

УДК 574.583

ДИНАМИКА СОСТАВА ЗООПЛАНКТОНА НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ СЕВЕРНАЯ ДВИНА И НЕКОТОРЫЕ ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЕГО ЧИСЛЕННОСТЬ

© 2021 г. Е. Н. Имант^а, *, А. П. Новоселов^а

^аФедеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаверова УрО РАН, Россия 163000 Архангельск, наб. Северной Двины, 23

*e-mail: ekaterinaimant@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.04.2020 г.

После доработки 22.06.2020 г.

Принята к публикации 30.06.2020 г.

Проанализирована многолетняя динамика таксономического состава зоопланктона нижнего течения р. Северная Двина и оценено влияние некоторых гидрохимических факторов на его численность. Установлено, что видовой перечень зоопланктона за полувековой период включает 141 вид: в 1965 г. общий список состоял из 98 таксонов, в 2012–2019 гг. — из 104. Приведены результаты анализа пространственно-временного распределения численности зоопланктона и его таксономических групп. Выявлены значительное увеличение численности организмов за счет веслоногих ракообразных и перестройка таксономической структуры зоопланктона на нижних участках обследованной акватории. В 2019 г. впервые за весь период исследований отмечены изменения в структурообразующем комплексе зоопланктона. Установлено, что видовое разнообразие имеет высокие значения в условиях “очень загрязненных” и “грязных” вод, что свидетельствует о сложной структуре сообществ зоопланктона. Основным фактором, влияющим на горизонтальное распределение численности зоопланктона, является содержание растворенного в воде кислорода.

Ключевые слова: зоопланктон, таксономический состав, видовое разнообразие, численность, многолетняя динамика, Северная Двина

DOI: 10.31857/S0367059721010042

Изучение водных объектов Арктической зоны Российской Федерации — одно из приоритетных направлений государственной политики в Арктике. Этот регион сильно подвержен изменениям климата, отличается низкой устойчивостью природной среды к антропогенным воздействиям, замедленным восстановлением нарушенных экосистем и ландшафтов. Поэтому актуален экологический мониторинг состояния и изменений во времени арктических пресноводных экосистем [1, 2].

Важный компонент водных экосистем, участвующий в трансформации органики, формировании потоков веществ и энергии, — зоопланктон. Организмы-фильтраторы участвуют в естественном самоочищении водоемов, что важно при повышенных антропогенных нагрузках. Параметры видового богатства, разнообразия, размерно-массовой структуры и доминирования зоопланктона — чувствительные индикаторы антропогенного изменения условий [3].

Среди основных арктических устьев рек России необходимо выделить интенсивно освоенное

в промышленном и транспортном аспектах устье р. Северная Двина, являющееся сложным гидрохимическим объектом, находящимся под влиянием морских вод Белого моря и пресных вод реки [4].

Начало изучения зоопланктона водных объектов Архангельской области относится к концу XIX—началу XX вв. [5]. Дальнейшие исследования зоопланктона нижнего течения р. Северная Двина проводились Отделом гидрологии и водного хозяйства Карельского филиала АН СССР в 1965–1966 гг. и входили в программу комплексных работ, задачами которой являлось изучение влияния промышленных стоков предприятий целлюлозно-бумажной промышленности на зоопланктон [6]. В конце XX—первом десятилетии XXI вв. планомерные гидробиологические наблюдения велись ФГБУ “Северное УГМС” на акватории всего Северодвинского бассейна [7] и были опубликованы результаты изучения техногенного влияния крупных предприятий на структуру планктонной фауны в низовьях р. Северная Двина [4, 8, 9]. Последние данные по зоопланкто-

ну нижнего течения Северной Двины относятся к 2013–2014 гг. [10].

В представленных обзорах есть несоответствия в определениях видовой принадлежности зоопланктона. Например, представители рода *Bosmina* отмечены под 15 видовыми названиями в 1965 г. и под 5 в 2013–2014 гг., хотя по данным, полученным в ходе молекулярно-генетических исследований, установлено только 2 вида этого рода, обитающих в водах России. За прошедший период изменилось систематическое положение и некоторых видов коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных [11].

Устьевые области рек являются продуктивными, экологически и социально значимыми экосистемами, поддерживающими разнообразные формы жизни, но высокий уровень влияния взаимодействующих стрессовых факторов привел к тому, что показатели вымирания пресноводных организмов намного выше, чем у наземных видов [12, 13]. В значительной степени мало изучены [13] воздействия факторов среды и механизмы формирования структуры зоопланктона в речных экосистемах. Учитывая, что понимание пространственно-временных изменений функциональных признаков важно для выяснения фундаментальных экологических процессов, определяющих разнообразие видов, структуру сообщества и функционирование экосистем [14], выявление и описание особенностей структурных характеристик улучшат понимание экологической роли зоопланктона в экотонной водной системе, а большой объем накопленной информации о составе зоопланктона нижнего течения р. Северная Двина за значительный временной промежуток позволит перейти к анализу многолетней динамики его состава, что может позволить оценить климатогенные и антропогенные тренды.

Цель настоящей работы — анализ многолетней динамики состава, структуры, биоразнообразия, горизонтального распределения зоопланктона нижнего течения р. Северная Двина и оценка роли факторов среды (температура воды, кислотность, содержание растворенного кислорода), определяющих его численность в локальном масштабе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Многолетняя динамика качественного и количественного состава зоопланктона. Для анализа динамики составов зоопланктона нами использованы опубликованные данные, относящиеся к летним периодам 1965 г. [6], 1985 г. (сведения ограничиваются значениями численности и индекса видового разнообразия Шеннона) [8], вегетационным периодам 2012–2014 гг. [7, 10, 15, 16], а также материалы, собранные с июня по октябрь 2018–2019 гг. в

рамках программы ФГБУ “Северное УГМС” и Госзадания на проведение фундаментальных и прикладных исследований ФИЦКИА РАН в нижнем течении р. Северная Двина.

