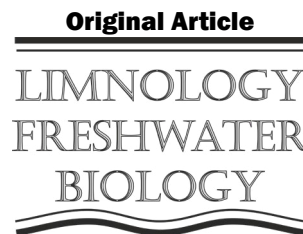


Spatial distribution of zooplankton communities in the littoral zone in small lakes of Nizhny Novgorod Region (European Russia)



Gavrilkov D.E.*, Bubnov V.A., Sarapkin A.Yu., Zhikharev V.S.

National Research Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, Gagarin Avenue, 23, Nizhny Novgorod, 603022, Russia

ABSTRACT. Aquatic macrophytes in the littoral zone of lakes act as a powerful environmental factor, shaping the spatial distribution of aquatic organisms. The study examined the distribution patterns of zooplankton communities across the transverse profile of macrophyte beds in the littoral zone of small lakes in the Nizhny Novgorod region. It was found that in the studied biotopes, macrophyte beds altered several water parameters and created their gradient. The analysis revealed that, from the shoreline helophyte and mixed vegetation toward the open water, zooplankton communities exhibited a gradual shift in dominant and subdominant species, a decrease in the proportion of cladocerans, and an increase in rotifers. The type of biotope had the greatest influence on the species structure of zooplankton communities. The study also analyzed the preference of certain zooplankton species for macrophyte beds of different life forms. A decline in species richness and zooplankton biomass was observed at the edge of vegetation near the open water. It was concluded that the succession of plants from different ecological groups along the transverse profile of the macrophyte zone drives changes in environmental factors and planktonic invertebrate communities in an ecocline-like manner.

Keywords: rotifers, crustaceans, species structure, macrophytes, small lakes, ecocline

For citation: Gavrilkov D.E., Bubnov V.A., Sarapkin A.Yu., Zhikharev V.S. Spatial distribution of zooplankton communities in the littoral zone in small lakes of Nizhny Novgorod Region (European Russia) // Limnology and Freshwater Biology. 2025. - № 4. - P. 659-680. DOI: 10.31951/2658-3518-2025-A-4-659

1. Introduction

The littoral zone of water bodies is one of the primary links in the general chain of aquatic ecosystems production (Zimbalevskaya et al., 1987), in which the main structuring role is played by higher aquatic plants (Lauridsen et al., 1998; Lucena-Moya and Duggan, 2011; Choi et al., 2015). The littoral zone of lakes is characterized by the highest biodiversity and bioproductivity, with the most intensive biological and chemical processes (Littoral..., 2011). It plays an extremely important role as a biofilter, intercepting a significant part of nutrients coming from the watershed (Semenchenko et al., 2013).

Macrophytes act as an environment-forming factor in aquatic ecosystems, determining the development of all components of the plankton community (Kurbatova et al., 2019). Species diversity and structure of zooplankton communities are clearly related to the spatial heterogeneity of the littoral, which is determined by the type and level of development of macrophytes (Semenchenko et al., 2013). Heterogeneity

of the aquatic environment created by macrophytes acts as a key factor of high species richness and density of zooplankton in the coastal zone of water bodies (Scheffer, 2004; Kuczyńska-Kippen, 2006; Bolduc et al., 2016).

In ecology, the spatial distribution of communities is described by organismal theory (Clements, 1916) and continuum concept (Ramenskiy, 1924; Gleason, 1926). Within these concepts, ecotones and ecoclines are distinguished as transitions between communities. Ecotones are areas of relatively rapid change that form a narrow ecological zone between two distinct and relatively homogeneous community types. Ecoclines, gradient zones containing relatively heterogeneous communities, represent a boundary of more gradual change between two communities (van der Maarel, 1990). In aquatic ecosystems, the littoral zone is often considered as an ecotone (Ermokhin, 2007; Littoral..., 2011; Stolbunova, 2011). Gradient zones with a heterogeneous spectrum of transient macrozoobenthos (Attrill and Rundle, 2002) and fish (Barletta et al., 2008; Lima et al., 2019) communities in estuaries are considered

*Corresponding author.

E-mail address: dima.gavrilkov@mail.ru (D.E. Gavrilkov)

Received: July 29, 2025; **Accepted:** August 20, 2025;

Available online: August 31, 2025

© Author(s) 2025. This work is distributed under the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License.



as an ecocline. The formation of an ecocline for zooplankton communities in the littoral zone has not been previously discussed.

Habitat segregation, commonly understood as occupation of different depths, is a well-known phenomenon in natural zooplankton communities (Makarewicz and Likens, 1975; Semenchko et al., 2013). However, there is still a lack of knowledge considering eventual species segregation within adjacent habitats (Kuczynska-Kippen, 2003). In the littoral zone, macrophytes form belts of plants of different ecological groups. Due to different morphological structure and density of thickets, macrophytes increase heterogeneity of the environment and can specifically change abiotic and biotic conditions for zooplankton organisms. Thus, spatial differentiation of zooplankton communities in the littoral zone may occur. Studying the relationship between the characteristics of macrophytes and zooplankton is becoming a central task in limnological studies (Choi et al., 2014).

The aim of the study was to determine the distribution patterns of zooplankton communities across the transverse profile of macrophyte thickets and to identify an ecocline in the littoral zone of lakes.

2. Material and methods

Zooplankton communities were studied in the littoral zone of lakes Charskoe (N 55.518430, E 43.186926) and Golovkovskoe (N 56.332851, E 43.705419) located in Nizhny Novgorod region and lakes Malyshevskoe (N 56.202787, E 43.828156) and Khalzovskoe (N 56.384321, E 43.860295) located within the city limits of Nizhny Novgorod. Lake Charskoe is a water body of karst origin, located 5 km

north of the village of Mukhtolovo. It has an area of 31.2 ha, maximum depth of 16 m, average depth varies within 3 - 4 m (Bakka and Kiseleva, 2009). Lake Golovkovskoe is a small water body of suffusion origin, located 3 km west of Nizhny Novgorod in a forest area. It is characterized by shallow depths (maximum depth 3 m, average depth 1 - 2 m). Lakes Malyshevskoe and Khalzovskoe are floodplain water bodies with shallow depths (maximum depth 3 m, average depth 1.5 - 2 m). Studies were conducted from July 24 to 27, 2024 during the period of maximum development of macrophytes under optimal weather conditions (absence of wind and surge events and precipitation) in the daytime.

In Lake Charskoe, thickets of *Eleocharis palustris* (L.) Roem. & Schult. and *Nuphar lutea* (L.) Sm. were distinguished. In Lake Golovkovskoe, thickets of *Equisetum fluviatile* L. and *Nymphaea candida* J. Presl & C. Presl were identified. In Lake Malyshevskoe, mixed thickets of *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb. with *Hydrocharis morsus-ranae* L. and thickets of *Ceratophyllum demersum* L. were distinguished. In Lake Khalzovskoe, thickets of *Glyceria maxima* with *Salvinia natans* (L.) All., *Sagittaria sagittifolia* L., and *Elodea canadensis* Michx. were observed. The thickets of *Equisetum fluviatile*, *Eleocharis palustris*, and *Sagittaria sagittifolia* formed a belt of emergent macrophytes (helophytes), *Nuphar lutea* and *Nymphaea candida* – a belt of floating-leaved macrophytes (pleustophytes), *Ceratophyllum demersum* and *Elodea canadensis* – a belt of submerged macrophytes. In each lake, a 10-m transect was established along the shoreline, within which zooplankton samples were collected every 2 m along a cross-sectional profile from the helophyte belt to the open water boundary. Five replicates were taken in each plant belt and at the open water interface (Fig. 1).

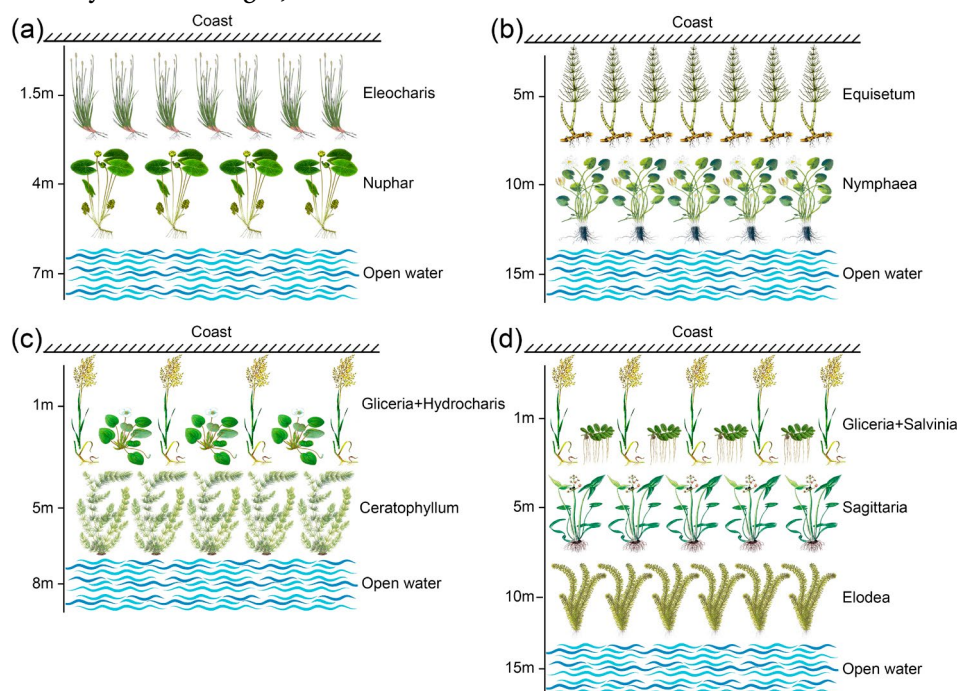


Fig.1. Location map of the studied biotopes of lakes Charske (a), Golovkovskoe (b), Malyshevskoe (c), and Khalzovskoe (d). Eleocharis – *Eleocharis palustris* thickets, Nuphar – *Nuphar lutea* thickets, Equisetum – *Equisetum fluviatile* thickets, Nymphaea – *Nymphaea candida* thickets, Gliceria + Hydrocharis – *Glyceria maxima* thickets with *Hydrocharis morsus-ranae*, Ceratophyllum – *Ceratophyllum demersum* thickets, Gliceria + Salvinia – *Glyceria maxima* thickets with *Salvinia natans*, Sagittaria – *Sagittaria sagittifolia* thickets, Elodea – *Elodea canadensis* thickets, Open water – open water zone at the edge of the thickets. The numbers on the left indicate the distance from the shore.

Samples were taken with a measuring bucket by filtering 25 liters of water through a plankton net (70 μm mesh diameter). A total of 65 samples were collected. Samples were fixed with 40% formalin to a final concentration of 4%. Methods generally accepted in the practice of hydrobiological research were used for sample processing (Methods..., 2024). Zooplankton organisms were identified using identification guides (Determinator..., 2010; Korovchinsky et al., 2021b).

Abiotic and biotic parameters of the environment were measured simultaneously at each sampling point. Water transparency was determined using a Secchi disk. Temperature, pH, electrical conductivity of water, and chlorophyll *a* concentration were measured using an Aquared (UK) multiparameter probe, dissolved oxygen content was determined using MARK 303 (Russia). The projective cover of macrophytes was assessed using the generally accepted method (Papchenkov, 2001).

Dominant invertebrate species were identified by abundance, according to the Palya-Kownacki index (Shitikov et al., 2003). To analyze the structural indices of zooplankton communities we selected: species richness, total abundance and biomass of zooplankton, abundance of Rotifera, Cladocera, Copepoda. The Shapiro–Wilk, Anderson–Darling, and Lilliefors tests were used to determine deviations from normal distribution. Homogeneity of variances was assessed using the Levene test. To determine significant differences in the analyzed parameters, the Wilcoxon test, Welch's t-test, and Tukey's test with Westfall–Young correction were applied (Legendre and Legendre, 2012). Total abundance and biomass and abundances of taxonomic groups of zooplankton were logarithmized before analysis to better fit a normal distribution. Redundancy analysis (RDA) was used to assess the influence of environmental factors on the species structure of zooplankton communities. All analyses were performed

using open-source software R (using standard functions and the following packages: *nordest*, *car*, *multcomp*, *mvtnorm*, *readxl*) (Borcard et al., 2011; R Core Team, 2025).

3. Results

The investigated macrophyte thickets exhibited varying degrees of projective cover: *Equisetum* (95%), *Nymphaea* (70-75%), *Eleocharis* (65-75%), *Nuphar* (60-70%), *Glyceria* with *Hydrocharis* (95-100%), *Ceratophyllum* (100%), *Glyceria* with *Salvinia* (100%), *Sagittaria* (75-85%), and *Elodea* (95%)

Pairwise comparisons of the main characteristics of the aquatic environment in different transects showed that most of the parameters differed statistically significantly between different zones. For example, in Lake Charskoe, water temperature, and chlorophyll *a* concentration were statistically significantly higher in the *Eleocharis* thickets than in the *Nuphar* thickets and open water zone (Fig. 2a, 2e). Water transparency increased significantly and pH decreased from the *Eleocharis* thickets to the open water zone (Fig. 2b, 2c). Water conductivity was lower in the *Eleocharis* thickets than in the open water zone (Fig. 2d). In Lake Golovkovskoe, water temperature was statistically lower in the *Equisetum* thickets and conductivity was higher than in the *Nymphaea* thickets and open water zone (Fig. 2f, 2i). Water transparency and pH differed significantly in all three zones (Fig. 2g, 2h).

In Lake Malyshevskoe, water transparency statistically significantly increased from the *Glyceria-Hydrocharis* thickets to the open water zone (Fig. 3a). In *Ceratophyllum* thickets, an increase in pH was observed compared to neighboring zones (Fig. 3b) and a decrease in oxygen concentration compared to the open water zone (Fig. 3c). In Lake Khalzovskoe, water temperature

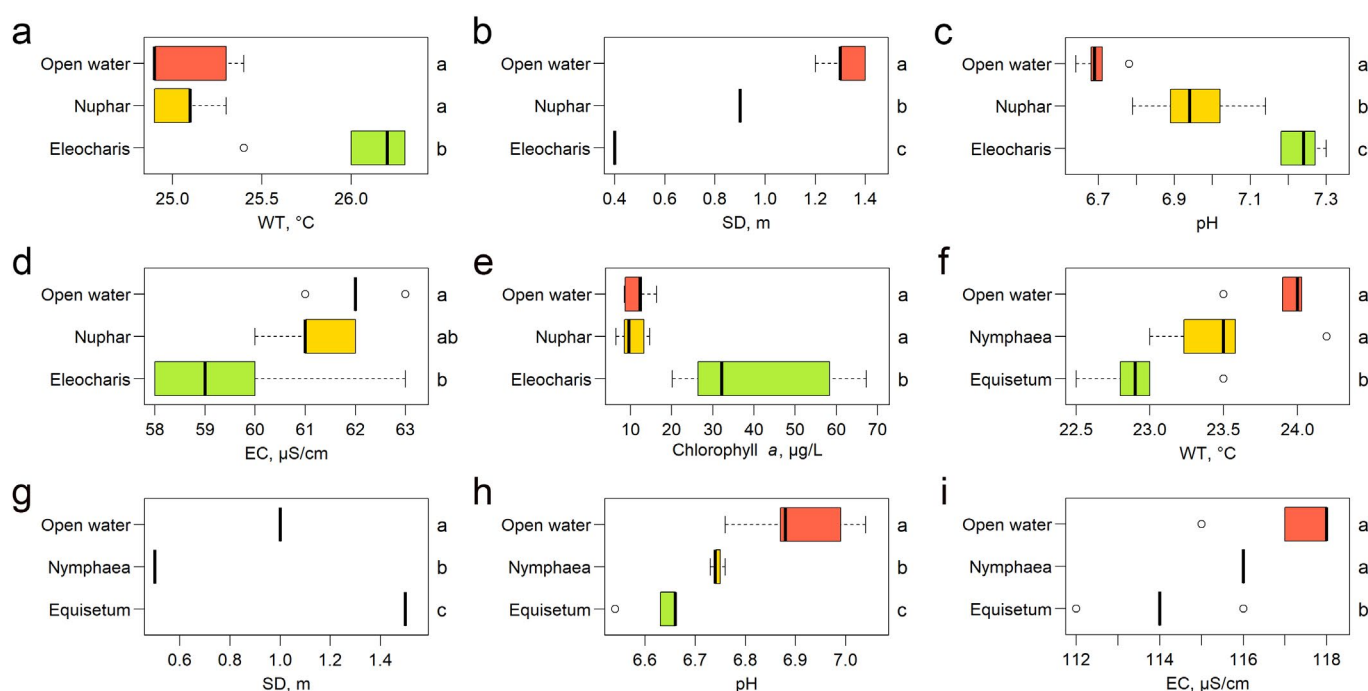


Fig.2. Boxplots of temperature (WT), transparency (SD), pH, conductivity (EC), and chlorophyll *a* concentration (Chlorophyll *a*) in the studied biotopes of lakes Charskoe (a-e) and Golovkovskoe (f-i). Biotopes are described as in Fig. 1. Compact letter designations were added to indicate significant differences.

