

**Экспериментальные исследования влияния
продуктов жизнедеятельности бобров (*Castor fiber* L.)
на формирование структуры зоопланктона
(на примере развития двух разноразмерных видов
ветвистоусых ракообразных)**

А. В. КРЫЛОВ¹, И. В. ЧАЛОВА¹, Н. С. ШЕВЧЕНКО¹, О. Л. ЦЕЛЬМОВИЧ¹,
А. В. РОМАНЕНКО¹, В. Л. ЛАВРОВ²

¹ Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, Борок,
E-mail: krylov@ibiw.yaroslavl.ru

² Воронежский государственный природный биосферный заповедник им. В. М. Пескова
394080, Воронеж, Госзаповедник, Центральная усадьба
E-mail: lavrov-V-L@mail.ru

Статья поступила 03.08.15

Принята к печати 02.10.15

АННОТАЦИЯ

Эксперименты в микрокосмах показали, что продукты жизнедеятельности бобров (ПЖБ) способствуют увеличению концентрации общего азота (N) и общего фосфора (P), снижению величины N/P в воде, повышению численности и биомассы бактериопланктона. В этих условиях увеличивается численность и биомасса раздельно обитающих в микрокосмах мелкой *Ceriodaphnia dubia* Richard и крупной *Daphnia (Stenodaphnia) magna* Straus. При совместном обитании этих ракообразных в условиях влияния ПЖБ наблюдается более интенсивное увеличение численности и биомассы *D. magna*, а в аналогичных вариантах опыта без ПЖБ – *Ceriodaphnia dubia*. Результаты биотестирования свидетельствуют, что в воде, в которой благодаря ПЖБ массово представлена *Daphnia magna*, снижается количество отрожденной молодежи *Ceriodaphnia dubia*. Предполагается, что продукты жизнедеятельности крупноразмерных представителей рода *Daphnia* угнетают плодовитость мелких видов Cladocera. Это, наряду с большей конкурентоспособностью крупных видов ветвистоусых рачков в условиях высокого уровня кормовой базы, определяет формирование в бобровых прудах сообществ зоопланктона, отличающихся высокой численностью и биомассой и низкой выравненностью.

Ключевые слова: жизнедеятельность бобров, разноразмерные виды, *Daphnia (Stenodaphnia) magna* Straus, *Ceriodaphnia dubia* Richard, численность, биомасса, бактериопланктон, биотестирование.

Среди факторов, определяющих структуру и функционирование водных экосистем, значительную роль играет жизнедеятельность позвоночных – птиц и млекопитающих. В

морской гидробиологии этому вопросу уделялось и уделяется большое внимание, что позволило показать роль птиц, например, в развитии фитопланктона морей [Головкин,

1967] или китообразных в поддержании первичной продукции океана [Roman, McCarthy, 2010]. С пресноводными экосистемами также тесно связана жизнь позвоночных животных, причем жизнедеятельность некоторых из них оказывает ключевое влияние на сообщества гидробионтов [Чуйков, 1981; Naiman, 1988; Townsend, 1989; Jones et al., 1994; Rosell et al., 2005; Chaichana et al., 2010; Крылов и др., 2012].

В большинстве регионов России, в Европе и Северной Америке одним из ключевых факторов развития сообществ водных организмов является жизнедеятельность бобров (*Castor fiber* L., *C. canadensis* Kuhl.) [Легайда, Рогозянская, 1981; Naiman et al., 1986, 1994; Легайда и др., 1987; Collen, Gibson, 2001; Завьялов и др., 2005; Крылов, 2005; Rosell et al., 2005; Экосистема..., 2007; Restoring the European Beaver..., 2011; и др.]. Изучение равнинных малых рек бассейна Верхней Волги показало, что на зарегулированных и активно эксплуатируемых бобрами участках численность и биомасса зоопланктона достигает рекордных величин благодаря значительному развитию 1–2 видов крупных Cladocera [Крылов, 2002, 2005; Крылов и др., 2007; Krylov, 2011]. Данные полевых и экспериментальных исследований указывают на то, что важную роль в этом играет не только зарегулирование водотоков, но и продукты жизнедеятельности (в данном случае – экскре-

менты) *Castor fiber* [Крылов и др., 2007; Чалова и др., 2012]. Однако до сих пор остается открытым вопрос о механизмах, способствующих столь значительному развитию крупных ветвистоусых рачков, в результате чего в бобровых прудах формируются сообщества зоопланктона, отличающиеся высоким обилием и низкой выравненностью. Цель работы – экспериментальное изучение влияния продуктов жизнедеятельности бобров (ПЖБ) на численность и биомассу двух разноразмерных видов Cladocera при их раздельном и совместном обитании.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Эксперимент, включающий три этапа (табл. 1), проводили в микрокосмах объемом 5 л в июне – июле 2013 и 2014 гг. Все этапы эксперимента имели три повторности и проходили в лабораторных условиях в течение 35–42 сут при температуре воздуха и воды от +18 до +25 °С и освещении лампами дневного света с интенсивностью 500–1000 лк при 16-часовом световом и 8-часовом ночном периодах, содержание растворенного кислорода при постоянной аэрации варьировало от 7,2 до 8,5 мг/л. Экскременты бобров получали из экспериментального бобрового питомника (Воронежский государственный природный биосферный заповедник им. В. М. Песко-

Т а б л и ц а 1
Схема этапов и вариантов эксперимента

Этап	Вариант	<i>n</i>	Начальная плотность посадки в 1 л, экз. (<i>Ceriodaphnia dubia</i> / <i>Daphnia magna</i>)	Концентрация ПЖБ, г/л
1	I	3	0/5	0
	IB*	3	0/5	10
	II	3	0/25	0
	IIБ	3	0/25	10
2	I	3	30/0	0
	II	3	0/30	0
	III	3	15/15	0
	IV	3	25/5	0
	V	3	5/25	0
3	IB	3	30/0	10
	IIБ	3	0/30	10
	IIIБ	3	15/15	10
	IVБ	3	25/5	10
	VБ	3	5/25	10

*Б – вода с добавлением ПЖБ.