Отбор проб в 2012–2014 и 2018–2019 гг. проводили на сети пунктов наблюдений, установленных согласно РД 52.24.309-2016 “Организация и проведение режимных наблюдений за состоянием и загрязнением поверхностных вод суши”: № 1 — в черте с. Усть-Пинега (левый и правый берег, середина реки); № 2 — 1 км выше устья р. Пинега (середина реки); № 3 — в черте г. Новодвинск (левый и правый берег); № 4 — в черте г. Архангельск у ж/д моста (левый и правый берег); № 5 — в протоке Кузнечиха (левый и правый берег); № 6 — в рукаве Корабельный (середина реки); № 7 — в протоке Маймакса (левый и правый берег); № 8 — в рукаве Никольский, с. Рикасиха (середина реки) (рис. 1). Всего за период исследований на наблюдательных пунктах водотока с поверхностного горизонта в соответствии с общепринятыми в гидробиологии методиками [17] отобрано и проанализировано 307 зоопланктонных проб, в том числе в 2012 г. — 60 проб, 2013 г. — 60, 2014 г. — 53, 2018 г. — 70, 2019 г. — 64. Видовую принадлежность организмов устанавливали при помощи соответствующих определителей зоопланктона [11].

Сообщества зоопланктона характеризовали по видовому составу, количеству видов, численности (N), соотношению таксономических групп ($N_{\text{Rotifera}}/N_{\text{Cladocera}}/N_{\text{Copepoda}}$). Доминантные виды в сообществах выделяли по относительной численности при нижнем уровне доминирования не менее 10%. Для анализа видового разнообразия сообществ зоопланктона применяли индекс разнообразия Шеннона (H_N) [17], рассчитанный по средней численности для каждого года исследований (2012–2014 и 2018–2019 гг.).

Факторы, определяющие современную численность зоопланктона экотонной водной системы Северной Двины. Комплексность исследований в 2018 г. обеспечивалась одновременностью проведения измерений температуры, определения кислотности и содержания растворенного кислорода в воде на каждом пункте наблюдений. Анализ проб воды выполняли в лаборатории ФГБУ “Северное УГМС” по аттестованным методикам: РД 52.24.496-2018 “Методика измерений температуры, прозрачности и определения запаха воды”; РД 52.24.495-2017 “Водородный показатель вод. Методика измерений потенциометрическим методом”; РД 52.24.419-2019 “Массовая концентрация растворенного кислорода в водах. Методика выполнения измерений йодометрическим методом”.

Статистическую обработку результатов (средняя арифметическая, ошибка средней арифметической, медиана) и корреляционный анализ между показателями среды и численностью зоо-

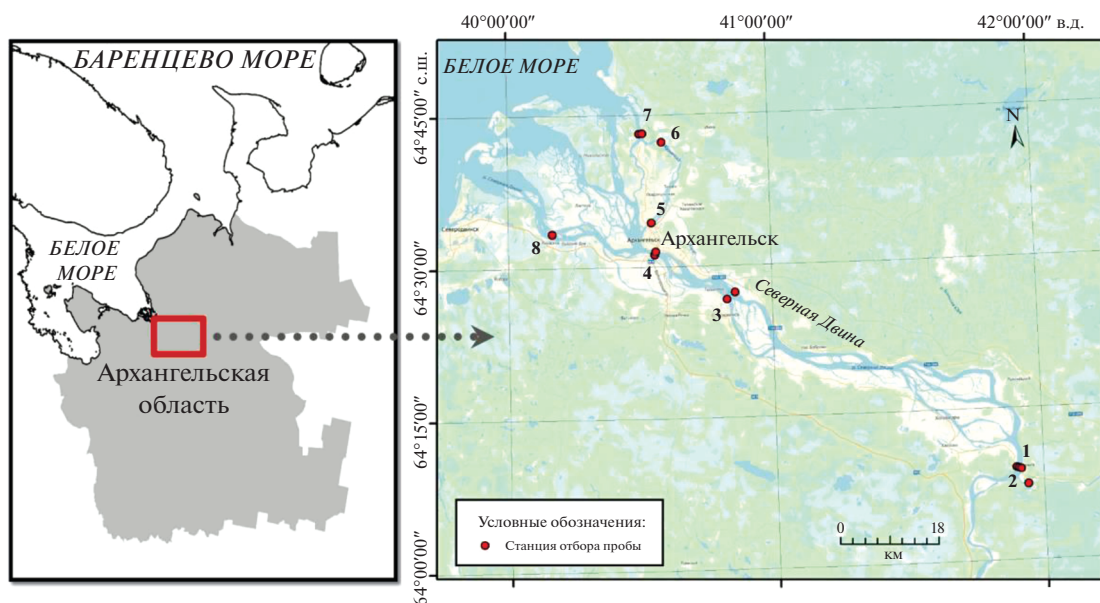


Рис. 1. Карта-схема нижнего течения р. Северная Двина и станции отбора гидробиологических проб.

планктона и его отдельных групп выполняли в программном продукте по обработке аналитической информации SPSS Statistics. Для расчета коэффициента корреляции Пирсона использован массив гидробиологических и гидролого-гидрохимических данных за 2018 г. (70 сопряженных проб).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Многолетняя динамика качественного и количественного состава зоопланктона

Зоопланктон нижнего течения р. Северная Двина представлен тремя крупными таксономическими группами микро- и мезозоопланктона — Rotifera, Cladocera, Copepoda. За весь период исследований идентифицирован 141 вид, среди которых 41.1% видов относятся к надотряду Cladocera (табл. 1). Анализ полученных данных показал, что за период с 1965 г. по настоящее время состав зоопланктонной фауны обследованной акватории претерпел существенные изменения, вероятно, обусловленные ростом антропогенной нагрузки на экосистему и уровня загрязнения водной среды [7, 15, 16, 18].