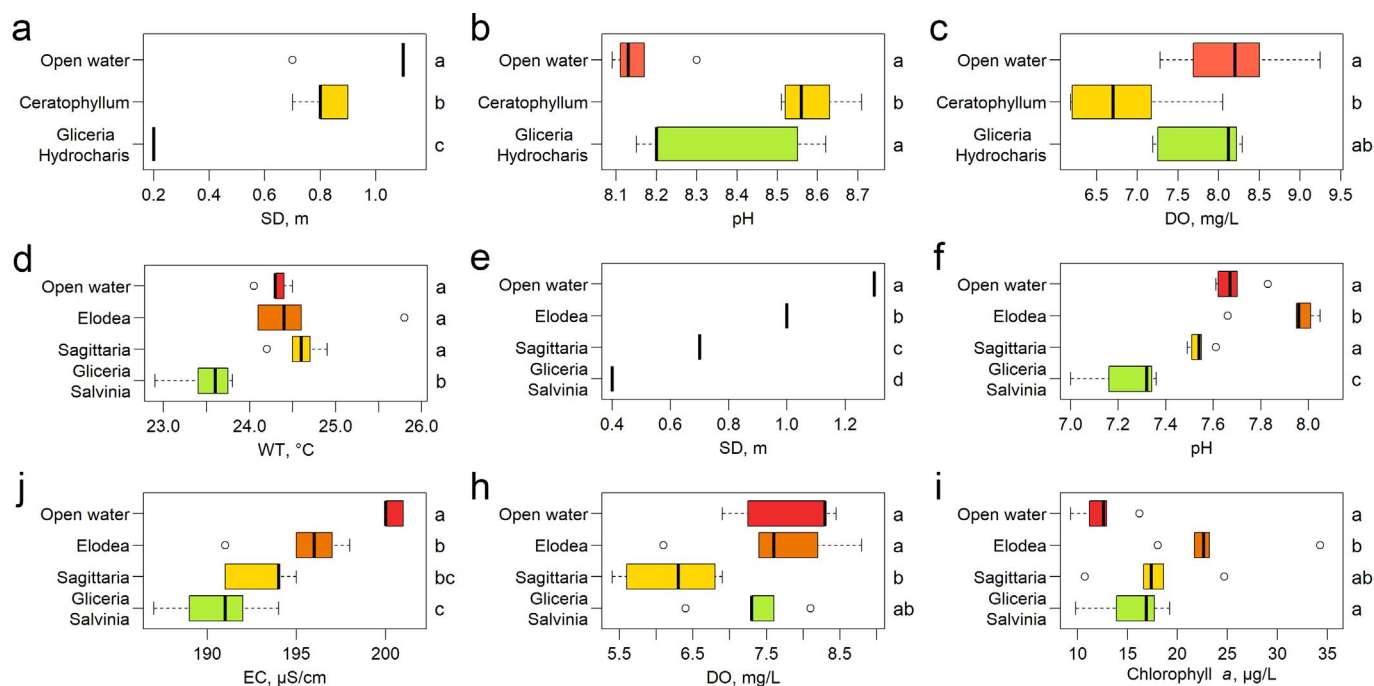


Fig.3. Boxplots of temperature (WT), transparency (SD), pH, dissolved oxygen concentration (DO), electrical conductivity (EC), and chlorophyll *a* concentration (Chlorophyll *a*) in the studied biotopes of lakes Malyshevskoe (a-c) and Khalzovskoe (d-i). Biotopes are described as in Fig. 1. Compact letter designations were added to indicate significant differences.

in the *Glyceria-Salvinia* thickets was statistically significantly lower than in other thickets and the open water zone (Fig. 3d). Water transparency and conductivity increased significantly from the *Glyceria-Hydrocharis* thickets to the open water zone (Fig. 3e, 3g), and water pH increased to the *Elodea* thickets and then decreased in the open water zone (Fig. 3f). The highest oxygen content was observed in the *Elodea* thickets and open water zone (Fig. 3h). The highest chlorophyll *a* content was recorded in *Elodea* thickets compared to *Glyceria* thickets and open water zone (Fig. 3i). Thus, in the studied biotopes, thickets of higher aquatic plants contribute to changes in a number of aquatic environmental parameters and form their gradient.

Analysis of the species structure of zooplankton communities of Lake Charskoe showed that there was a replacement of species in the dominant complex from *Eleocharis* thickets to the open water zone. The proportion of the main dominant species in the *Eleocharis* thickets of Lake Charskoe – the rotifer *Conochilus unicornis* Rousselet, 1892 decreased toward the open water zone, where it dropped out of the subdominant category. Simultaneously, the proportion of copepod nauplii copepoda and euplanktonic rotifers (*Polarthra euryptera* Wierzejski, 1891 and *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851)) increased. In the *Nuphar* thickets, the proportion of cladocerans *Polyphemus pediculus* (O.F. Müller, 1785) and *Pleuroxus truncatus* (O.F. Müller, 1785) increased while further decreasing toward the open water zone (Table 1).

Moving from the *Eleocharis* thickets toward the open water zone, the proportion of cladocerans in total zooplankton abundance and biomass decreased, while the share of copepods in total zooplankton biomass increased (Table 1).

An increase in species richness of zooplankton communities was observed in the *Nuphar* thickets com-

pared to the *Eleocharis* thickets and open water zone (Fig. 4a). Total zooplankton biomass was statistically significantly higher in the *Nuphar* thickets than in the open water zone (Fig. 4c). The total copepod abundance was lower in the *Eleocharis* thickets compared to the *Nuphar* thickets and open water zone (Fig. 4f). No differences were found in total zooplankton abundance and the abundance of rotifers and cladocerans (Fig. 4b, 4d, 4e).

In Lake Golovkovskoye, a progressive increase in the proportion of nauplii copepoda and rotifers *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1776 and *Conochiloides coenobasis* Skorikov, 1914 was observed along the gradient from *Equisetum* thickets to open water. Concurrently, the contribution of crustaceans *Thermocyclops crassus* (Fischer, 1853) and *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller, 1776) decreased. In *Nymphaea* thickets, the share of cladocerans *Bosmina longirostris* (O.F. Müller, 1785) and *Sida crystallina* (O.F. Müller, 1776) rose, followed by a decline toward the open water zone (Table 1).

The proportion of rotifers in total zooplankton abundance and biomass increased with progression from the *Equisetum* thickets to the open water zone. The proportion of cladocerans in total abundance and biomass increased in the *Nymphaea* thickets and then decreased in the open water zone. The proportion of copepods showed the opposite trend (Table 1).

Species richness and total biomass of zooplankton communities were statistically significantly lower in the open water zone than in the macrophyte thickets (Fig. 4g, 4i). Total cladocerans abundance in the *Nymphaea* thickets was higher than in neighboring zones, and copepod numbers was lower than in the *Equisetum* thickets (Fig. 4k, 4l). No differences in total zooplankton and rotifer abundance were found (Fig. 4h, 4j).

Table 1. Indicators of species structure and quantitative development of zooplankton communities in lakes Charskoe and Golovkovskoe.

Lake Charskoe			
Indicator	Eleocharis	Nuphar	Open water
Species richness	50	55	32
Abundance, % Rotifera:Cladocera:Copepoda	49:30:21	27:29:44	42:18:40
Biomass, % Rotifera:Cladocera:Copepoda	2:95:3	3:85:12	8:74:18
Dominance index, %:			
<i>Conochilus unicornis</i>	49	20.44	0.16
Nauplii Copepoda	8.15	24.95	27.34
<i>Lecane bulla</i>	7.96	0.77	0.03
Copepodit Cyclopoida	7.35	16.95	9.67
<i>Polyphemus pediculus</i>	3.79	6.35	1.12
<i>Pleuroxus truncatus</i>	2.69	7.74	0.76
<i>Polyarthra euryptera</i>	0.02	4.86	22.73
<i>Keratella cochlearis</i>	0.01	0.11	21.9
Lake Golovkovskoe			
Indicator	Equisetum	Nymphaea	Open water
Species richness	73	62	43
Abundance, % Rotifera:Cladocera:Copepoda	23:31:46	23:57:20	45:25:30
Biomass, % Rotifera:Cladocera:Copepoda	1:60:39	5:91:4	35:37:28
Dominance index, %:			
Copepodit Cyclopoida	18.45	1.03	2.88
Nauplii Copepoda	15.32	17.75	26.85
<i>Thermocyclops crassus</i>	12.78	0.03	0.04
<i>Scapholeberis mucronata</i>	9.31	1.56	0.01
<i>Sida crystallina</i>	2.24	10.04	0.03
<i>Bosmina longirostris</i>	1.81	27.75	23.65
<i>Brachionus calyciflorus</i>	0.12	5.74	7.20
<i>Conochiloides coenobasis</i>	0.01	0.78	13.76

Similar results were obtained when analyzing the species structure of zooplanktonocenoses of flood-plain lakes. In Lake Malyshevskoe, the shares of the main dominants in the *Glyceria-Hydrocharis* thickets – the cladoceran *Alonella exigua* (Lilljeborg, 1901) and copepodite stages of copepods, and the subdominant *Coronatella rectangula* (Sars, 1862) – progressively decreased toward the open water zone. The proportion of rotifers *Plationus patulus* (Müller, 1786) and *Lecane luna* (Müller, 1776) and the cladoceran *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1785) increased in the *Ceratophyllum* thickets and decreased further in the open water zone. The euplanktonic rotifer *Synchaeta pectinata* Ehrenberg, 1832 was the main dominant species in the open water zone and did not occur in macrophyte thickets (Table 2).

Moving from the *Glyceria-Hydrocharis* thickets toward the open water zone, the zooplankton community exhibited a significant increase in rotifer proportion alongside decreasing contributions of cladocerans to both total abundance and biomass, as well as a reduction in copepod share of total biomass.

Total zooplankton abundance and biomass were statistically significantly different in all three zones and were higher in the *Ceratophyllum* thickets (Fig. 5b, 5c). Rotifer abundance was significantly higher in *Ceratophyllum* thickets (Fig. 5d), while cladoceran and copepod densities were lower in open water and showed no significant differences among thickets (Fig. 5e, f).

In Lake Khalzovskoe, no direct increase or decrease in the abundance of dominants and subdominants was observed due to the more complex structure of macrophyte thickets. Thus, the share of the dominant in *Glyceria-Salvinia* thickets – nauplii copepoda – decreased in *Sagittaria* and *Elodea* thickets while increasing in the open water zone. The proportions of the rotifer *L. bulla* (Gosse, 1886) and cyclopoid copepodites exhibited a unimodal distribution: decreasing in *Sagittaria* thickets, increasing in *Elodea* thickets, and declining again in open water. In contrast, the proportions of the rotifer *L. luna* and cladoceran *Ceriodaphnia reticulata* (Jurine, 1820) increased in *Sagittaria* thickets before declining toward open water. Meanwhile, two other species – *C. quadrangula* (O.F. Müller, 1785)

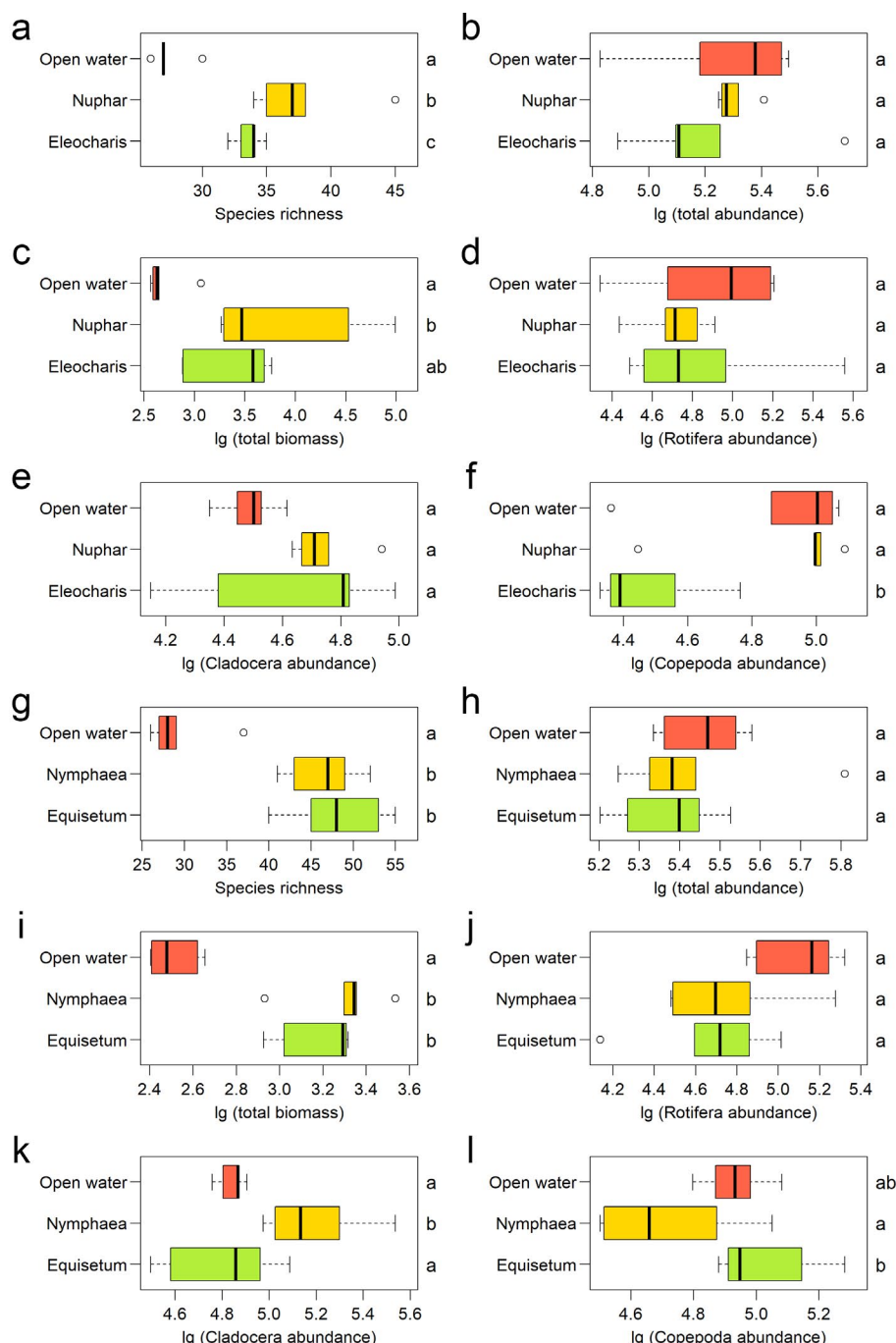


Fig.4. Boxplots of structural indices values of zooplankton communities in the studied biotopes of lakes Charskoe (a-f) and Golovkovskoe (g-l). Biotopes are described as in Fig. 1. Compact letter designations were added to indicate significant differences.

and *C. pulchella* Sars, 1862 - showed abundance peaks in *Elodea* thickets with subsequent decreases in open water zone (Table 2).