ва). Их добавляли в микрокосмы, изначально заполненные отстоянной водопроводной водой, за 4 дня до отбора проб в концентрации 10 г/л, которая, как показали результаты биотестирования [Чалова и др., 2012], вызывала стимуляцию плодовитости *Ceriodaphnia dubia* Richard. Ветвистоусые ракообразные – *C. dubia* и *Daphnia (Stenodaphnia) magna* Straus – брались из лабораторной культуры (Лаборатория физиологии и токсикологии водных животных ИБВВ РАН), где выращивались на дрожжевой суспензии и хлорелле. Особи ветвистоусых ракообразных (*Ceriodaphnia dubia* – 0,3–0,6 мм, *Daphnia magna* – 0,5–1,0 мм) рассаживались в микрокосмы в различных начальных соотношениях (см. табл. 1). В микрокосмах рачки питались развивающимся бактериопланктоном, однако в первый день их посадки в воду добавляли концентрированную суспензию хлореллы (из расчета 7 см³ суспензии на 1 дм³ воды). Для определения численности ракообразных один раз в неделю мерным сосудом объемом 0,1 л собирали 1 л воды. Воду процеживали через планктонную сеть с размером ячеек 64 мкм и далее использовали для биотестирования на *C. dubia* [Методика..., 2007]. Биомассу вычисляли, учитывая разме-

ры организмов [Балушкина, Винберг, 1979]. Во время проведения первого и третьего этапов один раз в неделю измеряли содержание биогенных веществ в воде (общий азот и фосфор) [Гапеева и др., 1984; Методика..., 2004]. В начале, середине и в конце второго и третьего этапов эксперимента методом эпифлюоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома ДАФИ определены количественные и структурные характеристики бактериопланктона [Porter, Feig, 1980]. При анализе данных использовали методы статистики: проверку нормальности проводили по критерию Колмогорова–Смирнова в программе Excel (модуль AtteStat 12.5); среднюю величину, ее ошибку и проверку достоверности различий (по критерию Стьюдента), а также расчет коэффициентов корреляции Пирсона (при $p < 0,05$) проводили с использованием программ STATISTICA 6.0 и Excel (модуль AtteStat 12.5).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В период первого этапа эксперимента при добавлении ПЖБ в воде микрокосмов повышалось содержание азота и фосфора, но снижалась величина их соотношения (табл. 2).

Т а б л и ц а 2

Содержание ($M \pm m$, $p < 0,05$) биогенных веществ и их соотношение в микрокосмах, испытывающих влияние ПЖБ

Этап I		Этап III	
Вариант	N (мг/л) P (мг/л) N/P	Вариант	N (мг/л) P (мг/л) N/P
К*	$0,9 \pm 0,09$ $0,2 \pm 0,02$ $5,9 \pm 0,90$	К	$0,9 \pm 0,07$ $0,1 \pm 0,02$ $19,5 \pm 5,34$
Б**	$12,7 \pm 1,66$ $10,9 \pm 1,56$ $1,2 \pm 0,19$	Б	$19,3 \pm 5,51$ $17,0 \pm 4,01$ $1,2 \pm 0,17$
I	$1,3 \pm 0,26$ $0,2 \pm 0,02$ $6,3 \pm 0,93$	ИБ	$18,6 \pm 3,94$ $14,1 \pm 2,15$ $1,2 \pm 0,14$
ИБ	$15,5 \pm 1,70$ $13,0 \pm 1,03$ $1,2 \pm 0,14$	ИБ	$17,7 \pm 4,24$ $17,3 \pm 3,60$ $1,1 \pm 0,16$
II	$0,9 \pm 0,19$ $0,3 \pm 0,02$ $3,2 \pm 0,64$	IIБ	$13,2 \pm 1,94$ $14,3 \pm 2,23$ $1,0 \pm 0,08$
IIБ	$10,6 \pm 1,17$ $11,4 \pm 2,06$ $1,1 \pm 0,26$	IVБ	$13,2 \pm 3,23$ $13,9 \pm 2,21$ $0,9 \pm 0,10$
–	–	VБ	$14,1 \pm 2,22$ $12,6 \pm 2,52$ $1,2 \pm 0,19$

*К – контроль – отстоянная водопроводная вода; **Б – вода с добавлением ПЖБ.

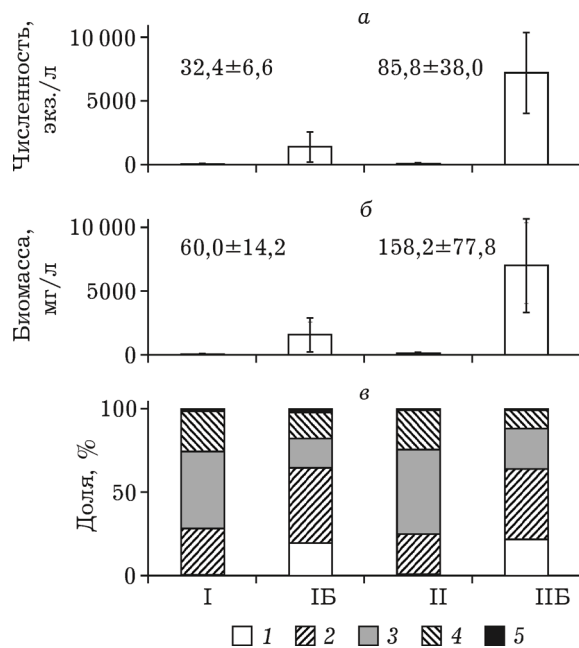


Рис. 1. Средняя ($M \pm m$; $p < 0,05$) за период проведения первого этапа эксперимента численность (а), биомасса (б) и средняя доля разноразмерных особей *Daphnia magna*, мм.

