймой (рис. 16б).

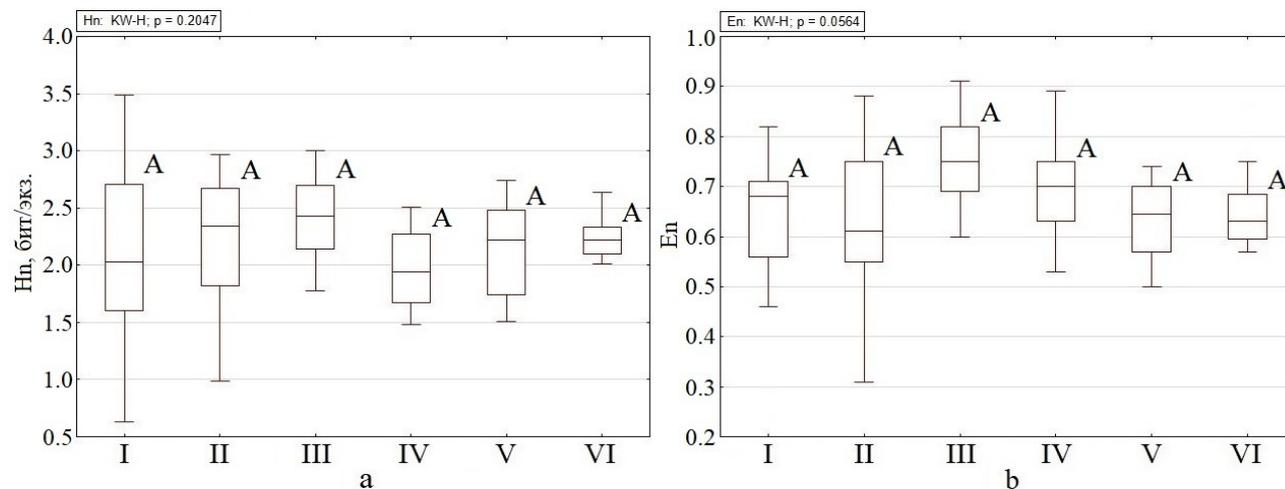


Рис. 16. Индекс видового разнообразия Шеннона (а) и выравненности Пielу (б) сообществ зоопланктона разнотипных бобровых прудов.

Fig. 16. Shannon's index of species diversity (a) and Pielou's evenness (b) of zooplankton communities in different types of beaver ponds.

Визуализацию связей абиотических и биотических параметров в выделенных типах бобровых прудов провели с помощью метода главных компонент (РСА). Редукцию данных выполняли при помощи критерия отсеивания и выделили ряд факторов (рис. 17). Основную факторную нагрузку несли первые три фактора, поэтому в дальнейшем именно они использованы в построении ординационных диаграмм, объясняющих 46,96% общей дисперсии (рис. 18).

На первой ординационной диаграмме можно отметить, что большинство выделенных типов прудов расположились по одной линии и находятся перпендикулярно к таким показателям зоопланктона, как численность, индекс Шеннона, удельное видовое богатство и биомасса (рис. 18). Только пруды IV-го типа находятся в выраженной отрицательной корреляции с указанными показателями, что вполне очевидно. Численность коррелирует с прудами III-го типа сильнее, чем с остальными.

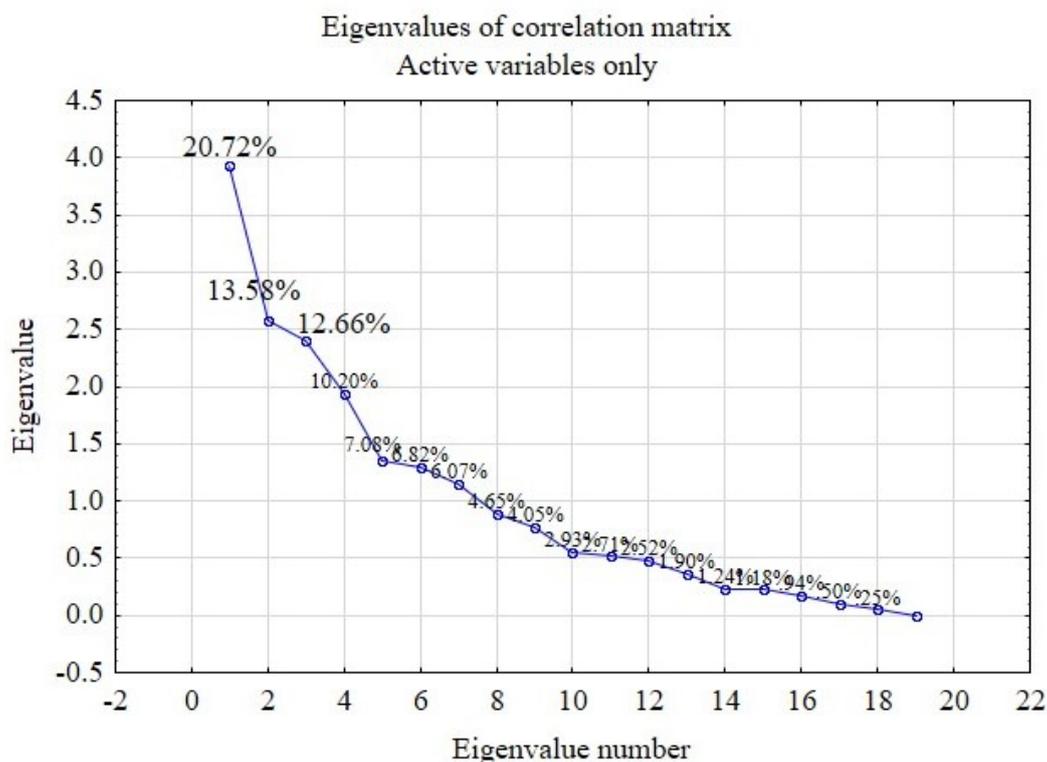


Рис. 17. Значения собственных векторов в корреляционной матрице исследованных типов зарегулированных бобрами участков водотоков.

Fig. 17. Values of eigenvectors in the correlation matrix of the studied areas regulated by beavers.