The proportion of rotifers in total zooplankton abundance and biomass decreased from *Glyceria-Salvinia* thickets to *Elodea* thickets with a further increase in the open water zone. Cladocerans exhibited an inverse trend, increasing in *Sagittaria* thickets and decreasing toward the open water zone. The proportion of copepods in total zooplankton abundance and biomass was minimal in *Sagittaria* thickets but rose progressively in open water zone.

The total species richness of zooplankton communities was statistically significantly different in all four zones and was maximum in the *Glyceria-Salvinia*

thickets and minimum in the open water zone (Fig. 5g). Total abundance and biomass of zooplankton communities were minimum in the open water zone (Fig. 5h, 5i). The total abundance of rotifers and copepods were significantly higher in the *Glyceria-Salvinia* and *Elodea* thickets compared to the *Sagittaria* thickets and open water zone (Fig. 5j, 5l). The highest cladocerans abundance was observed in *Elodea* thickets (Fig. 5k).

The redundancy analysis (RDA) ordination diagram constructed for Lakes Charskoye and Golovkovskoye clearly demonstrates the formation of six sample groups, each corresponding to distinct macrophyte thickets or open water zones (Fig. 6). Among the factors having a statistically significant influence on the species structure were biotope type (61.05%),

Table 2. Indicators of species structure and quantitative development of zooplankton communities in lakes Malyshevskoe and Khalzovskoe

Lake Malyshevskoe				
Indicator	Gliceria + Hydrocharis	Ceratophyllum	Open water	
Species richness	63	59	62	
Abundance, % Rotifera:Cladocera:Copepoda	21:45:34	39:44:17	77:3:20	
Biomass, % Rotifera:Cladocera:Copepoda	6:52:42	16:52:32	81:7:12	
Dominance index, %:				
Alonella exigua	30.0	7.76	0.04	
Copepodit Cyclopoida	17.14	11.74	1.45	
Nauplii Copepoda	14.80	4.32	18.09	
Plationus patulus	8.47	11.94	0.10	
Coronatella rectangula	7.72	4.99	0.01	
Chydorus sphaericus	4.55	24.77	2.03	
Lecane luna	1.14	17.21	0.43	
Synchaeta pectinata	0.0	0.0	20.23	
Lake Khalzovskoe				
Indicator	Gliceria + Salvinia	Sagittaria	Elodea	Open water
Species richness	83	62	71	38
Abundance, % Rotifera:Cladocera:Copepoda	35:20:45	35:55:10	29:48:23	56:9:35
Biomass, % Rotifera:Cladocera:Copepoda	7:58:35	2:93:5	2:92:6	33:55:12
Dominance index, %:				
Nauplii Copepoda	29.85	10.81	11.21	34.69
Lecane bulla	15.85	2.82	10.22	2.73
Copepodit Cyclopoida	14.2	4.25	14.39	0.57
Lecane luna	8.28	25.17	15.54	11.6
Ceriodaphnia quadrangula	2.17	2.59	8.45	1.02
Ceriodaphnia reticulata	1.26	15.81	5.06	0
Ceriodaphnia pulchella	0.12	4.02	9.23	0.34
Keratella cochlearis	0.01	0.05	0.01	25.4

water temperature (17.82%), pH (16.05%), conductivity (15.28%), water transparency (13.65%), and projective cover of macrophytes (12.68%). The first five axes were significant ($p\text{-value} = 0.001$).

Similar results were obtained when analyzing zooplankton communities of lakes Malyshevskoe and Khalzovskoe. The ordination diagram shows the formation of seven groups of samples confined to a certain zone of thickets or open water zone (Fig. 7). Among the factors with statistically significant influence on the species structure were: biotope type (63.14%), projective cover of macrophytes (23.85%), water transparency (16.68%), conductivity (14.99%), pH (10.59%), dissolved oxygen concentration (6.63%), chlorophyll *a* concentration (4.87%), and water temperature (3.22%). The first six axes were significant ($p\text{-value} = 0.001$).

4. Discussion

The concept of spatial distribution of communities along gradients of environmental factors (coeno-

clines) was actively developed in the last century by R. Whittaker (1980). According to his approach, an ecocline represents a combination of a coenocline and a complex gradient (a gradient of environmental factors). In the macrophyte thickets of the littoral zone of the studied lakes, a gradient of key aquatic environmental parameters (temperature, pH, transparency, electrical conductivity, oxygen content, chlorophyll *a*) was formed. Zooplankton communities with differing species structures were located in macrophyte thickets of varying morphological types and at the edges of the thickets, indicating the formation of a coenocline. As one moved from the thickets of helophytes and mixed thickets near the shore toward the open water zone, the zooplankton communities exhibited a gradual shift in dominant and subdominant species, a decrease in the proportion of cladocerans, and an increase in the proportion of rotifers. Thus, there were no sharp transitions characteristic of ecotones. All this allows the observed distribution of zooplankton communities and environmental factors to be characterized as an ecocline.

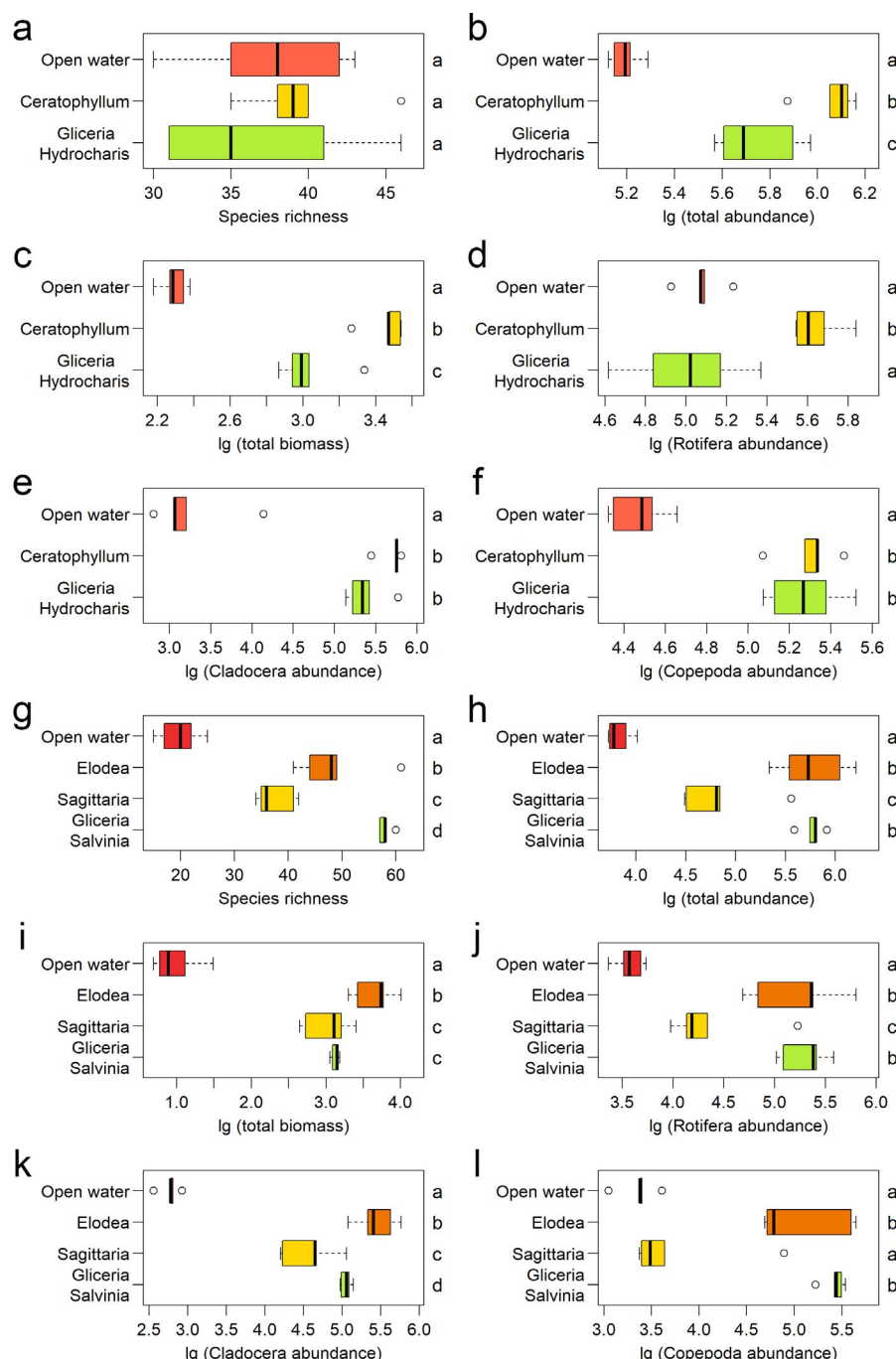


Fig.5. Boxplots of structural indices values of zooplankton communities in the studied biotopes of lakes Malyshevskoe (a-f) and Khalzovskoe (g-l). Biotopes are described as in Fig. 1. Compact letter designations were added to indicate significant differences.

The RDA analysis showed that the greatest influence on the species structure of zooplankton communities was exerted by the type of biotope – the presence of plants of different morphological structure or their absence. The species composition of macrophytes and the structure of vegetation cover acts as an important factor determining trophic-niche interactions (Jeong et al., 2014; Kurbatova and Yershov, 2018). Certain zooplankton species have preferences for habitats formed by macrophytes of different morphological structure (Walsh, 1995; Kuczynska-Kippen and Nagengast, 2003). Increased abundance of the phytophilous cladocerans *S. crystallina* in *Nymphaea* thickets and *P. truncatus* in *Nuphar* thickets is explained by their preference for plants with leaves floating on the surface (Korovchinsky

et al., 2021a). The rotifers *L. bulla* and *L. luna* prefer submerged macrophytes. Spatial differentiation of these two species was observed in Lake Khalzovskoe. The highest abundance of *L. luna* was achieved with lower abundance of *L. bulla*, which is explained by the fact that *L. bulla* is a stronger competitor and is able to displace *L. luna* (Kuczynska-Kippen, 2007). The same competition was observed among *Ceriodaphnia* species. *C. reticulata* as a more powerful filter feeder is able to suppress the smaller *C. pulchella* and *C. quadrangula*, so it dominated the *Sagittaria* thickets. In neighboring *Elodea* thickets, its abundance decreased, allowing the abundance of *C. pulchella* and *C. quadrangula* to increase. Thus, morphologically diverse macrophyte thickets form more intense competitive relationships.

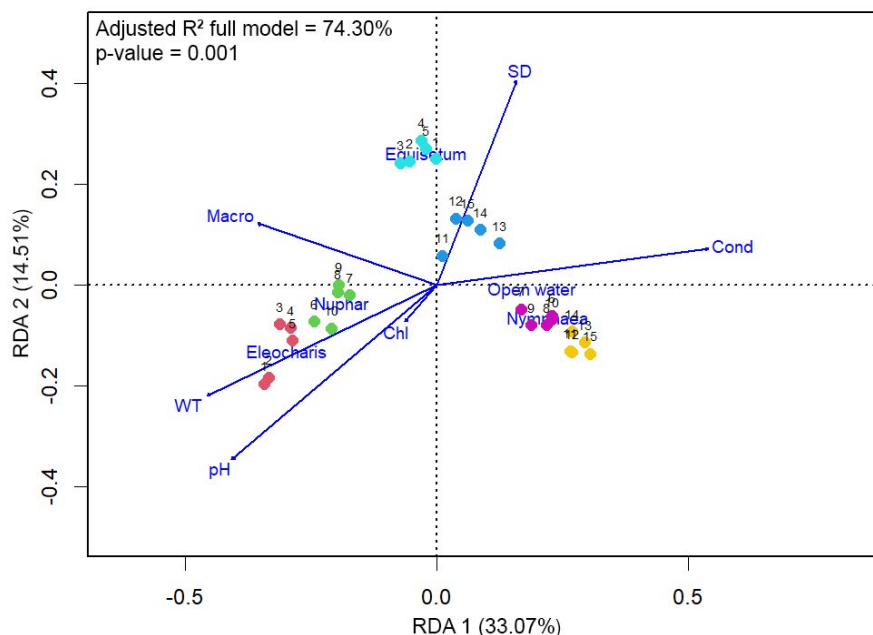


Fig.6. Ordination diagram for zooplankton samples of lakes Charskoe and Golovkovskoe. 1-15 - numbers of stations (red color - *Eleocharis palustris* biotope, green color - *Nuphar lutea* biotope, light blue - *Equisetum fluviatile* biotope, pink - *Nymphaea candida* biotope, blue and yellow - open water). SD - transparency, WT - temperature, Cond - conductivity, Macro - projective cover of macrophytes.

For the majority of lakes, a decrease in species richness was observed at the edge of thickets in the open water zone. The maximum number of species was observed in mixed *Glyceria-Salvinia* thickets in Lake Khalzovskoe. Also in this lake there was a decrease in the number of species in less dense *Sagittaria* thickets and an increase in dense *Elodea* thickets. All this confirms the fact that more heterogeneous macrophyte thickets allow the formation of high species richness of zooplankton communities (Basu et al., 2000; Bakanov et al., 2001; Kuczynska-Kippen, 2006; Basinska and Kuczynska-Kippen, 2009; Kurbatova et al., 2017).