1 - 0,6-1,0; 2 - 1,1-2,0; 3 - 2,1-3,0; 4 - 3,1-4,0; 5 - > 4,1

Достоверно возрастали численность и биомасса *Daphnia magna*, причем наибольшие величины зарегистрированы при большей начальной плотности их посадки (рис. 1, а, б). Увеличение в общей численности доли неполовозрелых особей *D. magna* длиной < 1-2 мм свидетельствует о том, что в условиях влияния ПЖБ наблюдается стимуляция их рождаемости (см. рис. 1, в). Однако в ходе биотестирования воды из микрокосмов, в которые добавляли ПЖБ, и где массово развивалась *D. magna*, выявлено снижение среднего количества молоди, отрожденной в течение 7 сут одной самкой *Ceriodaphnia dubia* (рис. 2, а).

Во время второго этапа эксперимента в отсутствии влияния ПЖБ (см. табл. 1) численность и биомасса бактерий в разных вариантах опыта практически не имели отличий и варьировали в среднем от 3037 до $4917 \cdot 10^3$ кл./мл и от 702 до 1021 мг/м³ (рис. 3, а, б). Основу численности и биомассы микроорганизмов составляли одиночные бактерии диаметром $\leq 2,5$ мкм, относительно высокой в общей численности оказалась доля

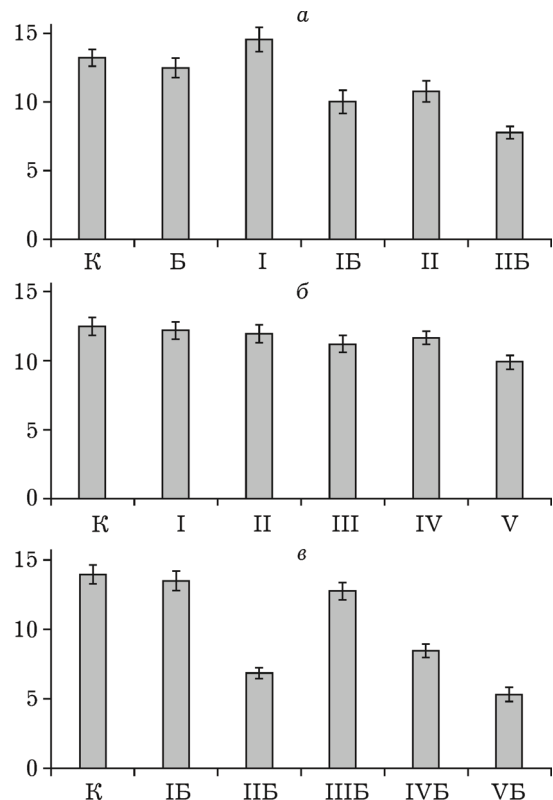


Рис. 2. Среднее ($M \pm m$; $p < 0,05$) количество молоди, отрожденной одной самкой *Ceriodaphnia dubia* за 7 сут в течение проведения первого (а), второго (б) и третьего (в) этапов эксперимента

бактерий, связанных с детритом, а в общей биомассе - нитевидных (см. рис. 3, в, г).

В этих условиях при совместном обитании двух видов рачков численность и биомасса *Ceriodaphnia dubia* оказались ниже, чем в микрокосмах без *Daphnia magna* (рис. 4, а, б). Биомасса *D. magna* при совместном обитании зависела от начальной плотности ее посадки в микрокосмы ($r = 0,98$, $n = 45$) (см. рис. 4, б). Однако во всех вариантах этого этапа эксперимента величины соотношения численности и биомассы *C. dubia* к таковым *D. magna* возрастали (табл. 3). При этом доля групп особей *C. dubia* разных размеров практически не имела различий (рис. 5, а), а максимальная доля группы особей *D. magna* размером до 1 мм отмечена при посадке равного количества двух видов рачков (см. рис. 5, б).

Результаты биотестирования воды показали, что значимое снижение среднего количества молоди, отрожденной одной самкой