Также индекс Пиелу и индекс сапробности находятся в положительной корреляции с прудами III-го типа. Водородный показатель и электропроводность воды коррелировали с прудами I-го типа. В них рН повышается, смещаясь в щелочную сторону, за счет ежегодного вымывания органики во время половодья, за чем также следует повышение удельной электропроводности. Средняя индивидуальная масса зоопланктона положительно коррелировала с прудами I-го типа, т.к. в них ежегодно запускается зоогенная сукцессия, характеризующаяся развитием крупных форм ветвистоусых. В то же время, средняя индивидуальная масса отрицательно коррелировала с прудами III-го типа, в которых в большом количестве развивается коловраточный зоопланктон. Стоит отметить промежуточное положение на диаграмме прудов II-го типа на участках рек с низкой поймой — между прудами I-го типа на участках рек с высокой поймой и многолетними прудами (III-й тип), что также вполне закономерно, т.к. пруды II-го типа можно назвать переходным вариантом между I-м и III-м типами. В них развиваются как крупные формы ветвистоусых, которые зачастую составляют монодоминантные сообщества, так и коловраточный зоопланктон. Разлив достигает больших площадей, способствуя накоплению детрита, и в то же время, в периоды половодья, органика может более

интенсивно вымываться по сравнению с прудами III-го типа.

На второй ординационной диаграмме отмечено еще большее смещение показателей зоопланктона в сторону многолетних прудов на ручьях (III), что говорит о главенствующей роли прудов данного типа в формировании наиболее длительно существующих сообществ зоопланктона среди всех типов зарегулированных бобрами участков малых водотоков. Отрицательная корреляция закономерно отмечена только для показателя средней индивидуальной массы зоопланктона. Пруды на участках рек с низкой поймой вновь заняли промежуточное положение между прудами на участках рек с высокой поймой и многолетними прудами на ручьях, являясь их переходной формой. Повторно заселенные пруды имеют более близкое расположение к показателям зоопланктона за счет ранее накопленной органической базы, чем нежилые и новые бобровые пруды, в которых зоогенное воздействие закончилось или только начинается.

Таким образом, независимо от того, что многие абиотические факторы, действующие в бобровых прудах, большей частью статистически значимо не различаются, их показатели изменяются в зависимости от типа пруда. Сообщества зоопланктона также имеют различия по видовому и количественному составу,

таксономической и экологической структуре, составу доминантного и субдоминантного комплекса, что связано с интенсивностью

жизнедеятельности бобров, временем существования бобрового пруда и характером поймы водотока.

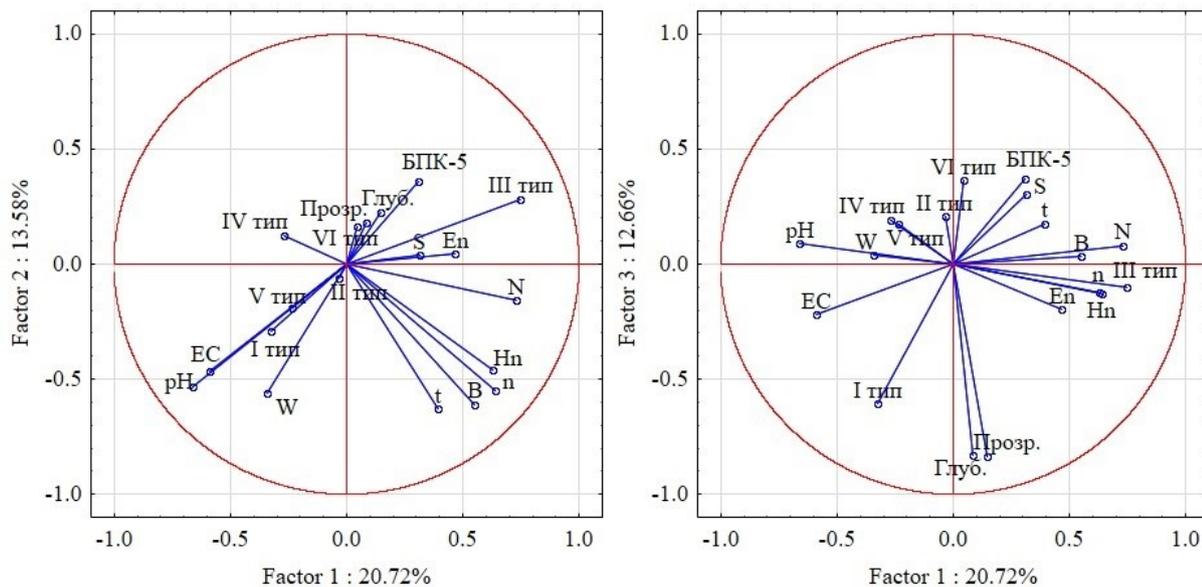


Рис. 18. Корреляционные взаимодействия абиотических и биотических факторов на выделенных типах зарегулированных бобрами участков водотоков.

Fig. 18. Correlation interactions of abiotic and biotic factors of the studied areas regulated by beavers.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследований заповедных малых водотоков Костромского Заволжья выявлено, что воды зарегулированных бобрами участков по сравнению с проточными участками отличались меньшей прозрачностью, более высокой температурой воды, БПК₅, низкой рН и удельной электропроводностью. Зоопланктон бобровых прудов характеризовался более высоким видовым богатством, числом видов в пробе, численностью, биомассой, величинами индексов видового разнообразия Шеннона, сапробности, но более низкими значениями индекса выравненности Пиелу.

Однако «бобровый пруд» — это очень широкое понятие. Бобровые пруды различаются по времени их существования, заселенности бобрами, режиму проточности, площади, высоте поймы водотоков [Осипов и др., 2017 (Osipov et al., 2017)]. Нами приведена классификация бобровых прудов на малых водотоках территории заповедника «Кологривский лес» им. М.Г. Синицына, основанная на особенностях поймы рек и ручьев, времени существования прудов и бобровой деятельности, в результате чего выделено 6 основных типов.