For all lakes, the lowest values of total zooplankton biomass were recorded in the open water zone. However, no unidirectional decrease in biomass from the shore to the edge of the macrophyte thickets was observed, unlike the pattern reported in some other lakes (Bakanov et al., 2001, Cherevichko, 2007). On the contrary, an increase in total zooplankton biomass was observed in thickets of submerged macrophytes (*Ceratophyllum* and *Elodea*) bordering with thickets of helophytes and open water zone. Submerged macrophytes with greater biomass increase the physical complexity of the aquatic environment to the greatest

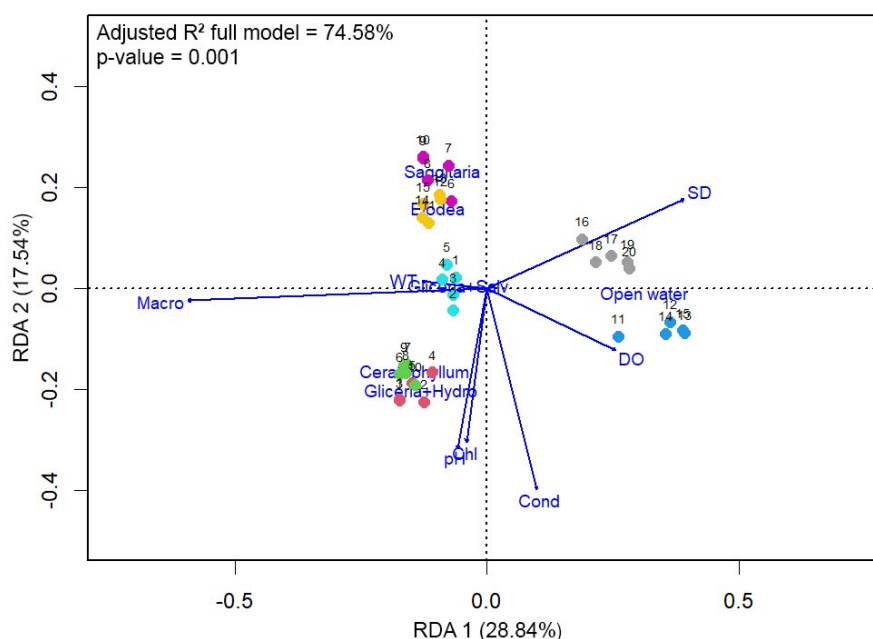


Fig.7. Ordination diagram for zooplankton samples of lakes Malyshevskoe and Khalzovskoe. 1-20 - station numbers (red - *Glyceria maxima* and *Hydrocharis morsus-ranae* biotope, green - *Ceratophyllum demersum* biotope, light blue - *Glyceria maxima* and *Salvinia natans* biotope, pink - *Sagittaria sagittifolia* biotope, yellow - *Elodea canadensis* biotope, blue and gray - open water). SD - transparency, WT - temperature, Cond - conductivity, DO - dissolved oxygen concentration, Chl - chlorophyll *a* concentration, Macro - projective cover of macrophytes.

extent and create more favorable conditions for aquatic animals than plants with simpler structure (Manatunge et al., 2000; Kuczynska-Kippen, 2006; Choi et al., 2014; Celewicz-Goldyn and Kuczynska-Kippen, 2017).

In all lakes, a decrease in the proportion of cladocerans and an increase in the proportion of rotifers were observed in the total abundance and biomass of zooplankton at the edge of macrophyte thickets. A particularly sharp decline in cladoceran abundance was noted at the boundary between submerged macrophytes (*Ceratophyllum* and *Elodea*) and the open water zone. This effect may be attributed to predation by planktivorous fish (Jeppesen et al., 1997; Gliwicz, 2003). Submerged macrophytes serve as a refuge from predation (Moss et al., 1998; Kuczynska-Kippen and Nagengast, 2006; Semenchenko and Razlutsky, 2009; Karpowicz et al., 2016), allowing cladocerans to concentrate within them. The decline in the proportion of cladocerans at the edge of the thickets reduces competition pressure on rotifers, enabling them to increase their abundance.

5. Conclusions

It has been established that zooplankton communities with differing species structures develop in various types of macrophyte belts within the littoral zone of small lakes. Due to the diverse structure of macrophytes, the littoral zone creates a directed change in community structure and environmental factors across space, allowing this area to be characterized as an ecocline. Changes in the quantitative characteristics of zooplankton communities (number of species, abundance, biomass) depend on the growth of macrophytes from different ecological groups. The greatest influence on zooplankton is exerted by mixed and submerged macrophyte thickets.

Acknowledgements

The research was supported by a grant Russian Science Foundation № 24-74-00016, <https://rscf.ru/project/24-74-00016/>.

Conflict of interest

The authors declare no conflicts of interest.

References

- Attrill M.J., Rundle S.D. 2002. Ecotone or Ecocline: Ecological Boundaries in Estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 55: 929-936. DOI: [10.1006/ecss.2002.1036](https://doi.org/10.1006/ecss.2002.1036)
- Bakanov A.I., Stolbunova V.N., Dovbnya I.V. et al. 2001. Animal population of the thickets of Lake Nero: fauna of plant associations. *Biologia vnutrennikh vod* [Inland water biology] 2: 43-52. (in Russian)
- Bakka S.V., Kiseleva N.Yu. 2009. Specially protected natural areas of the Nizhny Novgorod region. Annotated list. Nizhny Novgorod: Ministry of Natural Resources of the Nizhny Novgorod Region. (in Russian)
- Barletta M., Amaral C.S., Correa M.F.M. et al. 2008. Factors affecting seasonal variation in demersal fish assemblages at an ecocline in a tropical-subtropical estuary. *Journal of Fish Biology* 73: 1314-1336. DOI: [10.1111/j.1095-8649.2008.02005.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02005.x)
- Basinska A., Kuczynska-Kippen N. 2009. Differentiated macrophyte types as a habitat for rotifers in small mid-forest water bodies. *Biologia* 64(6): 1100-1107. DOI: [10.2478/s11756-009-0178-4](https://doi.org/10.2478/s11756-009-0178-4)
- Basu B.K., Kalff J., Pinel-Alloul B. 2000. The influence of macrophyte beds on plankton communities and their export from fluvial lakes in the St Lawrence River. *Freshwater Biology* 45(4): 373-382. DOI: [10.1046/j.1365-2427.2000.00635.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00635.x)
- Bolduc P., Bertolo A., Pinel-Alloul B. 2016. Does submerged aquatic vegetation shape zooplankton community structure and functional diversity? A test with a shallow fluvial lake system. *Hydrobiologia* 778: 151-165. DOI: [10.1007/s10750-016-2663-4](https://doi.org/10.1007/s10750-016-2663-4)
- Borcard D., Gillet F., Legendre P. 2011. *Numerical Ecology* with R. Springer: New York, NY, USA.
- Celewicz-Goldyn S., Kuczynska-Kippen N. 2017. Ecological value of macrophyte cover in creating habitat for microalgae (diatoms) and zooplankton (rotifers and crustaceans) in small field and forest water bodies. *PLOS ONE* 12(5): e0177317. DOI: [10.1371/journal.pone.0177317](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177317)
- Cherevichko A.V. 2007. Zooplankton of the higher aquatic vegetation thickets of Lake Polisto. In: *Aktualnye voprosy izucheniya micro-, meyozoobentosa i fauny zarosley presnovodnykh vodoemov* [Current issues in the study of micro-, meiozoobenthos and fauna of thickets of freshwater reservoirs], pp. 297-300. (in Russian)
- Choi J.-Y., Jeong Kw.-S., Kim S.-K. et al. 2014. Role of macrophytes as microhabitats for zooplankton community in lentic freshwater ecosystems of South Korea. *Ecological Informatics* 24: 177-185. DOI: [10.1016/j.ecoinf.2014.09.002](https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2014.09.002)
- Choi J.-Y., Jeong Kw.-S., La G.-H. et al. 2015. The influence of aquatic macrophytes on the distribution and feeding habits of two *Asplanchna* species (*A. priodonta* and *A. herrickii*) in shallow wetlands in South Korea. *Journal of Limnology* 74 (1): 1-11. DOI: [10.4081/jlimnol.2014.896](https://doi.org/10.4081/jlimnol.2014.896)
- Clements F.E. 1916. *Plant succession. An analysis of the development of vegetation.* Plant ecology. Washington: Carnegie Institution of Washington.
- Determinator of zooplankton and zoobenthos of fresh waters of European Russia. Vol. 1. Zooplankton. 2010. In: Alekseev V.R., Tsalolikhin S.Y. (Ed.). Moscow: KMC Scientific Publishing House. (in Russian)
- Ermokhin M.V. 2007. Problems and prospects of studying the marginal structures of biocenoses of rivers and reservoirs of river valleys. In: *Aktualnye voprosy izucheniya micro-, meyozoobentosa i fauny zarosley presnovodnykh vodoemov* [Current issues in the study of micro-, meiozoobenthos and fauna of thickets of freshwater reservoirs], pp. 101-129. (in Russian)
- Gleason H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53(1): 7-26.
- Gliwicz Z.M. 2003. *Between Hazards of Starvation and Risk of Predation: The Ecology of Offshore Animals.* Excellence in Ecology 12: International Ecology Institute.
- Jeong Kw.-S., Choi J.-Y., Jeong Kw.-S. 2014. Influence of aquatic macrophytes on the interactions among aquatic organisms in shallow wetlands (Upo Wetland, South Korea). *Journal of Ecology and Environment* 37(4): 185-194. DOI: [10.5141/ecoenv.2014.022](https://doi.org/10.5141/ecoenv.2014.022)
- Jeppesen E., Jensen J.P., Sondergaard M. et al. 1997. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient status, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia* 342/343: 151-164. DOI: [10.1023/A:1017046130329](https://doi.org/10.1023/A:1017046130329)
- Karpowicz M., Ejsmont-Karabin J., Strzalek M. 2016. Biodiversity of zooplankton (Rotifera and Crustacea) in water

soldier (*Stratiotes aloides*) habitats. *Biologia* 71/5: 563-573. DOI: [10.1515/biolog-2016-0068](https://doi.org/10.1515/biolog-2016-0068)

Korovchinsky N.M., Kotov A.A., Boikova O.S. et al. 2021. Branchiopod crustaceans (Crustacea: Cladocera) of Northern Eurasia. VOL. I. Moscow: Partnership of scientific editions of KMK. (in Russian)

Korovchinsky N.M., Kotov A.A., Sinev A.Y. et al. 2021. Branchiopod crustaceans (Crustacea: Cladocera) of Northern Eurasia. Vol. II. Moscow: Partnership of scientific editions of KMK. (in Russian)

Kuczynska-Kippen N. 2003. The distribution of rotifers (Rotifera) within a single *Myriophyllum* bed. *Hydrobiology* 506-509: 327-331. DOI: [10.1023/B:HYDR.0000008543.58859.f7](https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000008543.58859.f7)

Kuczynska-Kippen N. 2006. Zooplankton structure in architecturally differentiated macrophyte habitats of shallow lakes in the Wielkopolska Region, Poland. *International Journal of Oceanography and Hydrobiology* 35(2): 179-191.

Kuczynska-Kippen N. 2007. Interactions of con-generic *Lecane* species (Rotifera) within different macrophyte patches in a shallow lake. *Polish Journal of Ecology* 55(1): 91-100.

Kuczynska-Kippen N., Nagengast B. 2003. The impact of the architecture of macrophytes on the spatial structure of zooplankton of the Wielkowiejskie lake. *Rocz. AR Pozn. CCCLIV* 6: 121-129.

Kuczynska-Kippen N., Nagengast B. 2006. The influence of the spatial structure of hydromacrophytes and differentiating habitat on the structure of rotifer and cladoceran communities. *Hydrobiologia* 559: 203-212. DOI: [10.1007/s10750-005-0867-0](https://doi.org/10.1007/s10750-005-0867-0)

Kurbatova S.A., Lapteva N.A., Bykova S.N. et al. 2019. Aquatic plants as a factor that changes trophic relations and the structure of zooplankton and microperiphyton communities. *Biology Bulletin* 46(3): 284-293. DOI: [10.1134/S1062359019030051](https://doi.org/10.1134/S1062359019030051)

Kurbatova S.A., Yershov I.Y. 2018. Zooplankton in mono-species and mixed phytocenoses of *Stratiotes aloides* L. and *Sagittaria sagittifolia* L. under experimental conditions. *Inland Water Biology* 1: 46-55. DOI: [10.1134/S1995082918010091](https://doi.org/10.1134/S1995082918010091)

Kurbatova S.A., Yershov I.Y., Borisovskaya E.V. 2017. Effect of hydrophyte thickets density on zooplankton. *Inland Water Biology* 10: 83-91. DOI: [10.1134/S1995082917010114](https://doi.org/10.1134/S1995082917010114)

Lauridsen T.L., Jeppesen E., Søndergaard M. et al. 1998. Horizontal migration of zooplankton: predator-mediated use of macrophyte habitat. *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. New York: Springer-Verlag, pp. 233-239.

Legendre P., Legendre L. 2012. Numerical ecology. Oxford: Elsevier.

Lima A.R.A., Ferreira G.V.B., Barletta M. 2019. Estuarine ecocline function and essential habitats for fish larvae in tropical South Western Atlantic estuaries. *Marine Environmental Research* 151: 104786. DOI: [10.1016/j.marenvres.2019.104786](https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.104786)

Littoral zone of Lake Ladoga. 2011. In: Kurashov E.A. (Ed.). Saint Petersburg: Nestor-History.

Lucena-Moya P., Duggan I.C. 2011. Macrophyte architecture affects the abundance and diversity of littoral microfauna. *Aquatic Ecology* 45: 279-287. DOI: [10.1007/s10452-011-9353-0](https://doi.org/10.1007/s10452-011-9353-0)

Makarewicz J.C., Likens G.E. 1975. Niche analysis of a zooplankton community. *Science* 190: 1000-1003. DOI: [10.1126/SCIENCE.190.4218.1000](https://doi.org/10.1126/SCIENCE.190.4218.1000)

Manatunge J., Asaeda T., Priyadarshana T. 2000. The influence of structural complexity on fish-zooplankton interactions: A study using artificial submerged macrophytes. *Environmental Biology of Fishes* 58: 425-438. DOI: [10.1023/A:1007691425268](https://doi.org/10.1023/A:1007691425268)

Methods of hydrobiological studies of inland waters. 2024. In: Krylov A.V. (Ed.). Borok, Yaroslavl Oblast: Filigran. (in Russian)

Moss B., Kornijow R., Measey G.J. 1998. The effects of nymphaeid (*Nuphar lutea*) density and predation by perch (*Perca fluviatilis*) on the zooplankton communities in a shallow lake. *Freshwater Biology* 39: 689-697. DOI: [10.1046/j.1365-2427.1998.00322.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1998.00322.x)

Papchenkov V.G. 2001. Vegetation cover of reservoirs and watercourses of the Middle Volga region. Yaroslavl: SMR MUBiNT. (in Russian)

R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. 2025. URL: <http://www.R-project.org/> (accessed on July 27, 2025)

Ramenskiy L.G. 1924. Basic patterns of vegetation cover and methods of their study. Bulletin of the experimental work of the Middle Black Earth Region. January-February. Voronezh: Regional editorial board of the publishing committee of the People's Commissariat of Agriculture, pp. 37-73. (in Russian)

Scheffer M. 2004. Ecology of Shallow Lakes. New York: Springer Science & Business Media.

Semenchenko V.P., Razlutsky V.I. 2009. Factors determining the daily distribution and movements of zooplankton in the littoral zone of freshwater lakes. *Zhurnal Sibirskogo federalnogo universiteta. Seria Biologia [Journal of the Siberian Federal University. Series Biology]* 2: 191-225. (in Russian)

Semenchenko V.P., Razlutsky V.I., Buseva Zh.F. et al. 2013. Zooplankton of the littoral zone of lakes of different types. Minsk, Belaruskaya nauvuka. (in Russian)

Shitikov V.K., Rosenberg G.S., Zinchenko T.D. 2003. Quantitative Hydroecology. Togliatti: IEWB RAS. (in Russian)

Stolbunova V.N. 2011. Zooplankton of macrophyte overgrowths in the mouth of the Rybinsk reservoir tributary. *Inland Water Biology* 4: 165-172. DOI: [10.1134/S1995082911020192](https://doi.org/10.1134/S1995082911020192)

van der Maarel E. 1990. Ecotones and ecoclines are different. *Journal of Vegetation Science* 1: 135-138. DOI: [10.2307/3236065](https://doi.org/10.2307/3236065)

Walsh E.J. 1995. Habitat-specific predation susceptibilities of a littoral rotifer to two invertebrate predators. *Hydrobiologia* 313: 205-211. DOI: [10.1007/978-94-009-1583-1_28](https://doi.org/10.1007/978-94-009-1583-1_28)

Whittaker R. 1980. Communities and ecosystems. Moscow: Progress. (in Russian)

Zimbalevskaya L.N., Pligin Yu.V., Choroshich L.A. et al. 1987. Structure and successions of littoral biocenoses of the Dnieper reservoirs. Kiev: Naukova dumka. (in Russian)

Пространственное распределение сообществ зоопланктона в литоральной зоне малых озер Нижегородской области (Европейская Россия)



Гаврилко Д.Е. *, Бубнов В.А., Сарапкин А.Ю., Жихарев В.С.

Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, Проспект Гагарина, 23, Нижний Новгород, 603022, Россия

АННОТАЦИЯ. Высшие водные растения литоральной зоны озер выступают мощным средообразующим фактором, обуславливающим пространственное распределение гидробионтов. Изучен характер распределения сообществ зоопланктона по поперечному профилю зарослей макрофитов в литоральной зоне малых озер Нижегородской области. Установлено, что в исследуемых биотопах заросли высших водных растений способствовали изменению ряда параметров водной среды и формировали их градиент. Показано, что с продвижением от зарослей гелофитов и смешанных зарослей, расположенных у берега, к зоне открытой воды в зоопланктоценозах происходила постепенная смена доминантов и субдоминантов, снижение доли ветвистых ракообразных и увеличение доли коловраток. Наибольшее влияние на видовую структуру сообществ зоопланктона оказывал тип биотопа. Проанализировано предпочтение некоторыми видами зоопланктона зарослей растений разных жизненных форм. Отмечено снижение видового богатства и биомассы зоопланктона на краю зарослей в зоне открытой воды. Сделан вывод о том, что смена растений разных экологических групп по поперечному профилю зоны зарослей определяет изменения факторов среды и сообществ планктонных беспозвоночных по типу экоклина.

Ключевые слова: коловратки, ракообразные, видовая структура, макрофиты, малые озера, эоклин

Для цитирования: Гаврилко Д.Е., Бубнов В.А., Сарапкин А.Ю., Жихарев В.С. Пространственное распределение сообществ зоопланктона в литоральной зоне малых озер Нижегородской области (Европейская Россия) // Limnology and Freshwater Biology. 2025. - № 4. - С. 659-680. DOI: 10.31951/2658-3518-2025-A-4-659

1. Введение

Литоральная зона водоёмов является одним из первостепенных звеньев в общей цепи продуцирования водных экосистем (Зимбалева и др., 1987), в которой основную структурирующую роль выполняют высшие водные растения (Lauridsen et al., 1998; Lucena-Moya and Duggan, 2011; Choi et al., 2015). Прибрежная зона озер характеризуется наибольшими биоразнообразием и биопродуктивностью, в ней наиболее интенсивно протекают биологические и химические процессы (Литоральная..., 2011). Она играет чрезвычайно важную роль как биофильтр, перехватывающий значительную часть поступающих с водосбора биогенных элементов (Семенченко и др., 2013).

Макрофиты выступают средообразующим фактором в водных экосистемах, определяющим развитие всех компонентов планктонного сообщества (Kurbatova et al., 2019). Видовое разнообра-

зие и структура зоопланктонных сообществ четко связаны с пространственной гетерогенностью литорали, которая обусловлена типом и уровнем развития макрофитов (Семенченко и др., 2013). Гетерогенность водной среды, создаваемая макрофитами выступает ключевым фактором высокого видового богатства и плотности зоопланктона в прибрежной зоне водоемов (Scheffer, 2004; Kuczyńska-Kippen, 2006; Bolduc et al., 2016).

В экологии пространственное распределение сообществ описывается концепциями организмизма (Clements, 1916) и континуализма (Раменский, 1924; Gleason, 1926). В рамках этих концепций в качестве переходов между сообществами выделяют экотоны и эоклины. Экотоны представляют собой области относительно быстрых изменений, образующие узкую экологическую зону между двумя различными и относительно однородными типами сообществ. Эоклины – градиентные зоны, содержа-

*Автор для переписки.

Адрес e-mail: dima.gavrilko@mail.ru (Д.Е. Гаврилко)

Поступила: 29 июля 2025; **Принята:** 20 августа 2025;

Опубликована online: 31 августа 2025

© Автор(ы) 2025. Эта работа распространяется под международной лицензией Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0.



щие относительно гетерогенные сообщества, представляют собой границу более постепенных изменений между двумя сообществами (van der Maarel, 1990). В водных экосистемах литоральную зону часто рассматривают как экотон (Ермохин, 2007; Литоральная..., 2011; Stolbunova, 2011). В качестве эоклина рассматривают градиентные зоны с неоднородным спектром переходных сообществ макрозообентоса (Attrill and Rundle, 2002) и рыб (Barletta et al., 2008; Lima et al., 2019) в эстуариях. Формирование эоклина для сообществ зоопланктона в литоральной зоне ранее не обсуждалось.

Сегрегация среды обитания, обычно понимаемая как занятие разных глубин, является известным явлением в природных сообществах зоопланктона (Makarewicz and Likens, 1975; Семенченко и др., 2013). Однако по-прежнему мало знаний о возможной сегрегации видов в смежных местообитаниях (Kuczyńska-Kippen, 2003). В литоральной зоне макрофиты формируют пояса из растений разных экологических групп. Благодаря разному морфологическому строению и плотности зарослей макрофиты увеличивают гетерогенность среды и могут специфически изменять абиотические и биотические условия для организмов зоопланктона. Таким образом, может происходить пространственная дифференциация сообществ зоопланктона в литоральной зоне. Изучение взаимосвязи между характеристиками макрофитов и зоопланктона становится центральной задачей в лимнологических исследованиях (Choi et al., 2014).

Цель работы – установить характер распределения сообществ зоопланктона по поперечному профилю зарослей макрофитов и выявить эоклин в литоральной зоне озер.

2. Материал и методы

Сообщества зоопланктона изучали в литоральной зоне озер Чарское (N 55.518430, E 43.186926) и Головковское (N 56.332851, E 43.705419), расположенных в Нижегородской области и озерах Малышевское (N 56.202787, E 43.828156) и Хальзовское (N 56.384321, E 43.860295), расположенных в черте г. Нижний Новгород. Озеро Чарское – водоём карстового происхождения, располагается в 5 км к северу от поселка Мухтолово. Имеет площадь 31,2 га, максимальную глубину 16 м, средняя глубина варьируется в пределах 3 – 4 м (Бакка и Киселева, 2009). Озеро Головковское – небольшой водоём суффозионного происхождения, располагается в 3 км к западу от Нижнего Новгорода в лесном массиве. Отличается небольшими глубинами (максимальная глубина 3 м, средняя глубина 1 – 2 м). Озера Малышевское и Хальзовское являются пойменными непроточными водоемами с небольшими глубинами (максимальная глубина 3 м, средняя глубина 1,5 – 2 м). Исследования проводили с 24 по 27 июля 2024 г. в период максимального развития макрофитов при оптимальных погодных условиях (отсутствие ветровых и нагонных явлений и осадков) в дневное время.

В озере Чарское выделены заросли ситняга болотного *Eleocharis palustris* (L.) Roem. & Schult. и кубышки желтой *Nuphar lutea* (L.) Sm. В озере Головковское – хвоща приречного *Equisetum fluviatile* L. и кувшинки чисто-белой *Nymphaea candida* J. Presl & C. Presl. В озере Малышевское выделены смешанные заросли манника большого *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb. с водокрасом лягушачим *Hydrocharis morsus-ranae* L. и заросли роголистника погруженного *Ceratophyllum demersum* L. В озере Хальзовское – заросли манника большого с сальвинией плавающей *Salvinia natans* (L.) All., стрелолиста обыкновенного *Sagittaria sagittifolia* L. и элодеи канадской *Elodea canadensis* Michx. Заросли *Equisetum fluviatile*, *Eleocharis palustris* и *Sagittaria sagittifolia* формировали пояс воздушно-водных макрофитов (гелофитов), *Nuphar lutea* и *Nymphaea candida* – пояс растений с плавающими на поверхности листьями (плейстофитов), *Ceratophyllum demersum* и *Elodea canadensis* – пояс погруженных макрофитов. В каждом озере вдоль берега была заложена трансекта длиной 10 м, в пределах которой через каждые 2 м по поперечному разрезу от пояса гелофитов до границы с открытой водой отбирали пробы зоопланктона. В каждом поясе растений и на границе с открытой водой собрано по пять проб (Рис. 1).

Пробы отбирали мерным ведром, процеживая через планктонную сеть (диаметр ячеи 70 мкм) 25 л воды. Всего собрано 65 проб. Пробы фиксировали 40%-ным формалином до конечной концентрации 4%. Для обработки проб применяли общепринятые в практике гидробиологических исследований методы (Методы..., 2024). Идентификацию организмов зоопланктона проводили с помощью определителей (Определитель..., 2010; Коровчинский и др., 2021b).

В каждой точке отбора проб одновременно были измерены абиотические и биотические параметры среды. Прозрачность воды определяли по белому диску Секки. Температуру, pH, электропроводность воды и концентрацию хлорофилла а измеряли мультипараметрическим зондом Aquared (UK), содержание растворенного кислорода – МАРК 303 (Россия), Проективное покрытие макрофитов оценивали общепринятым методом (Папченков, 2001).

Доминирующие виды беспозвоночных выделяли по численности, согласно индексу Папия–Ковнацки (Шитиков и др., 2003). Для анализа структурных показателей сообществ зоопланктона были выбраны: видовое богатство, общая численность и биомасса зоопланктона, численности Rotifera, Cladocera, Copepoda. Для определения отклонений от нормального распределения использовали тесты Шапиро–Уилка, Андерсона–Дарлинга и Лиллиефорса. Однородность дисперсий оценивалась с помощью теста Левена. Для определения значимости различий анализируемых параметров применялись тест Вилкоксона, t-тест Уэлча и тест Тьюки с поправкой Вестфолла–Янга (Legendre and Legendre, 2012). Общая численность и биомасса и численности таксономических групп зоопланктона перед анализом были логарифмированы, для соот-

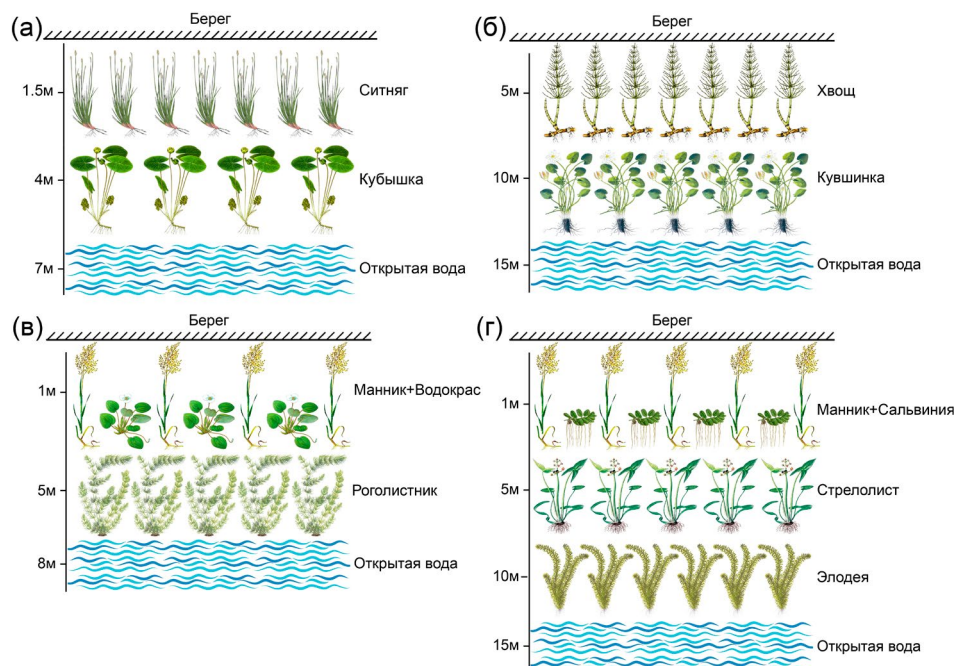


Рис.1. Схема расположения исследованных биотопов озер Чарское (а), Головковское (б), Малышевское (в) и Хальзовское (г). Цифрами слева обозначено расстояние от берега.

ветствия нормальному распределению. Для оценки влияния факторов среды на видовую структуру сообществ зоопланктона использовали анализ избыточности (RDA). Все анализы проводили с помощью программного обеспечения с открытым исходным кодом R (пакеты «nortest», «car», «multcomp», «mvtnorm», «readxl») (Borcard et al., 2011; R Core Team, 2025).

3. Результаты

Исследованные заросли макрофитов различались по проективному покрытию. В хвоще оно составило 95%, в кувшинке – 70–75%, в ситняге –

65–75%, в кубышке – 60–70%, в маннике с водокрасом – 95–100%, в роголистнике – 100%, в маннике с сальвинией – 100%, в стрелолисте – 75–85%, в элодеи – 95%.

Проведенные попарные сравнения основных характеристик водной среды в разных трансектах показали, что большинство параметров статистически значимо различалось между разными зонами. Так, в оз. Чарское температура воды и концентрация хлорофилла а в зарослях ситняга были статистически значимо выше, чем в зарослях кубышки и зоне открытой воды (Рис. 2а, 2д). Прозрачность воды значимо возрастала, а pH уменьшалось от зарослей ситняга к зоне открытой воды (Рис. 2б, 2в).

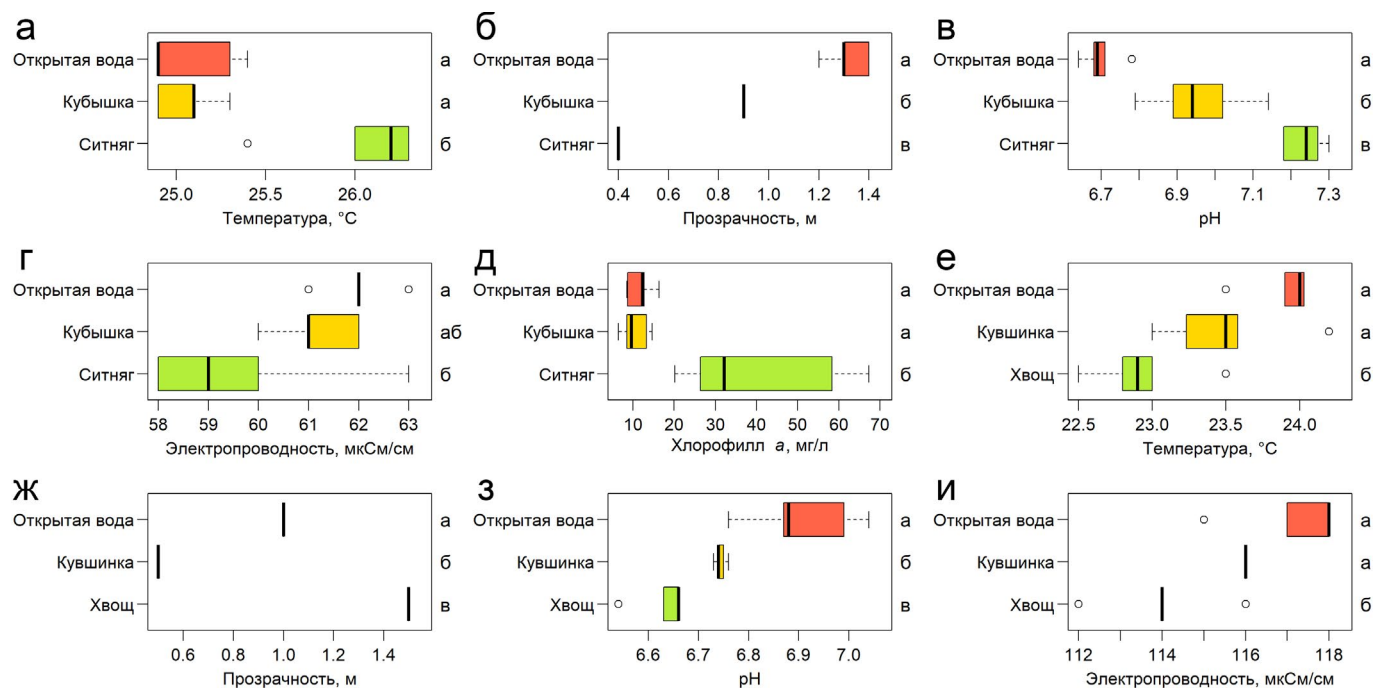


Рис.2. Диаграммы размаха значений показателей температуры, прозрачности, pH, электропроводности и концентрации хлорофилла а в исследованных биотопах озер Чарское (а–д) и Головковское (е–и). Описание биотопов, как на рис. 1. Для обозначения значимых различий были добавлены компактные буквенные обозначения.