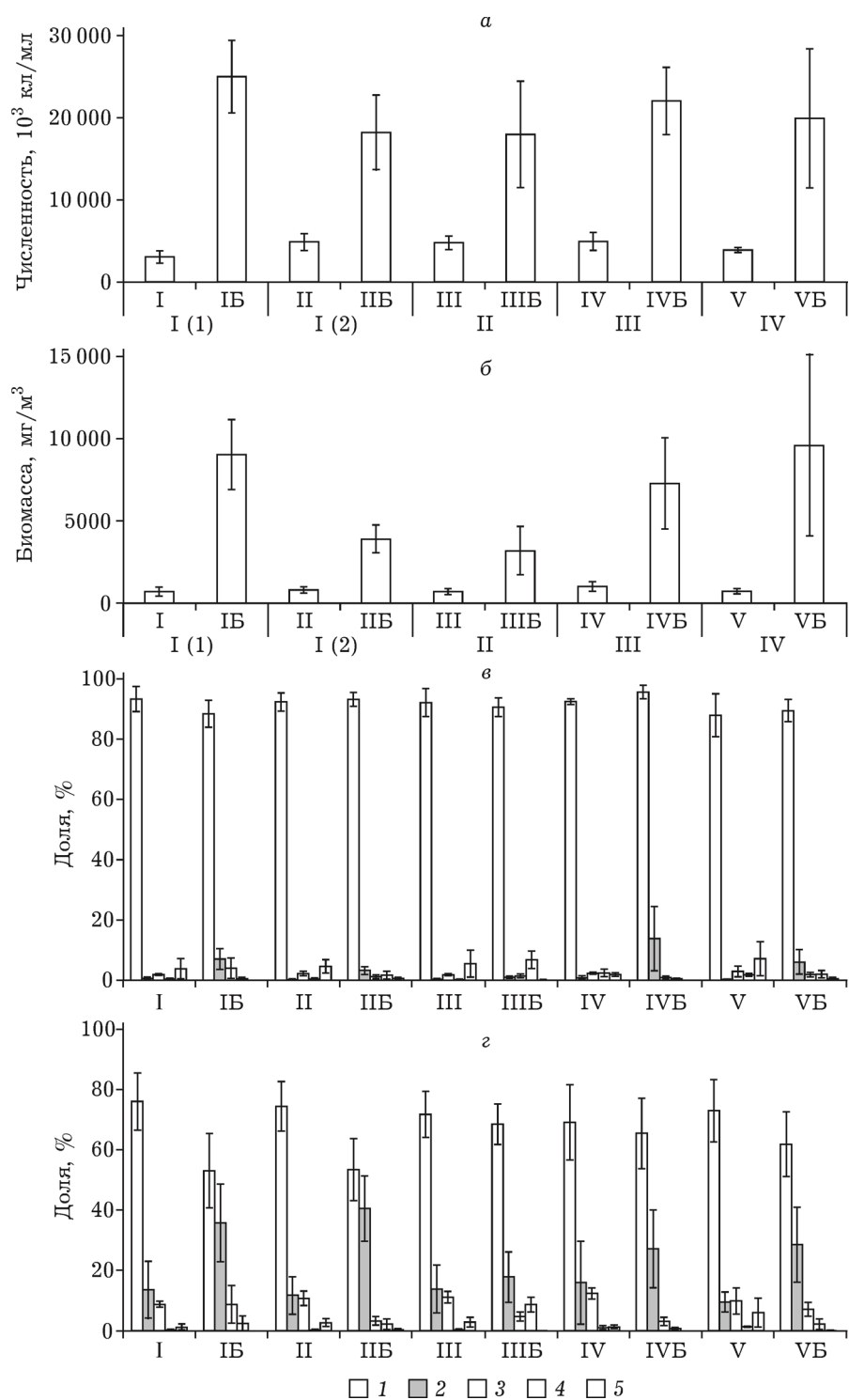


Рис. 3. Средняя ($M \pm m$; $p < 0,05$) за период проведения второго и третьего этапов эксперимента численность (а), биомасса (б) доля разных групп бактерий в общей численности (в) и биомассе (г).

1 – одиночные клетки диаметром $\leq 2,5$ мкм; 2 – нитевидные; 3 – одиночные клетки диаметром $\geq 2,5$ мкм; 4 – микроколонии; 5 – бактерии, ассоциированные с детритом

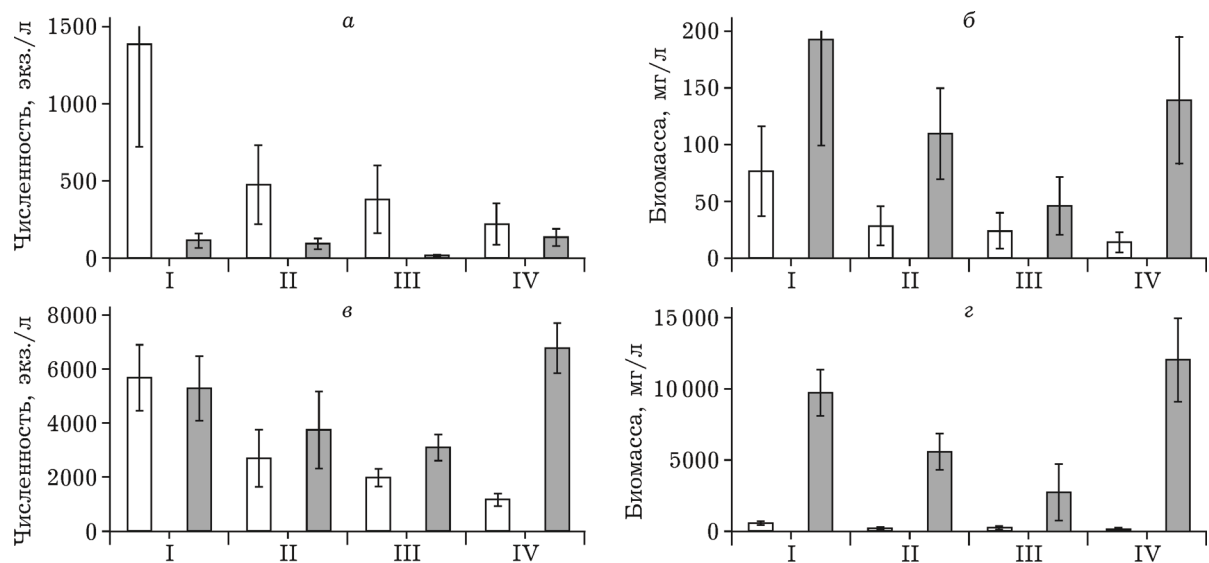


Рис. 4. Средняя ($M \pm m$; $p < 0,05$) за период проведения второго (а, б) и третьего (в, г) этапов эксперимента, численность (а, в) и биомасса (б, г) *Ceriodaphnia dubia* (1) и *Daphnia magna* (2)

Ceriodaphnia dubia, наблюдалось только в варианте V (см. рис. 2, б), т. е. в воде, где численность *Daphnia magna* достигала максимальных значений (см. рис. 4).

Во время третьего этапа эксперимента в воде микрокосмов, в которые добавляли ПЖБ, как и на первом этапе, повышалось содержание азота и фосфора, но снижалась величина их соотношения (см. табл. 2).