Как было показано ранее, для зоопланктона бобровых прудов характерно протекание специфичной сезонной сукцессии в условиях зоогенного эвтрофирования, отличительная черта которой — отсутствие массового развития Rotifera при доминирующем положении

крупных видов Cladocera [Крылов, 2003, 2005 (Krylov, 2003, 2005)]. Однако ранее исследования были проведены в период гораздо меньшей освоенности водотоков бобрами, при которой между поселениями в пределах одной реки сохранялись протяженные участки с быстрым и медленным течением, а время существования поселений было относительно непродолжительным. В настоящее время сроки существования прудов могут превышать 10 лет, на многих водотоках между поселениями могут практически полностью отсутствовать проточные участки. Эти трансформации способствуют тому, что половодье менее выражено, реки в целом и зарегулированные их участки не промываются тальми водами. В результате, как указано выше, многообразие типов бобровых прудов увеличилось и в каждом из них обнаружены особенности качественного и количественного состава сообществ планктонных беспозвоночных, представляющие модификации сукцессий в условиях зоогенного эвтрофирования.

Самые высокие количественные показатели зоопланктона характерны для многолетних прудов на ручьях и прудов на участках рек с низкой поймой, отличающихся большой площадью водного зеркала и существованием в течение ряда лет. Однако зоопланктон многолетних прудов на ручьях характеризуется высокой долей коловраток в общей численности, а ветвистоусые ракообразные представлены

в основном мелкими формами. В видовом составе среди экологических групп преобладают свободноплавающие и плавающе-ползающие вертикаторы. Все это позволяет говорить о том, что здесь происходят процессы, сходные с реакцией на антропогенное эвтрофирование, хотя сообщества отличаются высокими значениями индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера и индекса выравненности Пиелу. Пруды на участках рек с низкой поймой характеризуются преобладанием как ветвистоусых, так веслоногих ракообразных, а среди экологических групп наиболее представлена группа плавающе-ползающих вторичных фильтраторов, соскребателей и детритофагов.

В русловых прудах на реках с высокой поймой доминируют ветвистоусые ракообразные за счет видов рода *Daphnia*, а также *Polyphemus pediculus*, *Eurycercus lamellatus*, представителей сем. Chydoridae. В составе экологических групп зоопланктеров преобладают первичные фильтраторы и плавающе-ползающие вторичные фильтраторы, соскребатели и детритофаги. Такие пруды могут также существовать в течение нескольких лет, но в половодье они, как правило, промываются тальми водами, хотя плотина быстро восстанавливается бобрами. Следовательно, в таких прудах все особенности зоопланктона в условиях зоогенного эвтрофирования проявляются наиболее ярко — благодаря массовому развитию крупных ветвистоусых ракообразных биомасса зоопланктона может достигать значительных величин.

В таксономической структуре зоопланктона нежилых прудов в большинстве случаев преобладают мелкие Cladocera за счет плавающе-ползающих вторичных фильтраторов, соскребателей и детритофагов, а также колостратки за счет плавающих вертикаторов. Величины численности и биомассы здесь, как правило, невысокие, что связано с уходом бобров и прекращением поступления дополнительной органики, а основу численности и биомассы составляют Copepoda.

На участках, которые повторно заселены бобрами, в таксономической структуре зоопланктона преобладают веслоногие и ветвистоусые ракообразные, среди экологических групп наиболее представлены плавающе-ползающие вторичные фильтраторы, соскребатели и детритофаги, свободноплавающие и плавающе-ползающие вертикаторы. В общей численности и биомассе наиболее высока доля веслоногих.

В новых прудах, сформировавшихся в год исследования, в видовом составе, в общей численности и биомассе также преобладают веслоногие ракообразные, среди видов наиболее представлены плавающие тонкие и грубые фильтраторы, активные хищники и эврифаги. Доминируют науплиусы и копеподиты Copepoda, а также *Daphnia longispina* и другие крупные ветвистоусые, что характерно для водных объектов в условиях влияния жизнедеятельности бобров [Крылов, 2005 (Krylov, 2005)].

Проведенный корреляционный анализ показал специфичность прудов разных типов. Наибольшими отличительными особенностями сообществ зоопланктона характеризуются пруды на малых реках с высокой поймой и многолетние пруды на ручьях. Промежуточное положение занимают сообщества прудов на участках рек с низкой поймой.

Таким образом, на территории государственного природного заповедника “Кологривский лес” им. М.Г. Сеницына сообщества зоопланктона зарегулированных бобрами участков малых водотоков по сравнению с сообществами проточных участков закономерно отличаются богатым качественным и количественным составом. Продолжающееся активное расселение бобров, освоение ими подавляющего большинства разнотипных водотоков приводит к увеличению разнообразия типов зарегулированных участков. Для каждого типа бобровых прудов характерно специфическое развитие сообществ зоопланктона, что определяется морфометрическими особенностями поймы водотоков и величиной разлива, временем существования пруда и длительностью обитания бобровой семьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: Зоологический институт АН СССР, 1979. С. 58–79.
- Боруцкий Е.В. Определитель свободноживущих пресноводных веслоногих раков СССР и сопредельных стран по фрагментам в кишечниках рыб. М.: Изд-во Акад. наук СССР, 1960. 218 с.
- Гаврилко Д.Е., Шурганова Г.В., Кудрин И.А., Якимов В.Н. Выявление функциональных групп пресноводного зоопланктона на основе функциональных признаков видов // Поволжский экологический журнал. 2020. № 3. С. 290–306.
- Голубева Д.О., Золотарева Т.В., Кудрин И.А., Шурганова Г.В. Биоиндикация малых рек нагорной части Нижнего Новгорода на основе анализа видовой структуры зоопланктона // Сборник докладов VI-го Всероссийского