Электропроводность воды в зарослях ситняга была ниже, чем в зоне открытой воды (Рис. 2г). В озере Головковское температура воды в зарослях хвоща была статистически ниже, а электропроводность выше, чем в зарослях кувшинки и зоне открытой воды (Рис. 2е, 2и). Прозрачность и pH воды значимо различались во всех трёх зонах (Рис. 2ж, 2з).

В озере Малышевское прозрачность воды статистически значимо возрастала от зарослей манника с водокрасом к зоне открытой воды (Рис. 3а). В зарослях роголистника наблюдалось возрастание pH по сравнению с соседними зонами (Рис. 3б) и снижение концентрации кислорода по сравнению с зоной открытой воды (Рис. 3в). В озере Хальзовское температура воды в зарослях манника с сальвинией была статистически значимо ниже, чем в других зарослях и зоне открытой воды (Рис. 3г). Прозрачность и электропроводность воды значимо возрастали от зарослей манника с водокрасом к зоне открытой воды (Рис. 3д, 3ж), а pH воды возрастало к зарослям элодеи, а затем снижалось в зоне открытой воды (Рис. 3е). Наибольшее содержание кислорода отмечено в зарослях элодеи и зоне открытой воды (Рис. 3з). Наибольшее содержание хлорофилла а зарегистрированы в зарослях элодей по сравнению с зарослями манника и зоной открытой воды (Рис. 3и). Таким образом, в исследуемых биотопах заросли высших водных растений способствуют изменению ряда параметров водной среды и формируют их градиент.

Анализ видовой структуры сообществ зоопланктона озера Чарское показал, что от зарослей ситняга к зоне открытой воды происходило замещение видов в доминантном комплексе. Доля основного доминанта в зарослях ситняга оз. Чарское коловратки *Conochilus unicornis* Rousselet, 1892 – снижалась к зоне открытой воды, где он выбывал из

разряда субдоминантов, но одновременно возрастала доля науплиальных стадий веслоногих ракообразных и эупланктонных коловраток *Polyarthra eurypetra* Wierzejski, 1891 и *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851). В зарослях кубышки увеличивалась доля ветвистоусых рачков *Polyphemus pediculus* O.F. Müller, 1785 и *Pleuroxus truncatus* (O.F. Müller, 1785) при дальнейшем снижении к зоне открытой воды (Таблица 1).

С продвижением от зарослей ситняга к зоне открытой воды уменьшалась доля ветвистоусых ракообразных в общей численности и биомассе зоопланктона и возрастание доли веслоногих ракообразных в общей биомассе зоопланктона (Таблица 1).

В зарослях кубышки отмечено возрастание видового богатства сообществ зоопланктона по сравнению с зарослями ситняга и зоной открытой воды (Рис. 4а). Общая биомасса зоопланктона в зарослях кубышки была статистически значимо выше, чем в зоне открытой воды (Рис. 4в). Общая численность веслоногих ракообразных в зарослях ситняга была ниже по сравнению с зарослями кубышки и зоной открытой воды (Рис. 4е). Различий в общей численности зоопланктона и численности коловраток и кладоцер обнаружено не было (Рис. 4б, 4г, 4д).

В оз. Головковское наблюдалось увеличение доли науплиев и коловраток *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1776 и *Conochiloides coenobasis* Skorikov, 1914 при продвижении от зарослей хвоща к зоне открытой воды. Одновременно происходило снижение доли рачков *Thermocyclops crassus* (Fischer, 1853) и *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller, 1776). В зарослях кувшинки увеличивалась доля ветвистоусых рачков *Bosmina longirostris* (O.F. Müller, 1785) и *Sida crystallina* (O.F. Müller, 1776) при дальнейшем снижении к зоне открытой воды (Таблица 1).

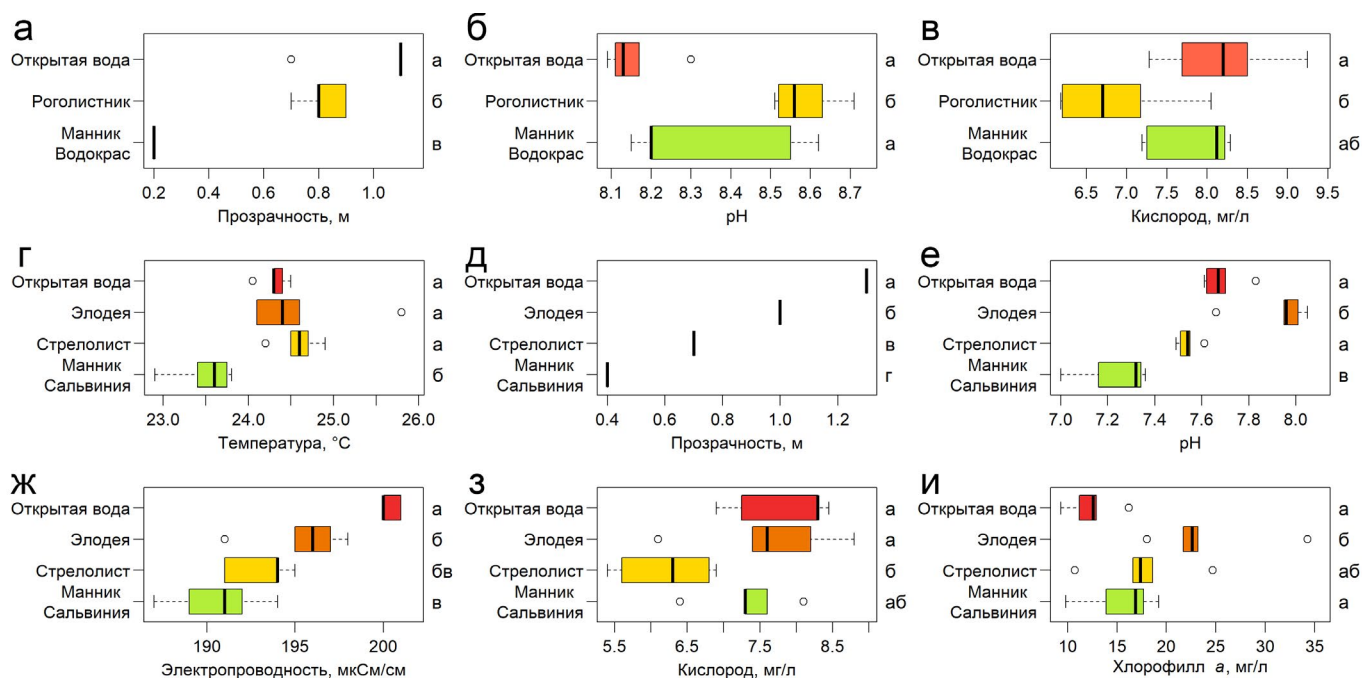


Рис.3. Диаграммы размаха значений показателей температуры, прозрачности, pH, концентрации растворенного кислорода, электропроводности и концентрации хлорофилла а в исследованных биотопах озер Малышевское (а–в) и Хальзовское (г–и). Описание биотопов, как на рис. 1. Для обозначения значимых различий были добавлены компактные буквенные обозначения.

Таблица 1. Показатели видовой структуры и количественного развития сообществ зоопланктона озер Чарское и Головковское

Озеро Чарское			
Показатель	Ситняг	Кубышка	Открытая вода
Видовое богатство	50	55	32
Численность, % Rotifera:Cladocera:Copepoda	49:30:21	27:29:44	42:18:40
Биомасса, % Rotifera:Cladocera:Copepoda	2:95:3	3:85:12	8:74:18
Индекс доминирования, %:			
<i>Conochilus unicornis</i>	49	20.44	0.16
Nauplii Copepoda	8.15	24.95	27.34
<i>Lecane bulla</i>	7.96	0.77	0.03
Copepodit Cyclopoida	7.35	16.95	9.67
<i>Polyphemus pediculus</i>	3.79	6.35	1.12
<i>Pleuroxus truncatus</i>	2.69	7.74	0.76
<i>Polyarthra euryptera</i>	0.02	4.86	22.73
<i>Keratella cochlearis</i>	0.01	0.11	21.9
Озеро Головковское			
Показатель	Хвощ	Кувшинка	Открытая вода
Видовое богатство	73	62	43
Численность, % Rotifera:Cladocera:Copepoda	23:31:46	23:57:20	45:25:30
Биомасса, % Rotifera:Cladocera:Copepoda	1:60:39	5:91:4	35:37:28
Индекс доминирования, %:			
Copepodit Cyclopoida	18.45	1.03	2.88
Nauplii Copepoda	15.32	17.75	26.85
<i>Thermocyclops crassus</i>	12.78	0.03	0.04
<i>Scapholeberis mucronata</i>	9.31	1.56	0.01
<i>Sida crystallina</i>	2.24	10.04	0.03
<i>Bosmina longirostris</i>	1.81	27.75	23.65
<i>Brachionus calyciflorus</i>	0.12	5.74	7.20
<i>Conochiloides coenobasis</i>	0.01	0.78	13.76

С продвижением от зарослей хвоща к зоне открытой воды увеличивалась доля коловраток в общей численности и биомассе зоопланктона. Доля кладоцер в общей численности и биомассе возрастала в зарослях кувшинки, а затем снижалась в зоне открытой воды. Доля копепод показывала обратную тенденцию (Таблица 1).

Видовое богатство и общая биомасса сообществ зоопланктона в зоне открытой воды статистически значимо были ниже, чем в зарослях макрофитов (Рис. 4ж, 4и). Общая численность кладоцер в зарослях кувшинки была выше, чем в соседних зонах, а численность копепод ниже, чем в зарослях хвоща (Рис. 4л, 4м). Различий в общей численности зоопланктона и численности коловраток обнаружено не было (Рис. 4з, 4к).

Схожие результаты были получены при анализе видовой структуры зоопланктоценозов пойменных озер. В озере Малышевское доли основных доминантов в зарослях манника с водокрасом *Alonella exigua* (Lilljeborg, 1901) и копеподитных стадий веслоногих рачков и субдоминанта *Coronatella rectangula* Sars, 1862 уменьшались при продвижении

к зоне открытой воды. В зарослях роголистника происходило увеличение доли коловраток *Plationus patulus* (Müller, 1786) и *Lecane luna* (Müller, 1776) и ветвистоусого рачка *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1785) с дальнейшим снижением в зоне открытой воды. Эупланктонная коловратка *Synchaeta pectinata* Ehrenberg, 1832 была основным доминантом в зоне открытой воды и не встречалась в зарослях макрофитов (Таблица 2).

С продвижением от зарослей манника с водокрасом к зоне открытой воды происходило увеличение доли коловраток и снижение доли кладоцер в общей численности и биомассе зоопланктона и снижение доли копепод в общей биомассе зоопланктона.

Общая численность и биомасса зоопланктона статистически значимо различались во всех трех зонах и были выше в зарослях роголистника (Рис. 5б, 5в). Общая численность коловраток была выше в зарослях роголистника (Рис. 5г), а кладоцер и копепод была ниже в зоне открытой воды и не различалась между зарослями (Рис. 5д, 5е).

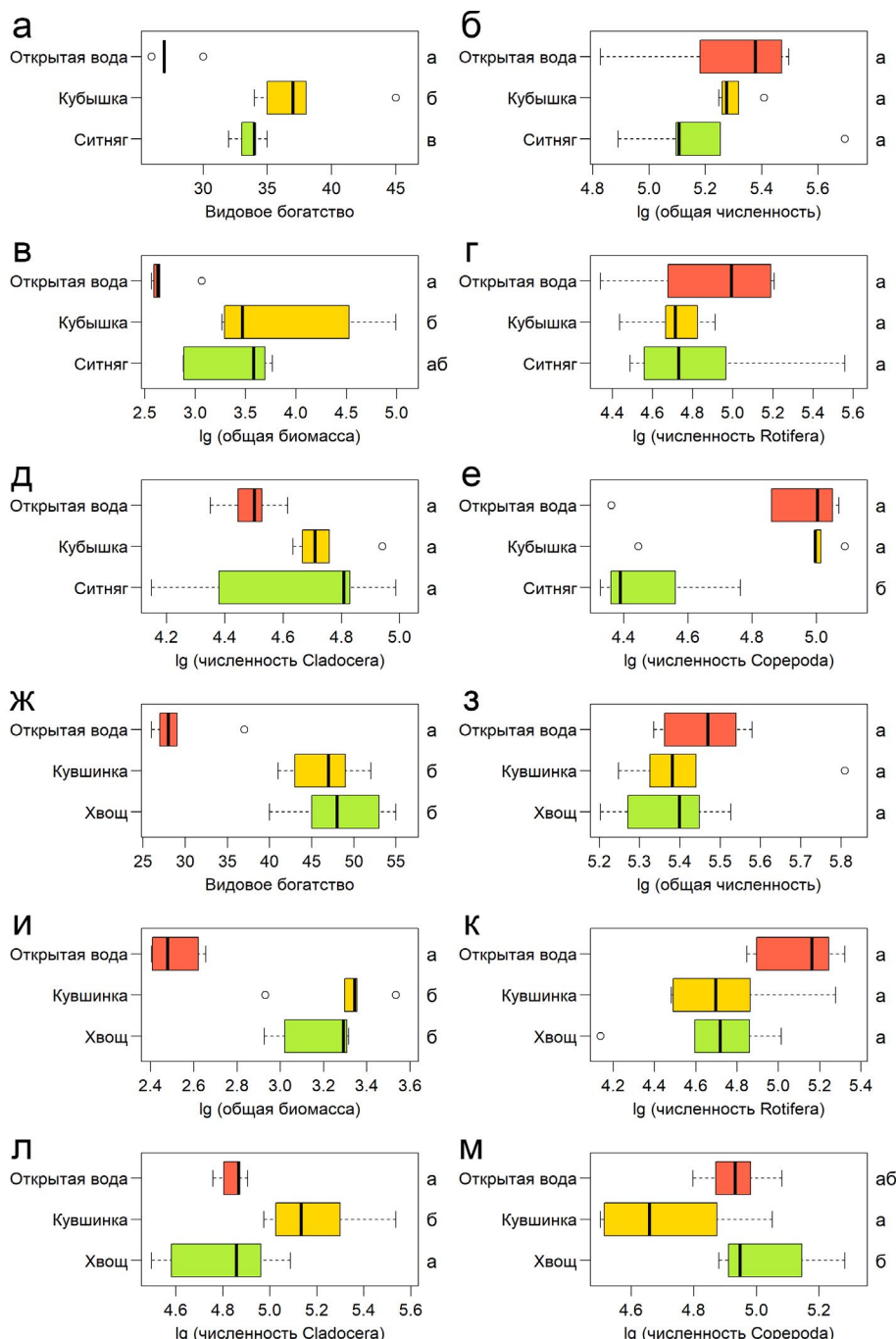


Рис.4. Диаграммы размаха значений структурных показателей сообществ зоопланктона в исследованных биотопах озер Чарское (а–е) и Головковское (ж–м). Описание биотопов, как на рис. 1. Для обозначения значимых различий были добавлены компактные буквенные обозначения.