В этих условиях значительно увеличивались численность (в среднем в 5 раз) и биомасса (в среднем в 8,5 раза) бактериопланктона (см. рис. 3, а, б). По сравнению с аналогичными вариантами второго этапа опыта, в общей численности и биомассе микроорганизмов возрастала доля нитевидных бактерий и

микроколоний, но сокращалась доля одиночных клеток диаметром $\geq 2,5$ мкм и бактерий, ассоциированных с детритом (см. рис. 3, в, г). Очевидно, это связано с пищевыми предпочтениями ветвистоусых ракообразных, которые более охотно потребляли одиночных бактерий диаметром $\geq 2,5$ мкм и бактерий, ассоциированных с детритом.

Численность и биомасса обоих видов ракообразных в микрокосмах оказались значительно выше, чем в аналогичных вариантах опыта без ПЖБ. Наибольшие численность и биомасса *Ceriodaphnia dubia* установлены в условиях монокультуры, а при совместном обитании с *Daphnia magna* эти показатели снижались (см. рис. 4, в, г). Численность

Т а б л и ц а 3

Изменение величин соотношения численности (N) и биомассы (B) *Ceriodaphnia dubia* / *Daphnia magna*

Показатель	Вариант						
	III		IV		V		
	Этап 2	Этап 3	Этап 2	Этап 3	Этап 2	Этап 3	
N	В начале опыта (n_0)	1,0	1,0	5,0	5,0	0,2	0,20
	В среднем за опыт (n_m)	5,11	0,72	22,46	0,64	1,66	0,17
	Изменения (n_0/n_m)	5,11	0,72	4,492	0,128	8,3	0,85
B	В начале опыта (n_0)	0,022	0,022	0,017	0,017	0,001	0,001
	В среднем за опыт (n_m)	7,175	0,037	37,073	0,095	2,350	0,013
	Изменения (n_0/n_m)	326,1	1,7	2180,8	5,6	2350,0	13,0

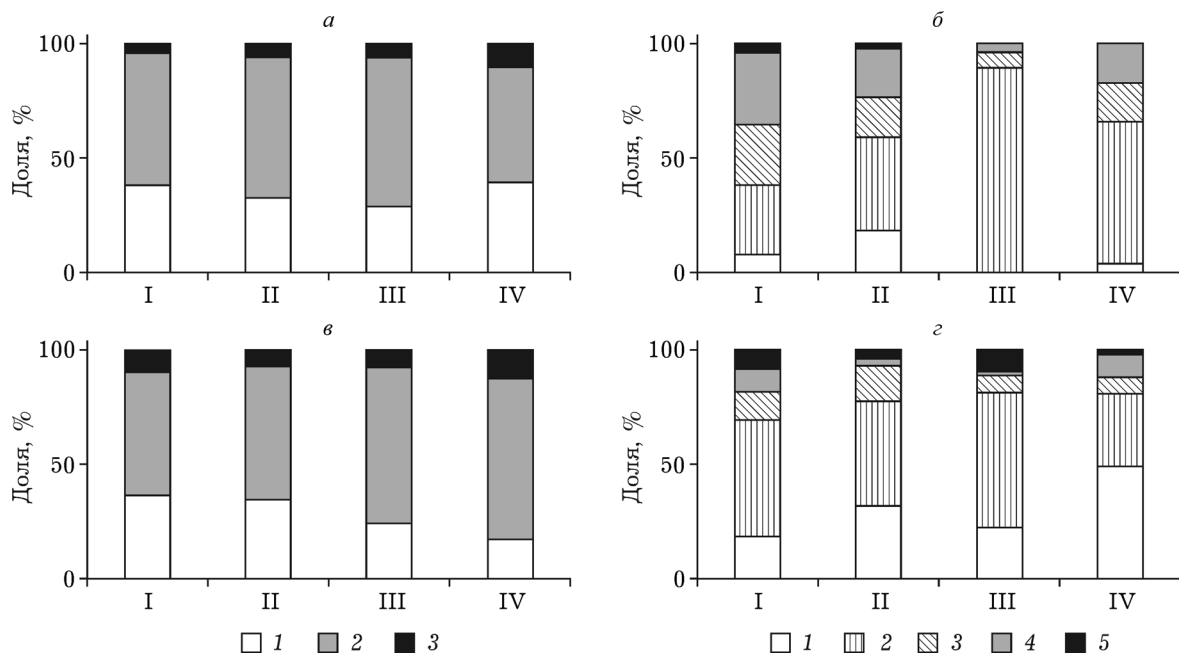


Рис. 5. Средняя за период проведения второго (а, б) и третьего (в, г) этапов эксперимента доля разно-размерных особей *Ceriodaphnia dubia* (а, в) (1 – 0,1–0,5 мм; 2 – 0,6–1,0; 3 – 1,1–1,3) и *Daphnia magna* (б, г) (1 – 0,6–1,0 мм; 2 – 1,1–2,0; 3 – 2,1–3,0; 4 – 3,1–4,0; 5 – > 4,1)

D. magna, в отличие от результатов, полученных на втором этапе эксперимента, всегда была выше, чем численность *C. dubia*. Максимальные значения этого показателя зарегистрированы в микрокосмах, где обитала только дафния, а также в варианте с начальной посадкой 25 экз. *D. magna* и 5 экз. *C. dubia* (см. рис. 4, в). Аналогично изменялась и биомасса *D. magna* (см. рис. 4, г). Во всех вариантах третьего этапа эксперимента величины соотношения численности *C. dubia* к таковым *D. magna*, в отличие от результатов предыдущего этапа, уменьшались (см. табл. 3). Величины соотношения биомассы *C. dubia* к таковым *D. magna*, как и на предыдущем этапе, увеличивались, однако являлись в среднем в 254 раза меньше. В условиях наибольшей плотности *D. magna* отмечена минимальная доля особей цериодафнии размером до 0,5 мм (см. рис. 5, в) и максимальная доля особей дафнии до 1–2 мм (см. рис. 5, г).