- фестиваля науки. Нижний Новгород: Нижегородский государственный архитектурно-строительный университет. 2016. С. 423–426.
- Давыдов Л.К., Дмитриева А.А., Конкина Н.Г. Общая гидрология. СПб.: Гидрометеиздат, 1973. 462 с.
- Дзюбан Н.А., Кузнецова С.П. О гидробиологическом контроле качества вод по зоопланктону // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеиздат, 1981. С. 117–136.
- Драчев С.М. Борьба с загрязнением рек, озер и водохранилищ промышленными и бытовыми стоками. М.–Л.: Наука, 1964. 272 с.
- Жарков И.В. Итоги расселения речных бобров в СССР // Тр. Воронежск. гос. заповедника. Воронеж: Центрально-Черноземное кн. изд-во, 1969. Вып. XVI. С.10–51.
- Жарков И.В., Соколов В.Е. Речной бобр (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) в СССР // Acta Theriologica. 1967. Vol. XII. № 3. С. 27–46.
- Завьялов Н.А., Хляп Л.А., Катаев Г.Д. и др. Бобры в заповедниках Европейской части России. Великие Луки: ООО “Великолукская типография”, 2018. С. 538.
- Зайцев В.А., Сиротина М.В., Мурадова Л.В., Ситникова О.Н. Бобры заповедника “Кологривский лес” // Бобры в заповедниках европейской части России. Великие Луки: ООО “Великолукская типография”, 2018. С. 125–180.
- Иванова М.Б., Телеш И.В. Оценка экологического состояния Невской губы и водотоков С.-Петербурга по зоопланктону // Экологическое состояние водоемов и водотоков бассейна реки Невы. СПб.: Научный Центр РАН, 1996. С. 36–52.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: ПетрГУ, 2011. 302 с.
- Ильин М.Ю., Кудрин И.А., Шурганова Г.В., Куклина Т.В. Результаты биоиндикационных исследований малых рек ГПБЗ “Керженский” Нижегородской области // Индикация состояния окружающей среды: теория, практика, образование. Тр. третьей междунар. научно-практ. конф. молодых ученых. М.: Буки-Веди, 2014. С. 97–100.
- Кадочников Д.А., Кузнецова Е.М., Овчанкова Н.Б. Оценка экологического состояния малых рек г. Перми (р. Егшихи и р. Данилихи) по биологическим показателям // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Матер. лекций II-й Всерос. школы-конф. 18–22 ноября 2014 г. Ярославль. 2014. Т. 2. С. 172–174.
- Карташева Н.В. Оценка экологического состояния реки Москвы по структурным характеристикам зоопланктона // Матер. III Всерос. конф. по водной токсикологии, посвященной памяти Б.А. Флерова, “Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы”, конф. по гидроэкологии “Критерии оценки качества вод и методы нормирования антропогенных нагрузок” и школы-семинара “Современные методы исследования и оценки качества вод, состояния водных организмов и экосистем в условиях антропогенной нагрузки”. Часть 3. Борок, 2008. С. 197.
- Коровчинский Н.М., Котов А.А., Синев А.Ю. и др. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2021. Т. II. 544 с.
- Кренева С.В., Кренева К.В., Свистунова Л.Д. Возможности использования коловраток в оценке состояния водных экосистем // Коловратки (таксономия, биология и экология). Борок: ИБВВ РАН, 2005. С. 104–114.
- Кривенкова И.Ф. Значение фитофильного зоопланктона для экосистемы озера Кенон // Ученые записки ЗабГУ. 2018. Вып. 13. С. 60–65.
- Крылов А.В. Зоопланктон малых рек в условиях антропогенного и естественного (зоогенного) эвтрофирования // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Тез. докл. междунар. конф. Петрозаводск, 1995. С. 143–144.
- Крылов А.В. Жизнедеятельность бобров как экологический фактор развития зоопланктона малых рек // Проблемы сохранения и оценки состояния природных комплексов и объектов. Воронеж, 1997. С. 141–142.
- Крылов А.В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.
- Крылов А.В. Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника). М.: Т-во науч. изданий КМК, 2012. С. 60–77.
- Крылов А.В., Завьялов Н.А. Зоопланктон малой северной реки, заселенной бобрами // Гидробиологические исследования в заповедниках. М., 1996. С. 32–41.
- Крылов А.В., Завьялов Н.А. Влияние строительной деятельности бобра (*Castor fiber* L.) на развитие сообществ зоопланктона малой северной реки (р. Искра, бассейн Рыбинского водохранилища) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1998. Т. 103. С. 3–7.
- Крылов А.В., Завьялов Н.А. Роль весеннего половодья и дождевых паводков в развитии зоопланктона бобровых прудов // Экология. 2000. № 1. С. 24–27.
- Крылов А.В., Чалова И.В., Шевченко Н.С. Экспериментальные исследования влияния продуктов жизнедеятельности бобров (*Castor fiber* L.) на формирование структуры зоопланктона (на примере развития двух разноразмерных видов ветвистоусых ракообразных // Сибирский экологический журнал. 2016. № 4. С. 600–610.
- Кудрин И.А., Ильин М.Ю., Полянцева Е.В., Заева И.А. Оценка качества воды притоков речного участка Чебоксарского водохранилища на основе анализа индикаторных видов зоопланктона // Матер. VI Всерос. научной экол. конф. школьников, студентов, молодежи и педагогов, посвященная Всемирным дням Воды и Земли “Вода — источник жизни на Земле” (Санкт-Петербург, 27–29 марта 2013 г.). СПб.: ООО “Копи-Р Групп”, 2013. С. 192–195.
- Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука, 1970. 742 с.
- Макеев И.С., Гаврилко Д.Е. Метазойный планктон как показатель экологического состояния малых водотоков Нижнего Новгорода // Зоологические исследования регионов России и сопредельных территорий: Матер.