В ходе климатических и антропогенных изменений [19], происходивших с лотической системой в течение более 45 лет, в составе зоопланктона отмечено 5 новых для фауны видов Rotifera, 9 — Cladocera и 6 — Copepoda, не указанных в сводке 1965 г. В то же время в период с 2012 г. по 2019 г. по сравнению с 1965 г. в пробах перестали встречаться 11.3% видов коловраток. Все новые для фауны виды Rotifera имеют всесветное распространение. При этом особое внимание заслуживает

Brachionus quadridentatus, являющийся показателем β -мезосапробных условий и способный к жизни в условиях пресных, солоноватоводных и морских вод, т.е. толерантным к значительным колебаниям солености.

Среди Cladocera зафиксированы виды с неустановленной сапробной валентностью: 2 холодноводных вида с ограниченным северным ареалом — *Bythotrephes cederstroemii* и *Eurycercus (Teretifrons) glacialis*, а также обитатель торфяных болот *Ophryoxus gracilis*. Все остальные виды имеют голарктическое распространение, среди которых отмечены как олигосапробы, так и β -мезосапробы.

Наиболее постоянной в многолетнем аспекте группой по представленности видов в общем списке являлись Copepoda. Это объясняется как трофическими особенностями организмов и их связями со средой, поскольку основу группы веслоногих составляют ракообразные, добывающие пищу в толще воды путем ее захвата, дополняя процесс активным поиском подвижной добычи [11], так и способностью Copepoda уходить от нападения хищников, что связано с их высокой двигательной активностью [20].

Начиная с 2012 г., количество видов, отмеченных в нижнем течении р. Северная Двина, варьировало от 42 до 66 в 2019 г., при этом наибольшего развития во все годы достигали ветвистоусые ракообразные. Обычно при росте уровня загрязнения индекс видового разнообразия снижается и имеет низкие значения [21, 22]. По комплексным оценкам ФГБУ «Северное УГМС», воды нижнего течения реки соответствуют III (разряд «б») и

Таблица 1. Таксономический состав зоопланктона в нижнем течении р. Северная Двина

Виды	Годы исследований					
	1965*	2012**	2013**	2014**	2018	2019
Rotifera						
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	+	+	+	+	+	+
<i>A. herricki</i> Guerne, 1888	+		+	+	+	+
<i>Asplanchna</i> sp.	+			+	+	+
<i>Brachionus angularis</i> Gosse, 1851	+					
<i>Br. calyciflorus calyciflorus</i> Pallas, 1776	+		+	+	+	+
<i>Br. diversicornis</i> (Daday, 1883)	+					
<i>Br. quadridentatus</i> Hermann, 1783				+		
<i>Brachionus</i> sp.	+				+	
<i>Cephalodella</i> sp.					+	
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet, 1892	+					+
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	+			+	+	+
<i>Euchlanis</i> sp.	+			+		
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	+					+
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)	+			+		+
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	+		+	+	+	+
<i>K. cruciformis</i> (Thompson, 1892)	+					
<i>K. quadrata</i> (O.F. Müller, 1786)	+			+	+	+
<i>Lecane cornuta</i> (Müller, 1786)						+
<i>L. luna</i> (Müller, 1776)	+					
<i>Lecane</i> sp.					+	+
<i>Lepadella ovalis</i> (Müller, 1786)	+					
<i>Mytilina</i> sp.					+	
<i>Notholca acuminata</i> (Ehrenberg, 1832)	+				+	
<i>Notholca</i> sp.					+	
<i>Ploesoma hudsoni</i> (Imhof, 1891)	+					+
<i>Ploesoma truncatum</i> (Levander, 1894)	+					
<i>Ploesoma</i> sp.				+	+	+
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1925	+					
<i>P. luminosa</i> Kutikova, 1962	+					
<i>P. vulgaris</i> Carlin, 1943	+				+	
<i>Polyarthra</i> sp.				+	+	+
<i>Synchaeta baltica</i> Ehrenberg, 1834	+					
<i>S. grandis</i> Zacharias, 1893	+					
<i>S. stylata</i> Wierzejski, 1893	+					
<i>Synchaeta</i> sp.	+				+	+
<i>Testudinella</i> sp.					+	
<i>Trichocerca cylindrica</i> (Imhof, 1891)	+					
<i>Tr. porcellus</i> (Gosse, 1851)	+					
<i>Tr. pusilla</i> (Jennings, 1903)	+					
<i>Trichocerca</i> sp.	+			+	+	+
<i>Trichotria curta</i> (Skorikov, 1914)	+					
<i>Tr. pocillum</i> (Müller, 1766)	+					
Cladocera						
<i>Acroperus harpae</i> (Baird, 1834)	+	+	+		+	
<i>Alona affinis</i> (Leydig, 1860)	+	+	+		+	+
<i>A. costata</i> G.O. Sars, 1862	+					
<i>A. guttata</i> G.O. Sars, 1862	+				+	
<i>A. quadrangularis</i> (O.F. Müller, 1776)	+	+	+	+	+	+
<i>Alona</i> sp.				+	+	+
<i>Alonella exigua</i> (Lilljeborg, 1853)		+				