В озере Хальзовское не наблюдалось прямого увеличения или снижения обилия доминантов и субдоминантов из-за более сложной структуры макрофитных зарослей. Так, доля основного доминанта в зарослях манника с сальвинией науплиальных стадий веслоногих ракообразных снижалась в зарослях стрелолиста и элодеи и возрастала в зоне открытой воды. Доли коловратки *L. bulla* (Gosse, 1886) и копеподитных стадий снижались в зарослях стрелолиста, затем возрастали в зарослях элодеи и опять снижались в зоне открытой воды. Напротив, доли коловратки *L. luna* и *Ceriodaphnia reticulata* (Jurine, 1820) увеличивались в зарослях стрелолиста, а затем снижались к зоне открытой воды. Доли

двух других видов *C. quadrangula* (O.F. Müller, 1785) и *C. pulchella* Sars, 1862 возрастали к зарослям элодеи с дальнейшим снижением в зоне открытой воды (Таблица 2).

Доля коловраток в общей численности и биомассе зоопланктона снижалась от зарослей манника с сальвинией к зарослям элодеи с дальнейшим возрастанием в зоне открытой воды. Кладоцеры демонстрировали обратную тенденцию, возрастая в зарослях стрелолиста и снижаясь к зоне открытой воды. Доля копепод в общей численности и биомассе зоопланктона была минимальной в зарослях стрелолиста, а затем возрастала к зоне открытой воды.

Таблица 2. Показатели видовой структуры и количественного развития сообществ зоопланктона озер Малышевское и Хальзовское.

Озеро Малышевское				
Показатель	Манник + Водокрас	Роголистник	Открытая вода	
Видовое богатство	63	59	62	
Численность, % Rotifera:Cladocera:Copepoda	21:45:34	39:44:17	77:3:20	
Биомасса, % Rotifera:Cladocera:Copepoda	6:52:42	16:52:32	81:7:12	
Индекс доминирования, %:				
Alonella exigua	30.0	7.76	0.04	
Copepodit Cyclopoida	17.14	11.74	1.45	
Nauplii Copepoda	14.80	4.32	18.09	
Plationus patulus	8.47	11.94	0.10	
Coronatella rectangula	7.72	4.99	0.01	
Chydorus sphaericus	4.55	24.77	2.03	
Lecane luna	1.14	17.21	0.43	
Synchaeta pectinata	0.0	0.0	20.23	
Lake Khalzovskoe				
Показатель	Манник + Сальвиния	Стрелолист	Элодея	Открытая вода
Видовое богатство	83	62	71	38
Численность, % Rotifera:Cladocera:Copepoda	35:20:45	35:55:10	29:48:23	56:9:35
Биомасса, % Rotifera:Cladocera:Copepoda	7:58:35	2:93:5	2:92:6	33:55:12
Индекс доминирования, %:				
Nauplii Copepoda	29.85	10.81	11.21	34.69
Lecane bulla	15.85	2.82	10.22	2.73
Copepodit Cyclopoida	14.2	4.25	14.39	0.57
Lecane luna	8.28	25.17	15.54	11.6
Ceriodaphnia quadrangula	2.17	2.59	8.45	1.02
Ceriodaphnia reticulata	1.26	15.81	5.06	0
Ceriodaphnia pulchella	0.12	4.02	9.23	0.34
Keratella cochlearis	0.01	0.05	0.01	25.4

Общее видовое богатство сообществ зоопланктона статистически значимо различалось во всех четырех зонах и было максимально в зарослях манника с сальвинией, а минимально в зоне открытой воды (Рис. 5ж). Общие численность и биомасса сообществ зоопланктона были минимальны в зоне открытой воды (Рис. 5з, 5и). Общая численность коловраток и копепод были значимо выше в зарослях манника с сальвинией и зарослях элодеи по сравнению с зарослями стрелолиста и зоной открытой воды (Рис. 5к, 5м). Наибольшая численность кладоцер отмечалась в зарослях элодеи (Рис. 5л).

На построенной по результатам анализа избыточности (RDA) ординационной дендрограмме для озер Чарское и Головковское видно формирование шести групп проб, приуроченных к определенной зоне зарослей или зоне открытой воды (Рис. 6). Среди факторов, оказывающих статистически значимое влияние на видовую структуру, выделялись тип биотопа (61.05%), температура воды (17.82%),

pH (16.05%), электропроводность (15.28%), прозрачность воды (13.65%), проективное покрытие макрофитов (12.68%). Значимыми оказались первые пять осей (p -значение = 0.001).

Аналогичные результаты получились при анализе сообществ зоопланктона озер Малышевское и Хальзовское. На ординационной диаграмме видно формирование семи групп проб, приуроченных к определенной зоне зарослей или зоне открытой воды (Рис. 7). Среди факторов, оказывающих статистически значимое влияние на видовую структуру, выделялись тип биотопа (63.14%), проективное покрытие макрофитов (23.85%), прозрачность воды (16.68%), электропроводность (14.99%), pH (10.59%), концентрация растворенного кислорода (6.63%), концентрация хлорофилла а (4.87%), температура воды (3.22%). Значимыми оказались первые шесть осей (p -значение = 0.001).

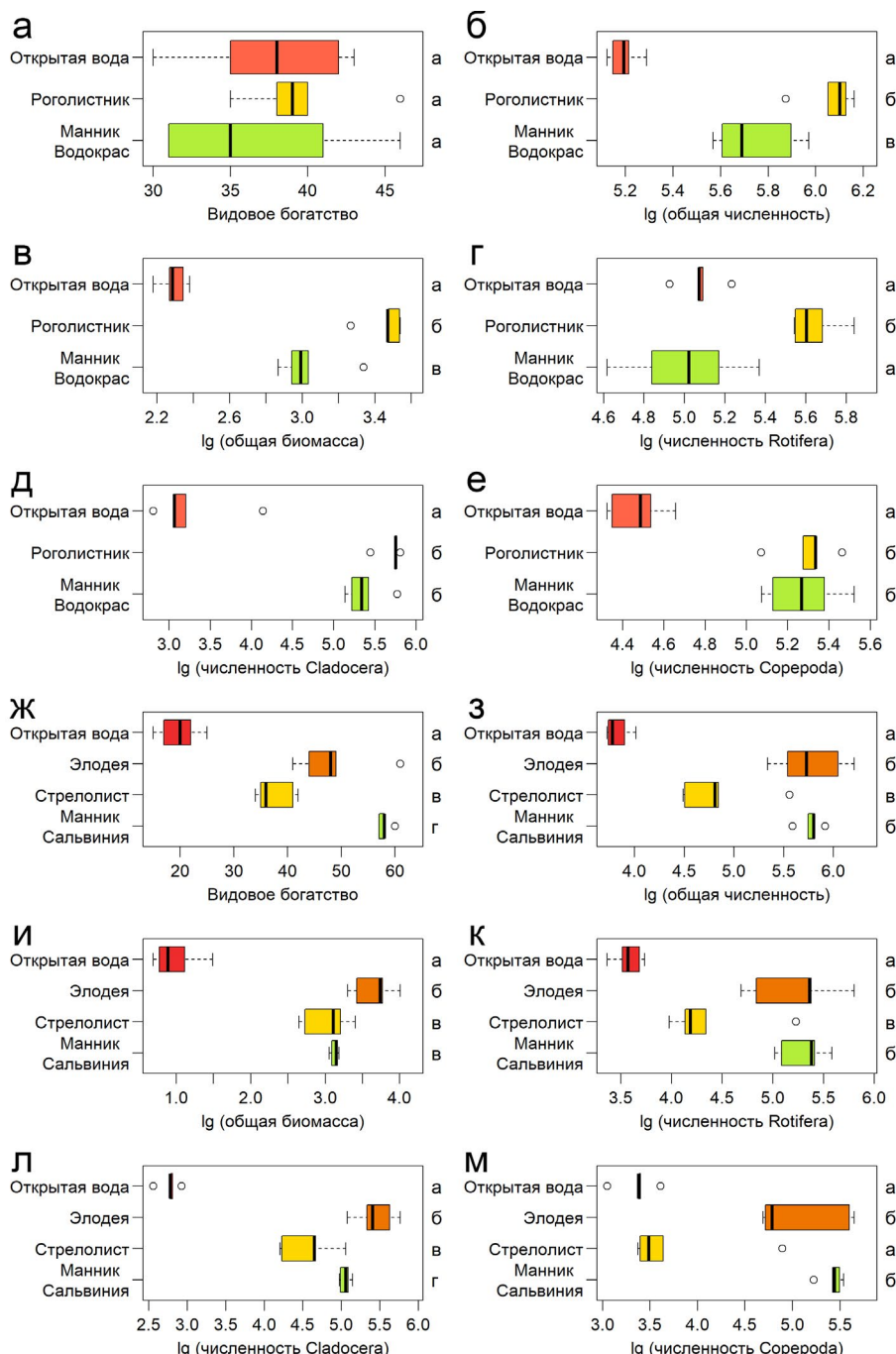


Рис.5. Диаграммы размаха значений структурных показателей сообществ зоопланктона в исследованных биотопах озер Малышевское (а–е) и Хальзовское (ж–м). Описание биотопов, как на рис. 1. Для обозначения значимых различий были добавлены компактные буквенные обозначения.

4. Обсуждение

Концепцию пространственного размещения сообществ вдоль градиентов изменения факторов среды (ценоклинов) активно развивал в прошлом веке Р. Уиттекер (1980). Согласно его подходу экоклин представляет собой совокупность ценоклина и комплексного градиента (градиента факторов среды). В зарослях макрофитов литоральной зоны изученных озер формировался градиент основных параметров водной среды (температуры, pH, прозрачности, электропроводности, содержания кислорода, хлорофилла а). В разнотипных по морфологическому строению зарослях макрофитов и на краю зарослей располагались сообщества зоопланктона с различающейся видовой структурой.

Это свидетельствует о формировании ценоклина. С продвижением от зарослей гелофитов и смешанных зарослей, расположенных у берега, к зоне открытой воды в зоопланктоценозах происходила постепенная смена доминантов и субдоминантов, снижение доли ветвистоусых ракообразных и увеличение доли коловраток. Таким образом, отсутствовали резкие переходы, характерные для экотонных. Все это позволяет охарактеризовать наблюдаемое распределение сообществ зоопланктона и факторов среды как экоклин.

Проведенный RDA-анализ показал, что наибольшее влияние на видовую структуру сообществ зоопланктона оказывал тип биотопа – наличие растений разной морфологической структуры или их отсутствие. Видовой состав макрофитов и струк-

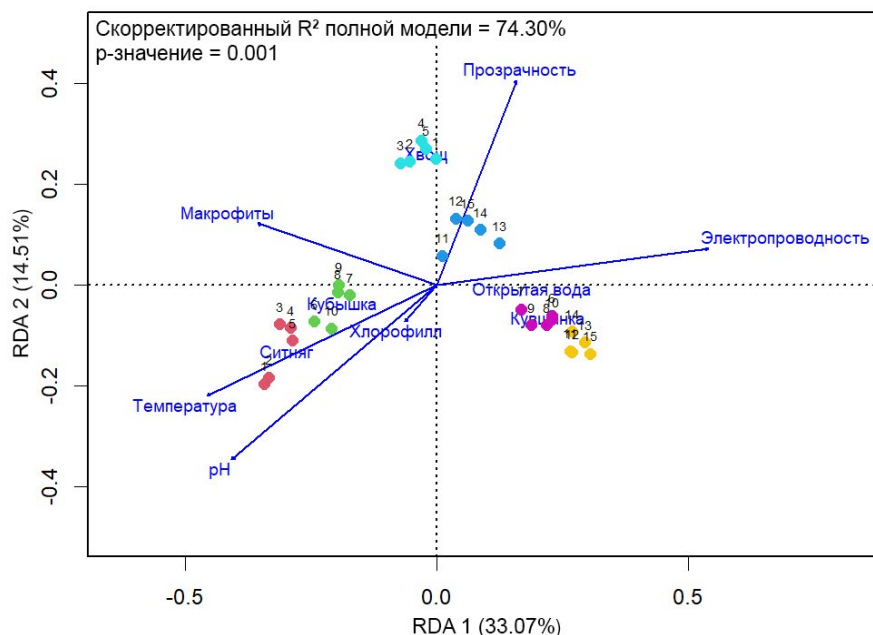


Рис.6. Ординационная диаграмма для проб зоопланктона озер Чарское и Головковское. 1–15 – номера станций (красный цвет – биотоп ситняга болотного, зеленый цвет – биотоп кубышки желтой, голубой – биотоп хвоща приречного, розовый – биотоп кувшинки чисто-белой, синий и желтый – открытая вода).

тура растительного покрова выступает в качестве важного фактора, определяющего трофически-нишевые взаимодействия (Jeong et al., 2014; Kurbatova and Yershov, 2018). Определенные виды зоопланктона имеют предпочтения к среде обитания, сформированной макрофитам разного морфологического строения (Walsh, 1995; Kuczyńska-Kippen and Nagengast, 2003). Увеличение обилия фитофильных кладоцер *S. crystallina* в зарослях кувшинки и *P. truncatus* в зарослях кубышки объясняется их предпочтениями к растениям с плавающими на поверхности листьями (Коровчинский и др., 2021а). Предпочтения погруженным макрофитам отдают коловратки *L. bulla* и *L. luna*. В оз. Хальзовское наблюдалась пространственная дифференциация

этих двух видов. Наибольшего обилия *L. luna* достигала при более низком обилии *L. bulla*. Это объясняется тем, что *L. bulla* более сильный конкурент и способен вытеснять *L. luna* (Kuczyńska-Kippen, 2007). Такая же конкуренция наблюдалась среди видов *Ceriodaphnia*. *C. reticulata* как более мощный фильтратор способен подавлять более мелких *C. pulchella* и *C. quadrangula*, поэтому доминировал в зарослях стрелолиста. В соседних зарослях элодеи его обилие снизилось, что позволило увеличиться обилию *C. pulchella* и *C. quadrangula*. Таким образом, разнотипные в морфологическом строении заросли макрофитов формируют более напряженные конкурентные взаимоотношения.