- III Междунар. науч. конф. (Н. Новгород, 14–15 января 2014 г.). Нижний Новгород: НГПУ им. К. Минина, 2014. С. 123–127.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России / под ред. Алексеева В.Р., Цалолыхина С.Я. Москва, СПб.: Т-во научн. КМК, 2010. 495 с.
- Осипов В.В., Башинский И.В., Подшивалина В.Н. О влиянии деятельности речного бобра — *Castor fiber* (Castoridae, Mammalia) на биоразнообразии экосистем малых рек лесостепной зоны // Поволжский экологический журнал. 2017. № 1. С. 69–83. DOI: 10.18500/1684-7318-2017-1-69-83.
- Петин А.Н., Лебедева М.Г., Крымская О.В. Анализ и оценка качества поверхностных вод: учеб. пособие. Белгород: Изд-во БелГУ, 2006. 252 с.
- Салазкин А.А., Иванова М.Б., Огородникова В.А. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1982. 33 с.
- Сиротин А.Л., Сиротина М.В. Средообразующее влияние *Castor fiber* L. на сообщества зоопланктона малых рек на территории государственного природного заповедника “Кологривский лес” им. М.Г. Синицына // Принципы экологии. 2024. № 3. С. 83–95. DOI: 10.15393/j1.art.2024.15043.
- Сиротина М.В. Изменения структуры сообществ зоопланктона бобровых прудов под воздействием зоогенного фактора // Вода. Химия и экология. 2019. № 7–9. С. 72–80.
- Чуйков Ю.С. Методы экологического анализа состава и структуры сообществ водных животных. Экологическая классификация беспозвоночных, встречающихся в планктоне пресных вод // Экология. 1981. № 3. С. 71–77.
- Чуйков Ю.С. Материалы к кадастру планктонных беспозвоночных бассейна Волги и Северного Каспия. Коловратки (Rotatoria). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. 196 с.
- Чуйков Ю.С. Трофическая структура сообществ зоопланктона: история и некоторые итоги изучения // Астраханский вестник экологического образования. 2018. № 3(45). С. 175–185.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидрoэкология: методы современной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.
- Шурганова Г.В., Кудрин И.А., Гаврилко Д.Е. и др. Изменения видовой структуры зоопланктонных сообществ разнотипных водотоков Нижегородской области как показатели качества их вод и экологического состояния // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем III: Матер. Междунар. конф. СПб.: Свое издательство, 2017. С. 382–385.
- Cattell R.B. The scree test for the number of factors // Multivariate Behavioral Research. 1966. Vol. 1. P. 245–276.
- Czerniawski R., Sługocki L., Kowalska-Górska M. Effects of beaver dams on the zooplankton assemblages in four temperate lowland streams (NW Poland) // Biologia. 2017. Vol. 72/4. P. 417–430.
- Gorban A., Kegl B., Wunsch D., Zinovyev A. Principal Manifolds for Data Visualisation and Dimension Reduction // Springer. Berlin, Heidelberg, New York, 2007. 340 p.
- Grudzinski B., Fritz K., Golden H.E., Johnson T.A., Rech J.A., Levy J. A global review of beaver dam impacts: Stream conservation implications across biomes // Global Ecology and Conservation. 2022. Vol. 37. P. 1–15.
- Kruskal W.H., Wallis W.A. Use of ranks in one-criterion variance analysis // Journal of the American Statistical Association. 1952. Vol. 47. № 260. P. 583–621.
- Krylov A.V. Impact of the activities of beaver on the zooplankton of a piedmont river (Mongolia) // Inland Water Biology. 2008. Vol. 1. P. 73–75. DOI: 10.1007/s12212-008-1011-4.
- Krylov, A.V. Activity of beavers as an ecological factor affecting the zooplankton of small rivers // Rus. J. Ecol. 2002. Vol. 33. P. 350–357. DOI: 10.1023/A:1020221911648.
- Lobunicheva, E.V., Makarenkova N.N., Ivicheva K.N. et al. Assessing the ecological state of a small river in the urbanized area in terms of phytoplankton, zooplankton and zoobenthos characteristics (the Sodema River of Vologda Oblast as a case study) // Ecosystem Transformation. 2023. Vol. 6(4). P. 119–140. DOI: 10.23859/estr-230922.
- Mann H.B., Whitney D.R. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other // Annals of Mathematical Statistics. 1947. Vol. 18. P. 50–60.
- Margalef R. Information Theory in Ecology // General Systems. 1958. Vol. 3. P. 36–71.
- Pielou E. The measurement of diversity in different types of biological collections // Journal of Theoretical Biology. 1966. Vol. 13. P. 131–144. DOI: 10.1016/0022-5193(66)90013-0.
- Rosell F., Bozser O., Collen P., Parker H. Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems // Mammal Rev. 2005. Vol. 35(3–4). P. 248–276.
- Ruttner-Kolisko A. Proposed formula for calculating body volume of planktonic rotifers. A review of some problems in zooplankton production studies // Journal of Zoology. 1976. Vol. 24. P. 419–456.
- Shannon C.E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Urbana: The university of Illinois press, 1963. 117 p.
- Sirotin A.L., Siroтина M.V. Structure of Zooplanktonocenoses of Water Bodies of Zoogenic Origin of Different Types in a Specially Protected Natural Territory // Inland Water Biology. 2024. Vol. 17(3). P. 431–441. DOI: 10.31857/S0320965224030079.
- Sirotin A.L., Siroтина M.V., 2022. The structure of zooplankton community in different biotopes of small rivers in the Kologrivsky cluster of the Natural State Reserve “Kologrivsky Forest” // Ecosystem Transformation. 2022. Vol. 5(4). P. 37–47. DOI: 10.23859/estr-220311.

- Sirotnina M.V., Muradova L.V., Dyukova A.S., Sokolova T.L. Assessing the environmental status of the Zeya River by the state of aquatic communities at the construction site of the Amur gas chemical complex // *Ecosystem Transformation*. 2023. Vol. 6(3). P. 120–141. DOI: 10.23859/estr-220314.
- Sládeček V. System of water quality from the biological point of view // *Arch. Hydrobiol.* 1973. Vol. 7. P. 1–218.
- Sörensen T. Method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content // *Biol. krifter*. Copenhagen: Videnskabernes Selskab Royal Academy, 1948. Vol. 4. P. 1–34.
- Spath H. Cluster analysis algorithms. Chichester, UK: Ellis Horwood. 1980. 226 p.
- Wilcoxon F. Individual Comparisons by Ranking Methods // *Biometrics Bulletin*. 1945. Vol. 1. № 6. P. 80–83. DOI: 10.2307/3001968.