Таблица 1. Продолжение

Виды	Годы исследований					
	1965*	2012**	2013**	2014**	2018	2019
<i>Al. nana</i> (Baird, 1843)	+					+
<i>Alonopsis elongatus</i> G.O. Sars, 1862	+	+				
<i>Bythotrephes cederstroemii</i> Schoedler, 1877					+	
<i>Bosmina</i> (<i>Eubosmina</i>) <i>coregoni</i> Baird, 1857	+	+	+	+	+	+
<i>B. (Bosmina) longirostris</i> (O.F. Müller, 1785)	+	+	+	+	+	+
<i>Bosmina</i> sp.	+	+	+	+	+	+
<i>Bosminopsis</i> sp.	+					
<i>Camptocercus fennicus</i> Stenroos, 1898	+					
<i>Ceriodaphnia dubia</i> Richard, 1894		+	+	+	+	+
<i>C. quadrangula</i> (O.F. Müller, 1785)	+	+	+	+		+
<i>C. pulchella</i> G.O. Sars, 1862	+					
<i>Ceriodaphnia</i> sp.			+		+	+
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1785)	+	+	+	+	+	+
<i>Ch. ovalis</i> Kurz, 1875	+	+	+			
<i>Chydorus</i> sp.			+			
<i>Coronatella rectangula</i> (G.O. Sars, 1862)	+				+	+
<i>Daphnia</i> (<i>Daphnia</i>) <i>cucullata</i> G.O. Sars, 1862	+	+	+	+	+	+
<i>D. (D.) cristata</i> G.O. Sars, 1862	+	+	+		+	+
<i>D. (D.) hyalina</i> Leydig, 1860	+					
<i>D. (D.) longiremis</i> G.O. Sars, 1862	+	+				
<i>D. (D.) longispina</i> (O.F. Müller, 1776)	+					+
<i>D. (D.) pulex</i> Leydig, 1860	+					
<i>Daphnia</i> sp.			+	+		+
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Liévin, 1848)	+	+		+	+	+
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch, 1841)	+					+
<i>Disparalona</i> sp.					+	+
<i>Eurycercus</i> (<i>Teretifrons</i>) <i>glacialis</i> Lilljeborg, 1887			+		+	
<i>E. lamellatus</i> (O.F. Müller, 1776)	+					
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer, 1851)	+					
<i>Holopedium gibberum</i> Zaddach, 1855	+					
<i>Ilyocryptus acutifrons</i> G.O. Sars, 1862	+		+	+		+
<i>Il. sordidus</i> (Liévin, 1848)		+	+			
<i>Ilyocryptus</i> sp.	+					
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	+		+		+	
<i>Leydigia leydigi</i> (Schödler, 1863)	+		+			+
<i>Limnosida frontosa</i> G.O. Sars, 1862	+	+	+	+	+	
<i>Macrothrix hirsuticornis</i> Norman & Brady, 1867		+	+	+	+	+
<i>M. laticornis</i> (Jurine, 1820)	+	+	+	+		
<i>Macrothrix</i> sp.					+	
<i>Moina</i> sp.	+					
<i>Monospilus dispar</i> G.O. Sars, 1862	+	+				
<i>Ophryoxus gracilis</i> (G.O. Sars, 1862)				+		
<i>Peracantha truncata</i> (O.F. Müller, 1785)	+					+
<i>Picripleuroxus laevis</i> (G.O. Sars, 1862)	+					
<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine, 1820)						+
<i>Pl. trigonellus</i> (O.F. Müller, 1776)		+				
<i>Pl. uncinatus</i> (Baird, 1850)	+	+				
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus, 1761)	+		+	+	+	+
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller, 1776)	+		+		+	+
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller, 1776)	+		+		+	
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller, 1776)	+	+				

Таблица 1. Окончание

Виды	Годы исследований					
	1965*	2012**	2013**	2014**	2018	2019
Copepoda						
<i>Acanthocyclops vernalis vernalis</i> (Fischer, 1853)	+			+	+	+
<i>A. venustus venustus</i> (Norman & Scott T., 1906)	+					
<i>Acanthocyclops</i> sp.			+			
<i>Calanoida</i> sp.		+	+	+	+	+
<i>C. scutifer scutifer</i> G.O. Sars, 1863		+	+	+	+	+
<i>C. strenuus strenuus</i> Fischer, 1851	+	+	+	+	+	+
<i>C. vicinus vicinus</i> Uljanin, 1875	+					
<i>Cyclops</i> sp.		+			+	+
<i>Cyclopoida</i> sp.			+	+		+
<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus, 1857)	+	+	+			
<i>D. languidoides languidoides</i> (Lilljeborg, 1901)	+					
<i>D. nanus nanus</i> (G.O. Sars, 1863)	+					
<i>Diacyclops</i> sp.					+	+
<i>Ectinosoma</i> sp.				+		+
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (G.O. Sars, 1863)	+					
<i>E. graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)	+					+
<i>Eudiaptomus</i> sp.		+				
<i>Eucyclops macruroides macruroides</i> (Lilljeborg, 1901)	+					
<i>E. macrurus macrurus</i> (G.O. Sars, 1863)	+					
<i>E. serrulatus serrulatus</i> (Fischer, 1851)	+	+	+	+		+
<i>Eucyclops</i> sp.						+
<i>Eurytemora affinis</i> (Poppe, 1880)	+	+	+	+	+	+
<i>E. gracilis</i> (G.O. Sars, 1898)	+	+	+	+	+	+
<i>E. lacustris</i> (Poppe, 1887)		+	+	+	+	+
<i>Eurytemora</i> sp.		+	+	+	+	+
<i>Harpacticoida</i> sp.					+	+
<i>Harpacticus uniremis uniremis</i> Krøyer in Gaimard, 1842–1845?				+		
<i>Harpacticus</i> sp.				+		
<i>Heterocope appendiculata</i> G.O. Sars, 1863	+				+	
<i>Heterocope</i> sp.			+			
<i>Macrocyclus albidus albidus</i> (Jurine, 1820)	+	+				
<i>Macrocyclus</i> sp.					+	+
<i>Megacyclus viridis viridis</i> (Jurine, 1820)	+	+		+	+	+
<i>Mesocyclus leuckarti leuckarti</i> (Claus, 1857)	+	+	+	+	+	+
<i>Paracyclus affinis</i> (G.O. Sars, 1863)		+	+	+		+
<i>P. fimbriatus fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	+	+	+		+	+
<i>Paracyclus</i> sp.					+	+
<i>Platycyclops phaleratus</i> (Koch, 1838)	+		+			+
<i>Thermocyclus crassus crassus</i> (Fischer, 1853)	+					
<i>Th. oithonoides</i> (G.O. Sars, 1863)	+	+	+	+	+	
Rotifera: 43	33	1	4	13	19	17
Cladocera: 58	43	24	26	17	25	26
Copepoda: 40	22	17	17	17	18	23
Итого: 141	98	42	47	47	62	66

Примечание: * — по данным З.И. Филимоновой [6]; ** — по данным М.И. Зметной и ФГБУ “Северное УГМС” [7, 10, 15, 16].