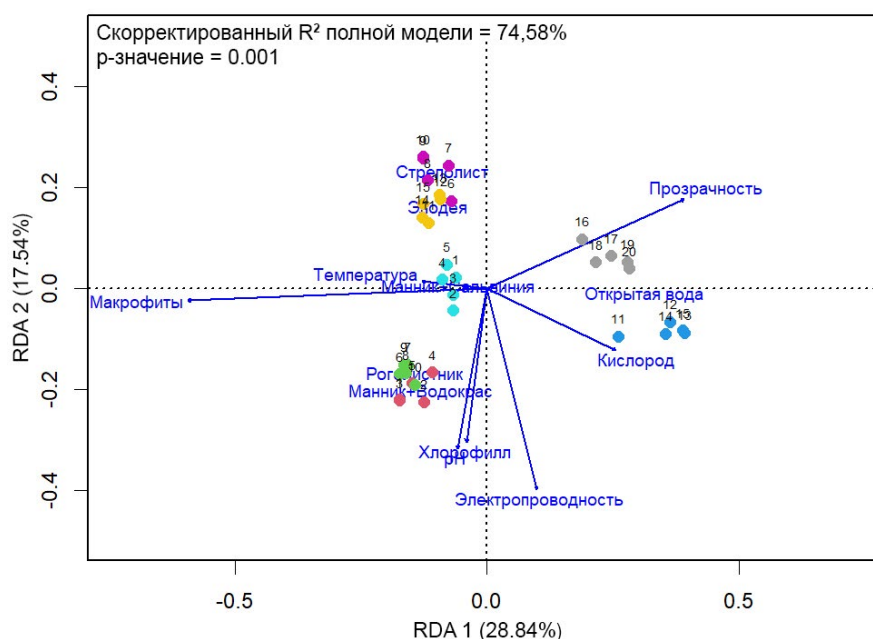


Рис.7. Ординационная диаграмма для проб зоопланктона озер Малышевское и Хальзовское. 1–20 – номера станций (красный цвет – биотоп манника с водокрасом, зеленый цвет – биотоп роголистника погруженного, голубой – биотоп манника с сальвинией, розовый – биотоп стрелолиста, желтый – биотоп элодеи, синий и серый – открытая вода).

Для большинства озер отмечено снижение видового богатства на краю зарослей в зоне открытой воды. Максимально число видов наблюдалось в смешанных зарослях манника с сальвинией в оз. Хальзовское. Также в этом озере происходило снижение числа видов в менее плотных зарослях стрелолиста и увеличение в плотных зарослях элодеи. Всё это подтверждает тот факт, что более гетерогенные заросли макрофитов позволяют формироваться высокому видовому богатству сообществ зоопланктона (Basu et al., 2000; Баканов и др., 2001; Kuczynska-Kippen, 2006; Basinska and Kuczynska-Kippen, 2009; Kurbatova et al., 2017).

Для всех озер отмечены самые низкие значения общей биомассы зоопланктона в зоне открытой воды. Однако мы не регистрировали однонаправленное снижение биомассы от берега к краю зарослей, как это наблюдалось в ряде озер (Баканов и др., 2001; Черевичко, 2007). Напротив, отмечено возрастание общей биомассы зоопланктона в зарослях погруженных макрофитов (роголистник и элодея), граничащих с зарослями гелофитов и зоной открытой воды. Погруженные макрофиты с большей биомассой в наибольшей степени увеличивают физическую сложность водной среды и создают более благоприятные условия для водных животных, чем растения с более простым строением (Manatunge et al., 2000; Kuczynska-Kippen, 2006; Choi et al., 2014; Celewicz-Goldyn and Kuczynska-Kippen, 2017).

Во всех озерах отмечено снижение доли кладоцер и увеличение доли коловраток в общей численности и биомассе зоопланктона на краю зарослей макрофитов. Особенно резкое падение обилия кладоцер наблюдалось на границе погруженных макрофитов (роголистника и элодеи) в зоне открытой воды. Это эффект может объясняться выеданием планктоноядными рыбами (Jeppesen et al., 1997; Gliwicz, 2003). Погруженные макрофиты выполняют роль рефугиума от хищничества (Moss et al., 1998; Kuczynska-Kippen and Nagengast, 2006; Семенченко и Разлуцкий, 2009; Karpowicz et al., 2016), позволяя кладоцерам концентрироваться в них. Снижение доли кладоцер на краю зарослей высвобождает от конкуренции коловраток и позволяет им наращивать свою численность.

5. Заключение

Установлено, что в разнотипных макрофитных поясах литоральной зоны малых озер развиваются различающиеся по видовой структуре зоопланктоценозы. Благодаря разнотипному строению макрофиты литорали формируют направленное изменение структуры сообществ и факторов среды в пространстве, что позволяет охарактеризовать эту зону как экоклин. Изменение количественных характеристик сообществ зоопланктона (число видов, численность, биомасса) зависит от произрастания макрофитов разных экологических групп. Наибольшее влияние на зоопланктон оказывают смешанные и погруженные заросли макрофитов.

Благодарности

Исследование поддержано грантом Российского Научного Фонда № 24-74-00016, <https://rscf.ru/project/24-74-00016/>.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Баканов А.И., Столбунова В.Н., Довбня И.В. и др. 2001. Животное население зарослей озера Неро: фауна растительных ассоциаций. Биология внутренних вод 2: 43-52.
- Бака С.В., Киселева Н.Ю. 2009. Особо охраняемые природные территории Нижегородской области. Аннотированный перечень. Нижний Новгород: Министерство природных ресурсов Нижегородской области.
- Ермохин М.В. 2007. Проблемы и перспективы исследования краевых структур биоценозов рек и водоемов речных долин. В: Актуальные вопросы изучения микро-, мейозообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов, С. 101-129.
- Зимбалевская Л.Н., Плигин Ю.В., Хороших Л.А. и др. 1987. Структура и сукцессии литоральных биоценозов днепровских водохранилищ. Киев: Наукова думка.
- Коровчинский Н.М., Котов А.А., Бойкова О.С. и др. 2021. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т. I. Москва: Товарищество научных изданий КМК.
- Коровчинский Н.М., Котов А.А., Синёв А.Ю. и др. 2021. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т. II. Москва: Товарищество научных изданий КМК.
- Литоральная зона Ладожского озера. 2011. В: Курашова Е.А. (ред.). Санкт-Петербург: Нестор-История.
- Методы гидробиологических исследований внутренних вод. 2024. В: Крылова А.В. (ред.). Борок, Ярославская обл.: ИБВВ РАН; Ярославль: Филигрань.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон. 2010. В: Алексеева В.Р., Цалолихина С.Я. (ред.). Москва: Товарищество научных изданий КМК.
- Папченков В.Г. 2001. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ.
- Раменский Л.Г. 1924. Основные закономерности растительного покрова и методы их изучения. В: Вестник опытного дела Средне-Чернозёмной области. Январь-февраль. Воронеж: Обл. ред. изд. комитета НКЗ, С. 37-73.
- Семенченко В.П., Разлуцкий В.И. 2009. Факторы, определяющие суточное распределение и перемещения зоопланктона в литоральной зоне пресноводных озёр. Журнал Сибирского федерального ун-та. Серия Биология 2: 191-225.
- Семенченко В.П., Разлуцкий В.И., Бусева Ж.Ф. et al. 2013. Зоопланктон литоральной зоны озёр разного типа. Минск: Беларуская навука.
- Уиттекер Р. 1980. Сообщества и экосистемы. Москва: Прогресс.
- Черевичко А.В. 2007. Зоопланктон зарослей высшей водной растительности озера Полисто. В: Актуальные вопросы изучения микро-, мейо- зообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов, С. 297-300.

- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. 2003. Количественная гидроэкология. Тольятти: ИЭВБ РАН.
- Attrill M.J., Rundle S.D. 2002. Ecotone or Ecocline: Ecological Boundaries in Estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 55: 929-936. DOI: [10.1006/ecss.2002.1036](https://doi.org/10.1006/ecss.2002.1036)
- Barletta M., Amaral C.S., Correa M.F.M. et al. 2008. Factors affecting seasonal variation in demersal fish assemblages at an ecocline in a tropical-subtropical estuary. *Journal of Fish Biology* 73: 1314-1336. DOI: [10.1111/j.1095-8649.2008.02005.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02005.x)
- Basinska A., Kuczynska-Kippen N. 2009. Differentiated macrophyte types as a habitat for rotifers in small mid-forest water bodies. *Biologia* 64(6): 1100-1107. DOI: [10.2478/s11756-009-0178-4](https://doi.org/10.2478/s11756-009-0178-4)
- Basu B.K., Kalf J., Pinel-Alloul B. 2000. The influence of macrophyte beds on plankton communities and their export from fluvial lakes in the St Lawrence River. *Freshwater Biology* 45(4): 373-382. DOI: [10.1046/j.1365-2427.2000.00635.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00635.x)
- Bolduc P., Bertolo A., Pinel-Alloul B. 2016. Does submerged aquatic vegetation shape zooplankton community structure and functional diversity? A test with a shallow fluvial lake system. *Hydrobiologia* 778: 151-165. DOI: [10.1007/s10750-016-2663-4](https://doi.org/10.1007/s10750-016-2663-4)
- Borcard D., Gillet F., Legendre P. 2011. Numerical Ecology with R. Springer: New York, NY, USA.
- Celewicz-Goldyn S., Kuczynska-Kippen N. 2017. Ecological value of macrophyte cover in creating habitat for microalgae (diatoms) and zooplankton (rotifers and crustaceans) in small field and forest water bodies. *PLOS ONE* 12(5): e0177317. DOI: [10.1371/journal.pone.0177317](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177317)
- Choi J.-Y., Jeong Kw.-S., Kim S.-K. et al. 2014. Role of macrophytes as microhabitats for zooplankton community in lentic freshwater ecosystems of South Korea. *Ecological Informatics* 24: 177-185. DOI: [10.1016/j.ecoinf.2014.09.002](https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2014.09.002)
- Choi J.-Y., Jeong Kw.-S., La G.-H. et al. 2015. The influence of aquatic macrophytes on the distribution and feeding habits of two *Asplanchna* species (*A. priodonta* and *A. herrickii*) in shallow wetlands in South Korea. *Journal of Limnology* 74 (1): 1-11. DOI: [10.4081/jlimnol.2014.896](https://doi.org/10.4081/jlimnol.2014.896)
- Clements F.E. 1916. Plant succession. An analysis of the development of vegetation. Plant ecology. Washington: Carnegie Institution of Washington.
- Gleason H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53(1): 7-26.
- Gliwicz Z.M. 2003. Between Hazards of Starvation and Risk of Predation: The Ecology of Offshore Animals. Excellence in Ecology 12: International Ecology Institute.
- Jeong Kw.-S., Choi J.-Y., Jeong Kw.-S. 2014. Influence of aquatic macrophytes on the interactions among aquatic organisms in shallow wetlands (Upo Wetland, South Korea). *Journal of Ecology and Environment* 37(4): 185-194. DOI: [10.5141/ecoenv.2014.022](https://doi.org/10.5141/ecoenv.2014.022)
- Jeppesen E., Jensen J.P., Sondergaard M. et al. 1997. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient status, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia* 342/343: 151-164. DOI: [10.1023/A:1017046130329](https://doi.org/10.1023/A:1017046130329)
- Karpowicz M., Ejsmont-Karabin J., Strzalek M. 2016. Biodiversity of zooplankton (Rotifera and Crustacea) in water soldier (*Stratiotes aloides*) habitats. *Biologia* 71/5: 563-573. DOI: [10.1515/biolog-2016-0068](https://doi.org/10.1515/biolog-2016-0068)
- Kuczynska-Kippen N. 2003. The distribution of rotifers (Rotifera) within a single *Myriophyllum* bed. *Hydrobiologia* 506-509: 327-331. DOI: [10.1023/B:HYDR.0000008543.58859.f7](https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000008543.58859.f7)
- Kuczynska-Kippen N. 2006. Zooplankton structure in architecturally differentiated macrophyte habitats of shallow lakes in the Wielkopolska Region, Poland. *International Journal of Oceanography and Hydrobiology* 35(2): 179-191.
- Kuczynska-Kippen N. 2007. Interactions of con-generic *Lecane* species (Rotifera) within different macrophyte patches in a shallow lake. *Polish Journal of Ecology* 55(1): 91-100.
- Kuczynska-Kippen N., Nagengast B. 2003. The impact of the architecture of macrophytes on the spatial structure of zooplankton of the Wielkowiejskie lake. *Rocz. AR Pozn. CCCLIV* 6: 121-129.
- Kuczynska-Kippen N., Nagengast B. 2006. The influence of the spatial structure of hydromacrophytes and differentiating habitat on the structure of rotifer and cladoceran communities. *Hydrobiologia* 559: 203-212. DOI: [10.1007/s10750-005-0867-0](https://doi.org/10.1007/s10750-005-0867-0)
- Kurbatova S.A., Lapteva N.A., Bykova S.N. et al. 2019. Aquatic plants as a factor that changes trophic relations and the structure of zooplankton and micropertiphytone communities. *Biology Bulletin* 46(3): 284-293. DOI: [10.1134/S1062359019030051](https://doi.org/10.1134/S1062359019030051)
- Kurbatova S.A., Yershov I.Y. 2018. Zooplankton in monospecies and mixed phytocenoses of *Stratiotes aloides* L. and *Sagittaria sagittifolia* L. under experimental conditions. *Inland Water Biology* 1: 46-55. DOI: [10.1134/S1995082918010091](https://doi.org/10.1134/S1995082918010091)
- Kurbatova S.A., Yershov I.Y., Borisovskaya E.V. 2017. Effect of hydrophyte thickets density on zooplankton. *Inland Water Biology* 10: 83-91. DOI: [10.1134/S1995082917010114](https://doi.org/10.1134/S1995082917010114)
- Lauridsen T.L., Jeppesen E., Søndergaard M. et al. 1998. Horizontal migration of zooplankton: predator-mediated use of macrophyte habita. *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. New York: Springer-Verlag, pp. 233-239.
- Legendre P., Legendre L. 2012. Numerical ecology. Oxford: Elsevier.
- Lima A.R.A., Ferreira G.V.B., Barletta M. 2019. Estuarine ecocline function and essential habitats for fish larvae in tropical South Western Atlantic estuaries. *Marine Environmental Research* 151: 104786. DOI: [10.1016/j.marenvres.2019.104786](https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.104786)
- Lucena-Moya P., Duggan I.C. 2011. Macrophyte architecture affects the abundance and diversity of littoral microfauna. *Aquatic Ecology* 45: 279-287. DOI: [10.1007/s10452-011-9353-0](https://doi.org/10.1007/s10452-011-9353-0)
- Makarewicz J.C., Likens G.E. 1975. Niche analysis of a zooplankton community. *Science* 190: 1000-1003. DOI: [10.1126/SCIENCE.190.4218.1000](https://doi.org/10.1126/SCIENCE.190.4218.1000)
- Manatunge J., Asaeda T., Priyadarshana T. 2000. The influence of structural complexity on fish-zooplankton interactions: A study using artificial submerged macrophytes. *Environmental Biology of Fishes* 58: 425-438. DOI: [10.1023/A:1007691425268](https://doi.org/10.1023/A:1007691425268)
- Moss B., Kornijow R., Measey G.J. 1998. The effects of nymphaeid (*Nuphar lutea*) density and predation by perch (*Perca fluviatilis*) on the zooplankton communities in a shallow lake. *Freshwater Biology* 39: 689-697. DOI: [10.1046/j.1365-2427.1998.00322.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1998.00322.x)
- R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. 2025. URL: <http://www.R-project.org/> (accessed on July 27, 2025).
- Scheffer M. 2004. Ecology of Shallow Lakes. New York: Springer Science & Business Media.
- Stolbunova V.N. 2011. Zooplankton of macrophyte overgrowths in the mouth of the Rybinsk reservoir tributary. *Inland Water Biology* 4: 165-172. DOI: [10.1134/S1995082911020192](https://doi.org/10.1134/S1995082911020192)
- van der Maarel E. 1990. Ecotones and ecoclines are different. *Journal of Vegetation Science* 1: 135-138. DOI: [10.2307/3236065](https://doi.org/10.2307/3236065)
- Walsh E.J. 1995. Habitat-specific predation susceptibilities of a littoral rotifer to two invertebrate predators. *Hydrobiologia* 313: 205-211. DOI: [10.1007/978-94-009-1583-1_28](https://doi.org/10.1007/978-94-009-1583-1_28)