Угнетение репродуктивной функции *C. dubia* при массовом развитии *D. magna* подтверждается данными биотестирования воды: наибольшее снижение количества молоди, отрожденной одной самкой цериодафнии за 7 сут, наблюдалось в вариантах опыта, где

дафнии достигали максимального обилия (см. рис. 2, в).

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты эксперимента показали, что при добавлении ПЖБ в воде увеличивается концентрация биогенных веществ и снижается величина соотношения N/P (см. табл. 2). В этом случае количество фосфора в кормовых объектах мирного зоопланктона – водорослях и бактериях – возрастает и стимулирует развитие мирных кладоцер, требовательных к его высокому содержанию в пище [Andersen, Hessen, 1991; Толмеев, 2006]. Наиболее зависимы от содержания фосфора в пище крупные виды *Daphnia*, что позволило говорить даже о том, что их развитие лимитируется не столько количеством пищи, сколько количеством минеральных элементов в ней [Urabe et al., 1997; Voersma, Kreutzer, 2002]. В полной мере это относится и к *D. magna*, основные места массового развития которой – высокотрофные (в том числе удобряемые) пруды, малые и временные водоемы [Lampert, 2011; и др.].

Снижение количественной представленности другого вида ветвистоусых рачков – *Ceriodaphnia dubia* – в условиях влияния ПЖБ и массового развития *Daphnia magna* могло определяться прямой конкуренцией за пищевой ресурс. Известно, что суточное потребление пищи взрослой *D. magna* может достигать 600 % от массы ее тела [Ивлева, 1969]. Однако успешность конкуренции между разноразмерными видами определяется количеством пищи, как это показано на примере крупного *Daphnia pulex* Leydig и мелкого *Ceriodaphnia reticulata* (Jurine), крупного *Daphnia magna* и мелкого *Diaphanosoma brachyurum* s. lat [Romanovsky, Feniova, 1985], а также крупного *Daphnia magna* и мелкого *Ceriodaphnia reticulata* [Фенева и др., 2010]. Это также подтверждают данные второго этапа эксперимента, когда при меньшей концентрации бактериопланктона в отсутствие ПЖБ дафния развивалась менее интенсивно, чем цериодафния. В то же время, при высоком обилии бактериопланктона в условиях влияния ПЖБ увеличение количественных показателей развития *Daphnia magna* происходило более интенсивно, чем *Ceriodaphnia dubia*, о чем свидетельствуют значения их численности и биомассы, а также снижение величин соотношения численности и биомассы *C. dubia* к таковым *D. magna* (см. рис. 4, табл. 3).

Сокращение количества потомства цериодафнии при биотестировании воды, где массово развивалась дафния (см. рис. 2), дает основание говорить о том, что ослабление репродуктивной функции мелкого вида может зависеть не только от количества пищи или прямой конкуренции с крупным видом. В. В. Жерихин [1994] справедливо указывал на то, что необходимо учитывать всю систему экологических связей, а не только трофические. Формальное описание связей целесообразно проводить в рамках классификации В. Н. Беклемишева [1951], в которой все их разнообразие сведено к четырем фундаментальным типам: трофические, топические, форические и фабрические. В нашем случае особого внимания заслуживают топические связи, т. е. связи между двумя видами популяциями, входящими в состав одного биоценоза, когда “...отдельные особи

одного из партнеров или вся его популяция в целом видоизменяет физические и химические условия среды в сторону, благоприятную или неблагоприятную для другого партнера...” [Беклемишев, 1951, с. 6]. Роль топических связей, в число которых входят и химические коммуникации, в водных биоценозах до сих пор изучена недостаточно полно, но они, безусловно, имеют важное и до конца не осознанное значение в их структурно-функциональной организации [Новиков, Харламова, 2000; Задереев, 2002; Bargmann, 2006; Chemical Communication..., 2010].

Мы предполагаем, что в ходе проведения нашего эксперимента угнетение репродуктивной функции *Ceriodaphnia dubia* могло быть спровоцировано продуктами жизнедеятельности *Daphnia magna*, достигающей максимального обилия в условиях влияния ПЖБ. Об этом свидетельствуют также результаты наших предыдущих исследований, когда в воде с ПЖБ, не содержащей продуктов жизнедеятельности дафний, отмечалось увеличение количества потомства цериодафнии [Chalova et al., 2011; Чалова и др., 2012]. Справедливость этого предположения подтверждают и результаты работы С. В. Бёрнс [2000], в которой показано, что продукты жизнедеятельности крупных видов дафний при плотности посадки > 85 экз./л вызывали задержку первой кладки, скорости роста, а также уменьшение размеров мелких (< 1,8 мм) видов данного рода. По всей видимости, аналогичный эффект наблюдается и по отношению к мелким видам других родов Cladocera. Однако плотность населения *D. magna*, при которой происходило угнетение репродуктивных функций цериодафнии, оказалась выше – ≥ 150 экз./л, а результаты биотестирования показали, что количество молоди *Ceriodaphnia dubia* от одной самки достоверно снижалось при средней численности *Daphnia magna* ≥ 140 экз./л.

Известно, что крупные представители рода *Daphnia* играют настолько важную роль в формировании планктонных сообществ, что их справедливо относят к числу “ключевых видов” (“keystone species” по: Pain, 1969) [Lampert, 2011]. Средообразую-

ций эффект жизнедеятельности дафний наблюдается при достижении ими определенного уровня обилия. Это в целом характерно для ключевых видов, роль которых зависит от физических факторов среды обитания взаимодействующих видов [Power et al., 1996] и обилия вида, т. е. существует уровень численности популяции, ниже которого средообразующий эффект не проявляется [Kotliar, 2000].