IV (разряд “а”) классам качества и характеризуются как “очень загрязненные” и “грязные” [18]. Индекс видового разнообразия Шеннона, рассчитанный по среднегодовой численности отдельно взятого года для всей акватории, изменялся в диапазоне от 2.00 в 1985 г. до 3.88 бит/экз. в 2014 г., в 2018–2019 гг. индекс составлял 3.55 и 3.67 соответственно. В целом в нижнем течении реки значения индекса видового разнообразия были высокими, что характеризует выравненность структуры сообществ и указывает на значительное видовое богатство зоопланктона.

Хаотичность динамики зоопланктона — это его внутреннее и естественное свойство, используя которое можно охарактеризовать реализованный адаптационный потенциал сообщества [3]. Зоопланктон экотонной водной системы Северной Двины характеризовался количественным разнообразием — численность организмов изменялась в широких пределах как по профилю реки, так и по годам исследований (табл. 2).

В многолетней динамике наиболее высокие показатели обилия зоопланктона наблюдались в 2013–2014 гг., вероятно, вследствие благоприятного комбинированного эффекта воздействия факторов на развитие планктонных животных в исследуемые годы [7, 16]. Структурообразующий комплекс видов по численности за 2012–2019 гг. был представлен 1–4 видами. Основной фон планктона — копепоидный, общими для всех лет исследований являлись ракообразные рода *Eurytemora*, способные обитать в солоноватых водах и которые в отдельные годы достигали до 52.0% от суммарной численности (см. табл. 2). В видовой структуре 2019 г. наблюдалась перестройка, выраженная в смене супердоминантного вида и в целом таксономической группы зоопланктона. Численным ядром планктона в этот год оказался эврибионтный вид, имеющий всесветное распространение и являющийся показателем эвтрофных условий — *Bosmina (Bosmina) longirostris* [23]. В настоящей работе мы не предпринимаем попыток установить причину произошедших структурных трансформаций, оставляя этот вопрос для дальнейшего рассмотрения и анализа.

Похожий видовой состав и структурообразующий комплекс описан для нижних течений рек Сакраменто и Сан-Хоакин в Северной Америке. Солоноватоводный компонент зоопланктона был представлен веслоногими ракообразными рода *Eurytemora* и коловратками рода *Synchaeta*. Обычными представителями пресноводного зоопланктона были типичные виды для рек умеренного пояса — *Bosmina* sp. и *Cyclops* sp. среди ракообразных, а также роды *Keratella*, *Polyarthra*, *Trichocerca*, *Synchaeta* среди коловраток [24].

Следует отметить, что в зоопланктонной фауне большинства таких крупных европейских рек,

как Эльба, Дунай, Луара, Висла, Рейн, наблюдается абсолютное преобладание коловраток [25, 26]. Считается, что представителям ротиферного комплекса легче приспособиться к гидродинамическим условиям рек за счет более короткого времени генерации и потому, что они в меньшей степени выедаются рыбой.

В пространственном аспекте численность организмов на станции р. Северная Двина в черте г. Новодвинск снизилась по сравнению с 1985 г. до 1.5 (2019 г.) — 6 (2013 г.) раз, что можно объяснить постоянным поступлением сточных вод, которые содержат в большом количестве токсичные вещества, подавляющие функционирование биоценозов [4, 9]. На станции р. Северная Двина в протоке Кузнечиха в 2018–2019 гг. по сравнению с 1965 г. произошло увеличение численности зоопланктона до 3 раз. Одной из причин этого может быть несоответствие сроков проведения исследований. Кроме того, в 2000-х годах ряд крупных предприятий (гидролизный завод и Соломбальский целлюлозно-бумажный комбинат) прекратили деятельность, что снизило нагрузку на водную экосистему.

Рассматривая структуру зоопланктона в среднем за весь период исследований и вклад отдельных таксономических групп в формирование численности, мы наблюдаем смену доминантных групп, начиная со станции № 5 р. Северная Двина в протоке Кузнечиха, и в целом численное преобладание *Sopropoda*. В верхних участках акватории основной вклад в развитие зоопланктона вносили ветвистоусые ракообразные (47.3% на станции № 4 — 60.1% на станции № 2), в более нижних на смену им приходили веслоногие ракообразные (до 90.3% на станции № 5), по численности многократно превосходящие суммарные значения групп до выше упомянутой станции в основном за счет солоноватоводных представителей рода *Eurytemora* (табл. 3), что свидетельствовало о значительном их влиянии на пресноводную экосистему р. Северная Двина.