REFERENCES

- Andronikova I.N. Structural and functional organization of zooplankton in lake ecosystems of different trophic status. Saint Petersburg: Nauka, 1996. 189 p. (In Russian)
- Balushkina E.V., Vinberg G.G. Zavisimost' mezhdru massoj i dlinoj tela u planktonnyh zhyvotnyh [Relationship between body weight and length in planktonic animals]. *Experimental and field studies of the biological foundations of lake productivity*. Leningrad, Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences, 1979, pp. 58–79. (In Russian)
- Borutsky E.V. Identification of free-living freshwater copepods of the USSR and adjacent countries based on fragments in fish intestines. Moscow, Publishing house of the USSR Academy of Sciences, 1960. 218 p. (In Russian)
- Cattell R.B. The scree test for the number of factors. *Multivariate Behavioral Research*, 1966, vol. 1, pp. 245–276.
- Chuikov Y.S. Materials for the cadastre of planktonic invertebrates of the Volga basin and the Northern Caspian. Rotifers (Rotatoria). Tolyatti, IEVB RAS, 2000, 196 p. (In Russian)
- Chuikov Y.S. Methods of ecological analysis of the composition and structure of aquatic animal communities. Ecological classification of invertebrates found in freshwater plankton. *Ecology*, 1981, no. 3, pp. 71–77. (In Russian)
- Chuikov Y.S. Trophic structure of zooplankton communities: history and some results of the study. *Astrakhan Bulletin of Environmental Education*, 2018, no. 3(45), pp. 175–185. (In Russian)
- Czerniawski R., Slugocki L., Kowalska-Góralaska M. Effects of beaver dams on the zooplankton assemblages in four temperate lowland streams (NW Poland). *Biologia*, 2017, vol. 72/4, pp. 417–430.
- Davydov L.K., Dmitrieva A.A., Konkina N.G. General hydrology. St. Petersburg, Gidrometeoizdat, 1973. 462 p. (In Russian)
- Drachev S.M. Fight against pollution of rivers, lakes and reservoirs by industrial and domestic wastewater. Moscow–Leningrad, Nauka, 1964. 272 p. (In Russian)
- Dzyuban N.A., Kuznetsova S.P. O gidrobiologicheskom kontrole kachestva vod po zooplanktonu [On hydrobiological control of water quality by zooplankton]. *Scientific foundations of water quality control by hydrobiological indicators*. Leningrad, Gidrometeoizdat, 1981, pp. 117–136. (In Russian)
- Gavrilko D.E., Shurganova G.V., Kudrin I.A., Yakimov V.N. Identification of functional groups of freshwater zooplankton based on functional characteristics of species. *Volga Region Ecological Journal*, 2020, no. 3, pp. 290–306. (In Russian)
- Golubeva D.O., Zolotareva T.V., Kudrin I.A., Shurganova G.V. Bioindication of small rivers of the mountainous part of Nizhny Novgorod based on the analysis of the species structure of zooplankton. *Sbornik dokladov VI-go Vserossijskogo festivalya nauki. Nizhnij Novgorod* [Collection of reports of the VI All-Russian Science Festival. Nizhny Novgorod]. Nizhny Novgorod, Izd. State Univ. of Architecture and Civil Engineering, 2016, pp. 423–426. (In Russian)
- Gorban A., Kegl B., Wunsch D., Zinovyev A. Principal Manifolds for Data Visualisation and Dimension Reduction. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 2007, 340 p.
- Grudzinski B., Fritz K., Golden H.E. et al. A global review of beaver dam impacts: Stream conservation implications across biomes. *Global Ecology and Conservation*, 2022, vol. 37, pp. 1–15.
- Ilyin M.Y., Kudrin I.A., Shurganova G.V., Kuklina T.V. Results of bioindication studies of small rivers of the State Nature Biosphere Reserve “Kerzhensky” of the Nizhny Novgorod Region. *Indikaciya sostoyaniya okruzhayushchej sredy: teoriya, praktika, obrazovanie. Tr. tret'ej mezhdunar. nauchno-prakt. konf. molodyh uchenyh* [Indication of the state of the environment: theory, practice, education. Proc. of the third international. scientific and practical. conf. of young scientists]. Moscow, Buki-Vedi, 2014, pp. 97–100. (In Russian)
- Ivanova M.B., Telesh I.V. Ocenka ekologicheskogo sostoyaniya Nevskoj guby i vodotokov S.-Peterburga po zooplanktonu [Assessment of the ecological state of the Neva Bay and watercourses of St. Petersburg based on zooplankton]. *Ecological state of reservoirs and watercourses of the Neva River basin*. St. Petersburg, Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, 1996, pp. 36–52. (In Russian)
- Ivanter E.V., Korosov A.V. Introduction to quantitative biology. Petrozavodsk, PetrSU, 2011, 302 p. (In Russian)
- Kadochnikov D.A., Kuznetsova E.M., Ovchankova N.B. Assessment of the ecological state of small rivers in Perm (the Yegoshikha River and the Danilikha River) based on biological indicators. *Ekosistemy malyh rek: bioraznootobrazie, ekologiya, ohrana. Mater. lekcij II Vseros. shkoly-konf.* [Ecosystems of small rivers: biodiversity, ecology, conservation. Proceedings of lectures of the II All-Russian school-conference]. Yaroslavl, 2014, vol. 2, pp. 172–174. (In Russian)
- Kartasheva N.V. Assessment of the ecological state of the Moscow River based on the structural characteristics of zooplankton. *Mater. III Vseros. konf. po vodnoj toksikologii, posvyashchennoj pamyati B.A. Flerova, “Antropogennoe vliyaniye na vodnye organizmy i ekosistemy”, konf. po gidroekologii “Kriterii ochenki kachestva vod i metody normirovaniya antropogennyh nagruzok” i shkoly-seminara “Sovremennyye metody issledovaniya i ochenki kachestva vod, sostoyaniya vodnyh organizmov i ekosistem v usloviyah antropogennoj nagruzki”*. *Chast' 3* [Proc. III All-Russian Conf.

