

*На правах рукописи*



Филиппов Дмитрий Андреевич

**Структура и системная организация  
гидробиоценозов болот**

1.5.15. Экология

**Автореферат**

диссертации на соискание учёной степени доктора  
биологических наук

Калининград – 2023

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте лесоведения Российской академии наук (ИЛАН РАН) и в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук (ИБВВ РАН)

**Научный консультант:** доктор биологических наук, профессор,  
**КРЫЛОВ Александр Витальевич**

**Официальные оппоненты:**

**БОЛОТОВ Иван Николаевич**, доктор биологических наук, член-корреспондент РАН, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаврова Уральского отделения Российской академии наук, г. Архангельск, директор

**БЕЗМАТЕРНЫХ Дмитрий Михайлович**, доктор биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт водных и экологических проблем Сибирского отделения Российской академии наук, г. Барнаул, исполняющий обязанности заместителя директора по научной работе, главный научный сотрудник

**ЗАГИРОВА Светлана Витальевна**, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук», г. Сыктывкар, заведующая отделом

**Ведущая организация:** Институт проблем промышленной экологии Севера – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Кольский научный центр Российской академии наук» (ИППЭС КНЦ РАН), г. Апатиты

Защита состоится 06 февраля 2024 г. в 14-00 часов на заседании диссертационного совета Д 37.2.007.05 на базе ФГБОУ ВО «Калининградский государственный технический университет» по адресу: г. Калининград, ул. Профессора Баранова, д. 43, Зал заседаний диссертационных советов (ауд. 101).

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в научно-технической библиотеке ФГБОУ ВО «Калининградский государственный технический университет» и на сайте [https://klgtu.ru/upload/dissertations/filippov/filippov\\_diss.pdf](https://klgtu.ru/upload/dissertations/filippov/filippov_diss.pdf)

Автореферат разослан «\_\_» \_\_\_\_\_ 2023 г.

Отзывы на автореферат следует посылать по адресу: 236022, Калининград, Советский пр., д.1, ФГБОУ ВО «КГТУ», диссертационный совет Д 37.2.007.05, председателю Науменко Е.Н., а также электронный адрес: [elena.naumenko@klgtu.ru](mailto:elena.naumenko@klgtu.ru)

Учёный секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат технических наук



С.В. Агафонова

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы исследования.** Болото – широко распространённый и представленный на большинстве континентов Земли тип экосистем (Кац, 1984). Болота и заболоченные земли занимают не менее 20% территории Российской Федерации и составляют около 40% площади всех торфяных болот мира (Вомперский и др., 2005, 2011; Sirin et al., 2017).

Болота представляют собой тип ландшафта, служат отдельным звеном в процессе стока (Дубах, 1936; Иванов, 1953; Новиков, 2001; Маслов, 2009). В целом они относятся к водным объектам, так как служат постоянным или временным сосредоточением вод, имеют характерные формы и водный режим.

Однако особая уникальность торфяных болот состоит в способности формирования ими внутриболотной гидрографической сети – совокупности водных объектов в пределах болота, различающихся по происхождению, гидрологическим и гидрохимическим параметрам, положению в мезорельефе, морфометрическим и иным характеристикам, но связанных в своём развитии с процессами болотообразования. В них формируются особые биоценотические комплексы, которые, с одной стороны, отражают генезис и характерные черты собственно болота (трофность, режим водно-минерального питания, система проточности или стока и др.), с другой – несут индивидуальные особенности саморазвития этих водных объектов.

**Степень разработанности темы.** Болотам, как объектам пресноводной гидробиологии, уделяется существенно меньше внимание, нежели озёрам, водохранилищам, рекам (Зернов, 1934; Березина, 1953; Константинов, 1967; Зинченко, Розенберг, 2022). Среди общего разнообразия болотных гидрографических элементов, в несколько лучшей степени гидробиологически изучены объекты, имеющие участки открытой воды (болотные озёра, озёрки, реки, ручьи), чем водные объекты, сформировавшиеся в результате развития торфяного болота (травяные, сфагновые, денудационные мочажины, проточные и застойные топи, сплавины).