Веслоногие ракообразные рода *Eurytemora* формируют значительные плотности в прибрежных водах по всему миру и доминируют в зоопланктонных сообществах, в частности в Мексиканском и Чесапикском заливах, в устье р. Колумбия и многих других реках Европы, занимая ключевые трофические позиции [27–29]. Отмечается большой интерес к изучению инвазивного вида *Eurytemora affinis*, который выявлен и в нижнем течении р. Северная Двина как переносчику болезней, передающихся через воду [30]. В результате секвенирования микробиома *E. affinis* были обнаружены некоторые предположительно патогенные таксоны, включая *Vibrio cholerae*, *Salmonella*, *Shigella*, *Campylobacter*, *Corynebacterium diphtheriae*, *Yersinia*, *Aeromonas hydrophila* и *Acinetobacter hau-*

Таблица 2. Пространственно-временная динамика численности (N , экз/м³) зоопланктона нижнего течения р. Северная Двина

Статистические показатели	№ 1 – в черте с. Усть-Пинега	№ 2 – 1 км выше устья р. Пинега	№ 3 – в черте г. Новодвинск	№ 4 – в черте г. Архангельска у ж/д моста	№ 5 – протока Кузнечиха	№ 6 – рукав Корабельный	№ 7 – протока Маймакса	№ 8 – рукав Никольский, с. Рикасиha
<i>M</i>	Нет данных	Нет данных	1965 г. (период летней межени) ¹ Нет данных	810	Нет данных	740	350	
<i>M</i>	Нет данных	Нет данных	1985 г. (период летней межени) ² 1040	220	Нет данных	840	440	620
<i>M</i> ± <i>m</i> (min–max) Среднее кол-во видов ± <i>m</i> (min–max) Доминантные виды (%)	245 ± 61 (30–690) 5.8 ± 0.8 (2–10) <i>Eurytemora affinis</i> (16.3), <i>Bosmina</i> (<i>Eubosmina</i>) <i>coregoni</i> Baird, 1857 (13.9), <i>Mesocyclops leuckarti</i> leuckarti (12.2), <i>Eurytemora lacustris</i> (11.8)	76 ± 22 (20–150) 4.4 ± 1.4 (2–10)	265 ± 88 (40–920) 5.6 ± 0.6 (2–8)	303 ± 62 (50–610) 5.8 ± 0.7 (3–10)	437 ± 116 (50–1230) 6.9 ± 1.1 (2–11)	252 ± 78 (50–480) 6.8 ± 1.5 (3–12)	398 ± 201 (40–2130) 5.1 ± 0.6 (3–9)	Нет данных
<i>M</i> ± <i>m</i> (min–max) Среднее кол-во видов ± <i>m</i> (min–max) Доминантные виды (%)	658 ± 257 (40–1980) 5.6 ± 1.6 (2–15)	228 ± 149 (60–820) 4.0 ± 1.5 (2–10)	632 ± 417 (80–4320) 4.2 ± 0.6 (3–9)	1406 ± 656 (60–5380) 5.0 ± 1.1 (2–12)	7242 ± 4707 (60–43600) 5.6 ± 0.9 (2–10)	644 ± 476 (80–2540) 5.6 ± 1.7 (2–12)	3010 ± 1758 (40–18200) 6.3 ± 1.1 (2–11)	Нет данных
<i>M</i> ± <i>m</i> (min–max) Среднее кол-во видов ± <i>m</i> (min–max) Доминантные виды (%)	1375 ± 478 (320–4300) 6.9 ± 0.9 (4–11)	350 ± 41 (260–460) 4.3 ± 0.8 (2–5)	304 ± 59 (100–740) 5.4 ± 0.9 (2–11)	3274 ± 1587 (120–13200) 8.6 ± 1.7 (3–17)	5988 ± 2747 (440–23820) 7.6 ± 1.1 (4–14)	1440 ± 735 (140–3960) 8.6 ± 1.9 (3–14)	1045 ± 396 (140–3440) 6.6 ± 0.7 (4–10)	Нет данных
<i>M</i> ± <i>m</i> (min–max) Среднее кол-во видов ± <i>m</i> (min–max) Доминантные виды (%)	421 ± 292 (0–4440) 3.1 ± 0.7 (0–7)	176 ± 99 (40–560) 3.4 ± 0.9 (1–6)	340 ± 169 (0–1520) 4.3 ± 1.7 (0–14)	548 ± 177 (40–1780) 7.6 ± 1.9 (1–18)	2628 ± 784 (0–7860) 5.6 ± 1.0 (0–9)	480 ± 267 (20–1420) 4.8 ± 1.8 (1–11)	1766 ± 718 (0–6540) 6.0 ± 1.7 (0–17)	708 ± 359 (40–1880) 6.2 ± 2.4 (1–12)
<i>M</i> ± <i>m</i> (min–max) Среднее кол-во видов ± <i>m</i> (min–max) Доминантные виды (%)	422 ± 149 (0–1280) 5.1 ± 1.6 (0–14)	148 ± 125 (0–640) 3.2 ± 2.3 (0–12)	678 ± 305 (0–3020) 4.6 ± 1.2 (0–9)	417 ± 178 (10–1580) 5.2 ± 1.4 (0–11)	2004 ± 1215 (0–10960) 5.7 ± 1.9 (0–17)	180 ± 156 (0–800) 2.4 ± 1.6 (0–8)	734 ± 473 (0–4920) 5.5 ± 1.6 (0–15)	435 ± 202 (40–900) 5.5 ± 2.2 (1–11)

Примечание: $M \pm m$ (min–max) — средняя арифметическая и ошибка средней (минимальные и максимальные значения численности); 1 — по данным З.И. Филимоновой [5]; 2 — по данным В.Ф. Бреховских [7]; 3 — по данным М.И. Зметной и ФГБУ “Северное УГМС” [6, 9, 12, 18].