- on Aquatic Toxicology, dedicated to the memory of B.A. Flerov, “Anthropogenic impact on aquatic organisms and ecosystems”, Conf. on hydroecology “Criteria for assessing water quality and methods for standardizing anthropogenic loads” and the school-seminar “Modern methods for studying and assessing water quality, the state of aquatic organisms and ecosystems under anthropogenic load”. Part 3]. Borok, 2008, p. 197. (In Russian)
- Korovchinsky N.M., Kotov A.A., Sinev A.Y. et al. Cladocera (Crustacea: Cladocera) of Northern Eurasia. Moscow, Scientific Publications KMK, 2021, vol. II, 544 p. (In Russian)
- Krenea S.V., Krenea K.V., Svistunova L.D. Rotifers (taxonomy, biology and ecology). *Vozможности ispol'zovaniya kolovratok v oцenke sostoyaniya vodnyh ekosistem* [Possibilities of using rotifers in assessing the state of aquatic ecosystems]. Borok, IBVV RAS, 2005, pp. 104–114. (In Russian)
- Krivenkova I.F. The Importance of Phytoplankton Zooplankton for the Ecosystem of Lake Kenon. *Scientific Notes of ZabSU*, 2018, Issue 13, pp. 60–65. (In Russian)
- Kruskal W.H., Wallis W.A. Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American Statistical Association*, 1952, vol. 47, no. 260, pp. 583–621.
- Krylov A.V. Impact of the activities of beaver on the zooplankton of a piedmont river (Mongolia). *Inland Water Biology*, 2008, vol. 1, pp. 73–75. doi: 10.1007/s12212-008-1011-4.
- Krylov A.V. Life activity of beavers as an ecological factor in the development of zooplankton in small rivers. Problemy sohraneniya i oцenki sostoyaniya prirodnyh kompleksov i ob'ektov [Problems of conservation and assessment of the state of natural complexes and objects]. Voronezh, 1997, pp. 141–142. (In Russian)
- Krylov A.V. The European beaver (*Castor fiber* L.) as a key species of a small river ecosystem (using the Prioksko-Terrasny State Biosphere Nature Reserve as an example). Moscow, Scientific Publications KMK, 2012, pp. 60–77. (In Russian)
- Krylov A.V. Zooplankton of small plain rivers. Moscow, Nauka, 2005, 263 p. (In Russian)
- Krylov A.V. Zooplankton of small rivers under conditions of anthropogenic and natural (zoogenic) eutrophication. Biologicheskie resursy Belogo morya i vnutrennih vodoemov Evropejskogo Severa. Tez. dokl. mezhdunar. konf. [Biological resources of the White Sea and inland waters of the European North. Abstract of reports of the international conf.]. Petrozavodsk, 1995, pp. 143–144. (In Russian)
- Krylov A.V., Chalova I.V., Shevchenko N.S. Experimental studies of the influence of beaver (*Castor fiber* L.) waste products on the formation of zooplankton structure (using the development of two different-sized species of cladocerans as an example). *Siberian Ecological Journal*, 2016, no. 4, pp. 600–610. (In Russian)
- Krylov A.V., Zavyalov N.A. Influence of construction activity of beaver (*Castor fiber* L.) on development of zooplankton communities of a small northern river (Iskra River, Rybinsk Reservoir basin). *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological Department*, 1998, vol. 103, pp. 3–7. (In Russian)
- Krylov A.V., Zavyalov N.A. The role of spring floods and rain floods in the development of zooplankton in beaver ponds. *Ecology*, 2000, no. 1, pp. 24–27. (In Russian)
- Krylov A.V., Zavyalov N.A. Zooplankton of a small northern river inhabited by beavers. *Hydrobiological studies in nature reserves*, 1996, pp. 32–41. (In Russian)
- Krylov, A.V. Activity of beavers as an ecological factor affecting the zooplankton of small rivers. *Rus. J. Ecol*, 2002, vol. 33, pp. 350–357. doi: 10.1023/A:1020221911648.
- Kudrin I.A., Ilyin M.Y., Polyantseva E.V., Zaeva I.A. Assessment of water quality of tributaries of the river section of the Cheboksary reservoir based on the analysis of indicator species of zooplankton. *Mater. VI Vseros. nauchnoj ecol. konf. shkol'nikov, studentov, molodezhi i pedagogov, posvyashchennaya Vsemirnym dnyam Vody i Zemli “Voda — istochnik zhizni na Zemle”* [Proc. VI All-Russian scientific ecol. conf. of schoolchildren, students, youth and teachers, dedicated to the World Days of Water and Earth “Water — the source of life on Earth”]. St. Petersburg, OOO Kopi-R Group, 2013, pp. 192–195. (In Russian)
- Kutikova L.A. Rotifers of the fauna of the USSR. Leningrad, Nauka, 1970, 742 p. (In Russian)
- Lobunicheva, E.V., Makarenkova N.N., Ivicheva K.N. et al. Assessing the ecological state of a small river in the urbanized area in terms of phytoplankton, zooplankton and zoobenthos characteristics (the Sodema River of Vologda Oblast as a case study). *Ecosystem Transformation*, 2023, vol. 6(4), pp. 119–140. doi: 10.23859/estr-230922.
- Makeev I.S., Gavrilko D.E. Metazoan plankton as an indicator of the ecological state of small watercourses of Nizhny Novgorod. *Zoologicheskie issledovaniya regionov Rossii i sopredel'nyh territorij: Mater. III Mezhdunar. nauch. konf.* [Zoological studies of the regions of Russia and adjacent territories: Proc. III Int. scientific conf.]. Nizhny Novgorod, NSPU named after K. Minin, 2014, pp. 123–127. (In Russian)
- Mann H.B., Whitney D.R. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Annals of Mathematical Statistics*, 1947, vol. 18, pp. 50–60.
- Margalef R. Information Theory in Ecology. *General Systems*, 1958, vol. 3, pp. 36–71.
- Opredelitel zooplanktona i zoobentosa presnykh vod Evropeyskoy Rossii [Key to Identification of Zooplankton and Zoobenthos of Fresh Water of European Russia]. Moscow, St. Petersburg, KMK Scientific Press, 2010, 495 p.
- Osipov V.V., Bashinsky I.V., Podshivalina V.N. On the influence of the activity of the river beaver — *Castor fiber* (Castoridae, Mammalia) on the biodiversity of ecosystems of small rivers in the forest-steppe zone. *Volga Region Ecological Journal*, 2017, no. 1, pp. 69–83. (In Russian). doi: 10.18500/1684-7318-2017-1-69-83.
- Petin A.N., Lebedeva M.G., Krymskaya O.V. Analysis and assessment of surface water quality. Belgorod, Belgorod State University Publishing House, 2006, 252 p. (In Russian)