Таким образом, полученные данные позволяют говорить, что особенности развития зоопланктона активно эксплуатируемых бобрами прудов – результат влияния двух средообразователей. Один кондиционирующий вид – бобр – изменяет и обогащает среду, создавая благоприятные условия для развития второго кондиционирующего вида – *D. magna*, который, в свою очередь, определяет условия существования зависимого вида, в нашем случае – *Ceriodaphnia dubia*. Следовательно, механизмы влияния крупных видов дафний на представителей мелкокоразмерных видов того же трофического уровня, совместно обитающих в бобровых прудах, гораздо шире и глубже конкурентных отношений за пищевой ресурс, большую роль, очевидно, играют топические связи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Продукты жизнедеятельности бобров способствуют увеличению концентрации азота и фосфора в воде, снижению величины их соотношения, возрастанию численности и биомассы бактериопланктона, что стимулирует развитие крупных видов рода *Daphnia*. Продукты жизнедеятельности массово развивающейся *Daphnia magna* угнетающе действуют на плодовитость представителя мелких видов ветвистоусых ракообразных – *Ceriodaphnia dubia*. Это, наряду с конкурентоспособностью крупных видов *Cladocera* в условиях высокого уровня кормовой базы, имеет одно из определяющих значений в формировании в бобровых прудах сообществ зоопланктона, отличающихся высокими значениями численности и биомассы и низкой выравненностью.

Авторы выражают искреннюю благодарность А. А. Прокину (ИБВВ РАН) и Ю. Ю. Дгебуадзе (ИПЭЭ РАН) за помощь в оперативной доставке продуктов жизнедеятельности бобров.

Исследования проведены при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Живая природа: современное состояние и проблемы развития”, Подпрограмма “Биоразнообразие: состояние и динамика” и гранта РФФИ 14-04-00087-а.

ЛИТЕРАТУРА

- Балушкина Е. Б., Винберг Г. Г. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979. С. 169–172.
- Беклемишев В. Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1951. Т. LVI (5). С. 3–30.
- Гапеева М. В., Разгулин С. М., Скопинцев Б. А. Ампульный персульфатный метод определения общего азота в природных водах // Гидрохим. мат.-лы. 1984. Т. 87. С. 67–70.
- Головкин А. Н. Влияние морских колониальных птиц на развитие фитопланктона // Океанология. 1967. Т. 4, № 4. С. 272–282.
- Жерихин В. В. Эволюционная биоценология: проблема выбора моделей // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра, 1994. С. 13–20.
- Завьялов Н. А., Крылов А. В., Бобров А. А., Иванов В. К., Дгебуадзе Ю. Ю. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука, 2005. 186 с.
- Задереев Е. С. Химические взаимодействия среди планктонных ракообразных // Журн. общ. биологии. 2002. № 2. С. 149–157.
- Ивлева И. В. Биологические основы и методы массового культивирования кормовых беспозвоночных. М.: Наука, 1969. 170 с.
- Крылов А. В. Влияние деятельности бобров как экологического фактора на зоопланктон малых рек // Экология. 2002. № 5. С. 350–357.
- Крылов А. В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.
- Крылов А. В., Чалова И. В., Цельмович О. Л. Ветвистоусые ракообразные в условиях зарегулирования малых рек человеком и бобрами // Экология. 2007. № 1. С. 37–44.
- Крылов А. В., Кулаков Д. В., Чалова И. В., Папченков В. Г. Зоопланктон пресных водоемов в условиях влияния гидрофильных птиц. Ижевск: Издатель Пермьяков С.А., 2012. 204 с.
- Легейда И. С., Долинский В. Л., Рогозянская Т. Д. О влиянии бобров на гидрофауну // Гидробиол. журн. 1987. Т. 23, № 6. С. 97–98.