Таблица 3. Среднемноголетняя численность (N) таксономических групп зоопланктона нижнего течения р. Северная Двина

Станции	N_{Rotifera}	$N_{\text{Cladocera}}$	N_{Copepoda}	$N_{\text{Rotifera} + \text{Cladocera} + \text{Copepoda}}$
№ 1 – в черте с. Усть-Пинега	215	332	128	675
№ 2 – 1 км выше устья р. Пинега	41	125	42	208
№ 3 – в черте г. Новодвинск	70	200	115	385
№ 4 – в черте г. Архангельск у ж/д моста	435	654	294	1383
№ 5 – протока Кузнечиха	54	339	3681	4074
№ 6 – рукав Корабельный	158	305	241	704
№ 7 – протока Маймакса	50	290	1216	1556
№ 8 – рукав Никольский, с. Рикасиха	68	184	456	708
$M \pm m$	136 ± 48	304 ± 57	772 ± 436	1212 ± 440
(min–max)	(41–435)	(125–654)	(42–3680)	(208–4074)
m_e	69	298	267	706

Примечание: $M \pm m$ (min–max) – средняя арифметическая и ошибка средней (минимальные и максимальные значения численности); m_e – медиана.

Таблица 4. Коэффициенты корреляции численности зоопланктона и его таксономических групп с факторами среды (2018 г.)

Группа	O_2	pH	$T, ^\circ\text{C}$
N_{Rotifera}	$-0.34 (p < 0.01)$	$0.29 (p < 0.05)$	$0.37 (p < 0.01)$
$N_{\text{Cladocera}}$	$-0.26 (p < 0.05)$	$0.26 (p < 0.05)$	$0.33 (p < 0.01)$
N_{Copepoda}	$-0.48 (p < 0.01)$	$0.21 (p > 0.05)$	$0.26 (p < 0.05)$
$N_{\text{Rotifera} + \text{Cladocera} + \text{Copepoda}}$	$-0.56 (p < 0.01)$	$0.31 (p < 0.05)$	$0.38 (p < 0.01)$

soul, при их отсутствии в местах отбора образцов *Eurytemora*. Благодаря приливно-отливным явлениям в устьевых областях рек *Eurytemora affinis* легко перемещается, при этом демонстрируя быструю физиологическую эволюцию и изменение микробиома во время инвазий из прибрежных во внутренние воды, и, как следствие, состав микробного сообщества может иметь серьезные последствия для передачи заболеваний [30].

Факторы, определяющие современную численность зоопланктона экотонной водной системы Северной Двины

В настоящей работе впервые для нижнего течения р. Северная Двина рассмотрена зависимость среднегодовой численности зоопланктона от температуры, pH и содержания растворенного кислорода в воде (по данным 2018 г.). Для определения влияния абиотических факторов среды на развитие зоопланктонных организмов был проведен корреляционный анализ гидролого-гидробиологических характеристик и численности зоопланктона в целом и отдельных его групп. Установлено, что общая среднегодовая численность зоопланктона обратно коррелирует с содержа-

нием растворенного кислорода и выявлена слабая прямая связь с водородным показателем и температурой воды (табл. 4).

Для нижнего течения р. Северная Двина выявлена средняя обратная зависимость численных характеристик Copepoda от содержания растворенного кислорода и слабая прямая – от температурного режима. Подобные зависимости описаны для Новосибирского водохранилища [31], арктических озер бассейна р. Анабар [2], малой р. Ильдъ [32].

Динамика численности ветвистоусых ракообразных и коловраток имела слабую прямую связь с pH и температурой воды, обратную – с содержанием растворенного кислорода. Можно предположить, что в рассматриваемой водной системе наличие других факторов, в числе которых пищевой [3, 20], также оказывает большое влияние на развитие и распространение гидробионтов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Зоопланктон экотонной водной системы Северной Двины на современном этапе состоит из умеренного количества видов и представляет собой достаточно устойчивое и выравненное сообщество.

щество. В его качественном составе за все годы наблюдений наибольшим видовым богатством характеризуются ветвистоусые ракообразные. В целом зоопланктонное сообщество отличается количественным разнообразием как по профилю реки, так и по годам исследований. Динамика численности его различных групп имеют свою специфику, которая определяется режимом лотической водной системы, экологическими условиями среды обитания гидробионтов, а также приспособительными особенностями самих организмов. В структуре зоопланктона отмечена трансформация, выраженная в смене супердоминантного вида и в целом таксономической группы зоопланктона. По результатам корреляционного анализа основным фактором среди климат-зависимых переменных, влияющим на распространение зоопланктона, является содержание растворенного кислорода. Полученные данные по фауне зоопланктона нижнего течения р. Северная Двина нельзя считать исчерпывающими и необходимо дальнейшее проведение мониторинговых исследований. При этом дополнительного и более детального анализа требует в целом рассмотрение типа Rotifera и структурных перестроек, произошедших в зоопланктонном сообществе в 2019 г.