- Pielou E. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 1966, vol. 13, pp. 131–144. doi: 10.1016/0022-5193(66)90013-0.
- Rosell F., Bozszer O., Collen P., Parker H. Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems. *Mammal Rev.*, 2005, vol. 35(3–4), pp. 248–276.
- Ruttner-Kolisko A. Proposed formula for calculating body volume of planktonic rotifers. A review of some problems in zooplankton production studies. *Journal of Zoology*, 1976, vol. 24, pp. 419–456.
- Salazkin A.A., Ivanova M.B., Ogorodnikova V.A. Methodical recommendations for the collection and processing of materials in hydrobiological studies on freshwater reservoirs. Zooplankton and its products. Leningrad, GosNIORKh, 1982. 33 p. (In Russian)
- Shannon C.E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Urbana, The university of Illinois press, 1963. 117 p.
- Shitikov V.K., Rosenberg G.S., Zinchenko T.D. Quantitative hydroecology: methods of modern identification. Tolyatti, IEVB RAS, 2003, 463 p. (In Russian)
- Shurganova G.V., Kudrin I.A., Gavrilko D.E., Ilyin M.Yu., Zolotareva T.V., Zhikharev V.S., Golubeva D.O. Changes in the species structure of zooplankton communities of different types of watercourses in the Nizhny Novgorod region as indicators of their water quality and ecological state. *Bioindikaciya v monitoringe presnovodnyh ekosistem III: Mater. Mezhdunar. konf.* [Bioindication in monitoring of freshwater ecosystems III: Proc. Int. Conf.]. St. Petersburg, Svoe Publishing House, 2017, pp. 382–385. (In Russian)
- Sirotnin A.L., Sirotina M.V. Environment-forming influence of *Castor fiber* L. on zooplankton communities of small rivers in the territory of the Kologrivsky Forest State Nature Reserve named after M.G. Sinitsyn. *Principles of Ecology*, 2024, no. 3, pp. 83–95. doi: 10.15393/j1.art.2024.15043. (In Russian)
- Sirotnin A.L., Sirotina M.V. Structure of Zooplanktocenoses of Water Bodies of Zoogenic Origin of Different Types in a Specially Protected Natural Territory. *Inland Water Biology*, 2024, vol. 17, no. 3, pp. 431–441. doi: 10.31857/S0320965224030079
- Sirotnin A.L., Sirotina M.V., 2022. The structure of zooplankton community in different biotopes of small rivers in the Kologrivsky cluster of the Natural State Reserve “Kologrivsky Forest”. *Ecosystem Transformation*, 2022, vol. 5(4), pp. 37–47. doi: 10.23859/estr-220311.
- Sirotina M.V. Changes in the structure of zooplankton communities of beaver ponds under the influence of zoogenic factor. *All-Russian scientific and practical journal "Water. Chemistry and Ecology"*, 2019, no. 7–9, pp. 72–80.
- Sirotina M.V., Muradova L.V., Dyukova A.S., Sokolova T.L. Assessing the environmental status of the Zeya River by the state of aquatic communities at the construction site of the Amur gas chemical complex. *Ecosystem Transformation*, 2023, vol. 6(3), pp. 120–141. doi: 10.23859/estr-220314.
- Sládeček V. System of water quality from the biological point of view. *Arch. Hydrobiol.*, 1973, vol. 7, pp. 1–218.
- Sörensen T. Method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *Biol. kriter. Copenhagen*, 1948, vol. 4, pp. 1–34.
- Spath H. Cluster analysis algorithms. Chichester, UK, Ellis Horwood, 1980, 226 p.
- Wilcoxon F. Individual Comparisons by Ranking Methods. *Biometrics Bulletin*, 1945, vol. 1, no. 6, pp. 80–83. DOI: 10.2307/3001968.
- Zaitsev V.A., Sirotina M.V., Muradova L.V., Sitnikova O.N. Beavers in Nature Reserves of the European Part of Russia. *Bobry zapovednika “Kologrivskij les”* [Beavers of the Kologrivsky Forest Nature Reserve]. Velikiye Luki, Velikiye Luki Printing House LLC, 2018, pp. 125–180. (In Russian)
- Zavyalov N.A., Khlyap L.A., Kataev G.D. et al. Beavers in the Nature Reserves of the European Part of Russia. Velikiye Luki, Velikiye Luki Printing House LLC, 2018. 538 p. (In Russian)
- Zharkov I.V. Results of the settlement of river beavers in the USSR. *Proceedings of the Voronezh state reserve*, 1969. vol. XVI, pp. 10–51. (In Russian)
- Zharkov I.V., Sokolov V.E. River beaver (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) in the USSR. *Acta Theriologica*. 1967, vol. XII, no. 3, pp. 27–46. (In Russian)

ZOOPLANKTON OF VARIOUS BEAVER PONDS IN PROTECTED TERRITORY OF KOSTROMA ZAVOLZHIE REGION

A. L. Sirotnin^{1,*}, A. V. Krylov², M. V. Sirotina^{1,3},

¹Kostroma State University

156005 Kostroma, Dzerzhinskogo st., 17/11, e-mail: *lasirotnin@yandex.ru

²Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences

152742 Borok, Russia

³M.G. Sinitsyn State Nature Reserve “Kologrivsky Forest”,

157440, Kostroma Region, Kologriv, Nekrasova Street, 48

Revised 27.08.2025

The paper examines structural features of hydrobiont communities in small watercourses of the European part of Russia under conditions of flow regulation by the Eurasian beaver. The research was conducted in the territory of the M.G. Sinitsyn State Nature Reserve “Kologrivsky Forest”, where direct anthropogenic impact on the

watercourses is excluded. The parameters of zooplankton development were used as an indicator of the impact of beaver activities. A comparison of the abiotic conditions and the main characteristics of zooplankton communities in flowing and beaver-regulated sections of small watercourses is presented. It is shown that in zoogenically transformed conditions, compared to flowing areas, the water transparency, pH and specific electrical conductivity are lower, and the temperature and BOD₅ are higher. Zooplankton in conditions of flow regulation by beavers is characterized by an increase in comparison with flowing sections, zooplankton is characterized by: greater specific species richness, increased abundance, biomass, higher values of the Shannon species diversity index and saprobity, but lower values of the Pielou index. An original classification of beaver ponds is presented, based on the morphological features of the floodplain of watercourses, the size of the spill, the time of existence of ponds and the duration of residence of beaver families. The abiotic characteristics of each type of pond and the features of the development of zooplankton communities were analyzed. Based on the features of qualitative composition, quantitative characteristics, and the ratio of taxonomic and ecological groups of planktonic invertebrates, two diametrically different types of beaver ponds were identified: ponds on river sections with high floodplains and perennial ponds on streams. In ponds on river sections with high floodplains the structure of zooplankton communities is characterized by typical features of the consequences of zoogenic eutrophication, in perennial ponds on streams — of anthropogenic eutrophication. Ponds of other types present modifications of the processes of zooplankton communities organization under the influence of zoogenic factors.

Keywords: zooplankton, small rivers, Kologrivsky Forest Nature Reserve, beaver ponds, zoogenic succession