- Легейда И. С., Рогозянская Т. Д. Зоопланктон мест обитания бобров // Там же. 1981. Т. 17, № 2. С. 16–21.
- Методика выполнения измерений массовой концентрации фосфора общего в пробах природных и очищенных сточных вод фотометрическим методом после окисления персульфатом. ПНД Ф 14.1:2.106-97. Ростов-на-Дону: АКВАРОС, 2004. 12 с.
- Методика определения токсичности воды и водных вытяжек из почв, осадков сточных вод, отходов по смертности и изменению плодовитости цериодафний. ФР.1 39.2007.03221. М.: АКВАРОС, 2007. 56 с.
- Новиков М. А., Харламова М. Н. Трансабиотические факторы в водной среде (обзор) // Журн. общ. биологии. 2000. Т. 61, № 1. С. 22–46.
- Толмеев А.П. Концепция “экологической стехиометрии” в водных экосистемах: литературный обзор // Сиб. экол. журн. 2006. № 1. С. 13–19.
- Фенева И. Ю., Палаш А. Л., Будаев С. В. Влияние обилия пищи и биотических отношений на успех вселения крупных и мелких видов ветвистоусых ракообразных в экспериментальных условиях // Зоол. журн. 2010. Т. 89, № 4. С. 416–423.
- Чалова И. В., Шевченко Н. С., Цельмович О. Л., Крылов А. В. Реакция *Ceriodaphnia dubia* Richard на продукты жизнедеятельности водных и околоводных видов-средообразователей // Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод: сб. лекций и докл. Междунар. шк.-конф. Ин-т биологии внутр. вод им. И. Д. Папанина РАН, Борок, 5–9 ноября 2012 г. Кострома: ООО “Костромской печатный дом”, 2012. С. 309–312.
- 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.
- Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2007. 372 с.
- Andersen T., Hessen D. O. Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton // Limnol. Oceanogr. 1991. Vol. 36. P. 807–814.
- Bargmann C. I. Comparative chemosensation from receptors to ecology // Nature. 2006. Vol. 444. P. 295–301.
- Boersma M., Kreutzer C. Life at the edge: is food quality really of minor importance at low quantities? // Ecology. 2002. Vol. 83 (9). P. 2552–2561.
- Burns C. W. Crowding-induced changes in growth, reproduction and morphology of *Daphnia* // Freshwater Biol. 2000. Vol. 43, N 1. P. 19–29.
- Chaichana R., Leah R., Moss B. Birds as eutrophication agents: a nutrient budget for a small lake in a protected area // Hydrobiologia. 2010. Vol. 646. P. 111–121.
- Chalova I., Krylov A., Shevchenko N., Lavrov V. The effect concentration of beavers’ vital activity products on Cladocera fertility in laboratory experiments // 6th Intern. Beaver Symp.: book of abstracts (17–20 September 2012, Croatia). University of Zagreb, 2011. P. 65.
- Chemical Communication in Crustaceans / eds. Th. Breithaupt, M. Thiel. New York: Springer, 2010. 565 p.
- Collen P., Gibson R. J. The general ecology of beavers (*Castor* spp.), as related to their influence on stream ecosystems and riparian habitats, and subsequent effects on fish – a review // Rev. Fish Biol. and Fishery. 2001. Vol. 10. P. 439–461.
- Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // Oikos. 1994. Vol. 69. P. 373–386.
- Krylov A. V. Impact of beaver activity upon zooplankton of the small rivers in the upper Volga basin // Restoring the European Beaver: 50 Years of Experience / eds. G. Sjöberg, J. P. Ball. Sofia; Moscow: Pensoft Press, 2011. P. 241–254.
- Kotliar N. B. Application of the new keystone-species concept to prairie dogs: how well does it work? // Conservation Biol. 2000. Vol. 14. N 6. P. 1715–1721.
- Lampert W. *Daphnia*: development of a model organism in ecology and evolution. Oldendorf/Luhe: International Ecology Institute, 2011. 263 p.
- Naiman R. J. Animal influences on ecosystem dynamics // BioScience. 1988. Vol. 38. P. 750–752.
- Naiman R. J., Melillo J. M., Hobbie J. E. Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*) // Ecology. 1986. Vol. 67, N 5. P. 1254–1269.
- Naiman R. J., Pinay G., Johnston C., Pastor J. Beaver influence on the long-term biogeochemical characteristics of boreal forest drainage networks // Ibid. 1994. Vol. 74, N 4. P. 905–921.
- Pain R. T. A note on trophic complexity and community stability // Amer. Natur. 1969. Vol. 103. P. 91–93.
- Porter K. G., Feig Y. S. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora // Limnol. Oceanogr. 1980. Vol. 25, N 5. P. 943–948.
- Power M. E., Tilman D., Estes J. A., Menge B. A., Bond W. J., Scott Mills L., Dayly G., Castilla J. C., Lubchenko J., Paine R. Challenges in quest for keystones // BioScience. 1996. Vol. 45, N 8. P. 609–620.
- Restoring the European Beaver: 50 Years of Experience / eds. G. Sjöberg, J. P. Ball. Sofia; Moscow: Pensoft Press, 2011. 280 p.
- Roman J., McCarthy J. J. The Whale Pump: Marine Mammals Enhance Primary Productivity in a Coastal Basin // PLoS ONE, 2010; 5 (10): e13255 DOI: 10.1371/journal.pone.0013255.
- Romanovsky Yu. E., Feniova I. Yu. Competition among Cladocera: effect of different levels of food supply // Oikos. 1985. Vol. 44. P. 243–252.
- Rosell F., Borzér O., Collen P., Parker H. Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *C. canadensis* and their ability to modify ecosystems // Mamm. Rev. 2005. Vol. 35, N 3, 4. P. 248–276.

Townsend C. R. The patch dynamics concept of stream community ecology // J. North. Amer. Benthol. Soc. 1989. Vol. 8. P. 36–50.

Urabe J., Clasen J., Sterner R.W. Phosphorus limitation of *Daphnia* growth: Is it real // Limnol. and Oceanogr. 1997. Vol. 42, N 6. P. 1436–1443.

Experimental Research of the Influence of Beavers' (*Castor fiber* L.) Vital Activity Products on the Forming of Zooplankton Community Structure (Illustrated by the Example of Growth of Two Different Sized Species of Cladocera

A. V. KRYLOV¹, I. V. CHALOVA¹, N. S. SHEVCHENKO¹, O. L. TSELMOVICH¹,
A. V. ROMANENKO¹, V. L. LAVROV²

¹ I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS
152742, Yaroslavl Oblast, Borok
E-mail: krylov@ibiw.yaroslavl.ru

² Voronezh State Nature Biosphere Reserve
394080, Voronezh
E-mail: lavrov-V-L@mail.ru

Microcosm experiments showed that beavers' vital activity products (BVAP) promoted the increase of nitrogen (N) and phosphorus (P) concentration, the decrease of the N/P ratio in water, the increase of the number and biomass of bacterial plankton. In these conditions, the number and biomass of small-sized *Ceriodaphnia dubia* Richard and large-sized *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *magna* Straus, which lived separately in microcosms, raised. The cohabitation of these cladocerans in microcosms under the BVAP influence resulted in a more intensive increase in the number and biomass of *Daphnia magna*. The similar cohabitation without the BVAP influence led to the predominance of *Ceriodaphnia dubia*. Bioassay showed that the fertility of *Ceriodaphnia dubia* decreased in the water which was heavily populated with *Daphnia magna* under the BVAP influence. It was suggested that the vital activity products of large-sized *Daphnia* species inhibit the fertility of small-sized Cladocera species. This fact, along with the high competitiveness of large cladoceran species under conditions of a high level of nutrition, determined the forming of the zooplankton communities in beaver ponds, which were characterized by the high number and biomass and the low uniformity.

Key words: beavers' vital activity, different sized species, *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *magna* Straus, *Ceriodaphnia dubia* Richard, number, biomass, bacterial plankton, bioassay.