Авторы выражают благодарность руководству ФГБУ “Северное УГМС” за предоставленные данные по гидрохимии и гидрологии исследуемой акватории, без которых оценить влияние факторов среды на зоопланктон невозможно. Работа частично выполнена в рамках государственного задания “Исследование закономерностей формирования пресноводной ихтиофауны Европейского Северо-Востока России в условиях меняющегося климата и воздействия антропогенных факторов” (тема № 0332-2019-0001), проекта РФФИ № 18-05-01041 “Биогеохимические процессы на границе раздела река–море в Европейской Субарктике: экосистемный подход”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Имант Е.Н., Зметная М.И., Новоселов А.П.* Оценка качества вод нижнего течения реки Северная Двина на основании анализа индикаторных видов зоопланктона // Проблемы региональной экологии. 2020. № 1. С. 12–20.
2. *Фролова Л.А., Назарова Л.Б., Пестрякова Л.А.* и др. Анализ влияния климат-зависимых факторов на формирование зоопланктонных сообществ арктических озер бассейна реки Анабар // Сибирский экологич. журн. 2013. № 1. С. 3–15.
3. *Мухомтова О.В., Болотов С.Э., Тарасова Н.Г.* и др. Зоопланктон урбанизированного водоема и факторы, определяющие его развитие (на примере озера Большое Васильевское, г. Тольятти, Самарская область) // Поволжский экологич. журн. 2015. № 4. С. 409–421.
4. *Воробьева Т.Я., Собко Е.И., Забелина С.А.* Пространственно-временная изменчивость структуры планктонных сообществ экосистемы устья р. Северной Двины // Вестн. Север. (Аркт.) федер. ун-та. Сер. “Естественные науки”. 2010. № 3. С. 36–42.
5. *Величковский В.А.* Фито- и зоопланктон Северной Двины вблизи Архангельска // Труды Полярного хим.-бактериол. ин-та. Архангельск, 1927. Т. 1. С. 152–156.
6. *Филимонова З.И.* Зоопланктон приустьевых участков и дельты реки Северной Двины // Водные ресурсы Карелии и пути их использования. Петрозаводск, 1970. С. 111–135.
7. Обзор загрязнения окружающей среды на территории деятельности ФГБУ “Северное УГМС” за 2013 год. Архангельск, 2014. 236 с.
8. *Бреховских В.Ф., Волкова З.В., Колесниченко Н.Н.* Проблемы качества поверхностных вод в бассейне Северной Двины. М.: Наука, 2003. 233 с.
9. *Воробьева Т.Я., Собко Е.И., Шорина Н.В., Забелина С.А.* Среодообразующая роль планктонных сообществ экосистемы устья Северной Двины // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2010. Т. 12. № 1(4). С. 920–924.
10. *Зметная М.И., Плакуева М.В.* Видовое разнообразие и структура зоопланктонного сообщества водотоков Субарктики (на примере Архангельской области) // Арктика: экология и экономика. 2018. № 1(29). С. 68–83.
11. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1: Зоопланктон / Под ред. Алексеева В.Р., Цалолихина С.Я. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2010. 495 с.
12. *Wei Xiong, Jie Li, Yiyong Chen* et al. Determinants of community structure of zooplankton in heavily polluted river ecosystems // Scientific Reports. 2016. V. 6. P. 22043.
13. *Neumann-Leitão S, Melo Pamc, Schwamborn R.* et al. Zooplankton From a Reef System Under the Influence of the Amazon River Plume // Frontiers in microbiology. 2018. V. 9. P. 355.
14. *Bertelsmeier C.* Functional trait ecology in the Anthropocene: a standardized framework for terrestrial invertebrates // Funct. Ecol. 2017. V. 31. P. 556–557.
15. Обзор загрязнения окружающей среды на территории деятельности ФГБУ “Северное УГМС” за 2012 год. Архангельск, 2013. 197 с.
16. Обзор загрязнения окружающей среды на территории деятельности ФГБУ “Северное УГМС” за 2014 год. Архангельск, 2015. 222 с.
17. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Под ред. Абакумова В.А. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 319 с.
18. Обзор загрязнения окружающей среды на территории деятельности ФГБУ “Северное УГМС” за 2018 год. Архангельск, 2019. 225 с.
19. *Новоселов А.П., Студенов И.И.* Факторы техногенного воздействия на бассейн реки Северная Двина // Вестн. Север. (Аркт.) федер. ун-та. Сер. “Естественные науки”. 2014. № 2. С. 32–40.

20. Фенева И.Ю., Разлуцкий В.И., Гладышев М.И. и др. Факторы динамики сообществ планктонных ракообразных в эвтрофных условиях // Экология. 2019. № 1. С. 47–54.
21. Крылов А.В. Зоопланктон равнинных малых рек / Отв. ред. Комов В.Т. М.: Наука, 2005. 263 с.
22. Орлова Ю.С. Использование индексов биологического разнообразия для анализа альгофлоры бассейна р. Алатырь // Вестн. Мордовского ун-та. 2013. № 3–4. С. 53–57.
23. Кулаков Д.В. Использование показателей зоопланктона в оценке качества вод двух озер бассейна Финского залива // Принципы экологии. 2017. № 3. С. 93–100.
24. Orsi J.J., Mecum W.L. Zooplankton distribution and abundance in the Sacramento-San Joaquin delta in relation to certain environmental factors // Estuaries. 1986. V. 9. P. 326–339.
25. Napiórkowski Paweł, Napiórkowska Teresa. The diversity and longitudinal changes of zooplankton in the lower course of a large, regulated European river (the lower Vistula River, Poland) // Biologia. 2013. V. 68/6. P. 1163–1171.
26. Zimmermann-Timm H., Holst H., Kausch H. Spatial dynamics of rotifers in a large lowland river, the Elbe, Germany: How important are retentive shoreline habitats for the plankton community? // Hydrobiologia. 2007. V. 593. P. 49–58.
27. Neumann-Leitão S., Eskinazi-Sant'anna E.M., Gusmão L.M.O. et al. Diversity and distribution of the mesozooplankton in the tropical southwestern Atlantic // J. Plankton Res. 2008. V. 30. P. 795–805.
28. Melo P.A.M.C., Melo Júnior M., Macedo S.J. et al. Copepod distribution and production in a mid-Atlantic ridge archipelago // Anais Acad. Bras. Ciênc. 2014. V. 86. P. 1719–1733.
29. Costalago D., Garrido S., Palomera I. Comparison of the feeding apparatus and diet of European sardines *Sardina pilchardus* of Atlantic and Mediterranean waters: ecological implication // J. Fish Biol. 2015. V. 86. P. 1348–1362.
30. Eyun S.-I., Soh H. Young, Posavi M. et al. Evol. history of chemosensory-related gene families across the Arthropoda // Mol. Biol. Evol. 2017. V. 34(8). P. 1838–1862.
31. Ермолаева Н.И., Зарубина Е.Ю., Двуреченская С.Я. Суточная динамика гидрохимических показателей и зоопланктона в литорали Новосибирского водохранилища // Поволжский экологич. журн. 2016. № 2. С. 155–166.
32. Крылов А.В., Цветков А.И., Малин М.И. Вертикальное распределение зоопланктона малой реки // Поволжский экологич. журн. 2009. № 1. С. 47–53.