Основными причинами низкого интереса к данным водно-болотным экосистемам следует считать сложности с пониманием исследователями многоуровневой структурно-функциональной организации болот (Минаева, Сирин, 2011), невозможностью чётко определить объект исследования, очертить его границы и охарактеризовать существенные признаки, а также с труднодоступностью болот, сложными условиями работы на них, ограничениями в применении традиционных методов, не явной водохозяйственной значимостью объектов.

В отечественной и зарубежной литературе можно встретить данные практически обо всех группах организмов, встречающихся/обитающих на водных объектах болот. Однако эти сведения в значительной степени мало информативны для системного познания объекта. Как правило, данные материалы получены в разные годы (зачастую десятилетия и даже столетия), разными исследователями, на различных типах болот и/или в различных природных зонах, поэтому с точки зрения создания общей картины структурно-системной организации экосистем и биоценозов болотных водных объектов не применимы и не сопоставимы.

**Цель работы** – изучить структурно-системную организацию разнотипных внутриболотных водных объектов и экологические особенности их гидробиоценозов.

**Основные задачи:**

1) представить разнообразие внутриболотных водоёмов и водотоков, их гидроэкологические отличия, основания их особого рассмотрения и изучения;

2) изучить видовое богатство, количественные характеристики и структуру основных компонентов биоты (макрофиты, бактерио-, вирио-, фито- и зоопланктон, макрозообентос и зоофитос) внутриболотных водных объектов и описать основные их абиотические условия (озёрно-болотные отложения и болотные воды);

3) проанализировать разнообразие и структуру биоценозов разных типов водных объектов болот (остаточные озёра, вторичные озёрки, болотные ручьи, травяные и моховые мочажины, проточные топи, заливаемые поймы, сплавины), а также выявить их особенности по сравнению с аналогичными системами неболотного генезиса;

4) выявить направления изменений структурной организации гидробиоценозов разных типов болотных водных объектов, отражающих разные стадии развития болот;

5) рассмотреть болотные водные объекты как местообитания редких и уязвимых видов для решения задач сохранения болотных экосистем.

**Научная новизна.** Впервые с позиции междисциплинарного, дифференцированного, структурно-системного подхода изучены биоценозы разнотипных объектов гидрографической сети болот. Представлена оригинальная классификация внутриболотных объектов болот таёжной зоны для организации гидробиологических наблюдений. Получены современные и наиболее полные сведения по таксономическому богатству сосудистых растений, мохообразных, водорослей, грибов, простейших, беспозвоночных и позвоночных животных болотных и внутриболотных биотопов, проведено сопоставление с данными по биоразнообразию других типов водно-болотных угодий (на примере Вологодской обл.). Впервые для территории Вологодской обл. указывается и/или обнаружены 523 вида: Bacteria – 2 (Cyanobacteria – 2), Diaphoretickes – 67 (Bigyra – 1, Cercozoa – 23, Ciliophora – 5, Foraminifera – 1, Haptista – 9, Dinoflagellata – 1, Ochrophyta – 29), Amorphea – 38 (Amoebozoa – 35, Choanozoa – 2, Apusomonadida – 1), Excavates – 9 (Euglenozoa – 8, Jakobida – 1), *Incertae sedis* Eukarya – 1 (Ancyromonadidae – 1), Fungi – 2 (Basidiomycota – 2), Plantae – 66 (Chlorophyta – 3, Charophyta – 32, Marchantiophyta – 22, Bryophyta – 7, Tracheophyta – 2), Animalia – 337 (Rotifera – 4, Branchiopoda – 3, Arachnida – 117, Insecta – 213). Описаны 4 новых морфотипа стоматоцист золотистых водорослей (совместно с Д.А. Капустиным и Е.С. Гусевым) и 1 новый вид десмидиевых водорослей (*Euastrum kossinskiae*) (совместно с О.В. Анисимовой). Впервые выявлены закономерности структуры и динамики биоценозов водных объектов болот, различающихся по типологии, генезису, положению в границах болотного массива. Впервые на территории Вологодской обл. обнаружено болото аапа типа, находящееся южнее ранее проведённой границы его ареала в Европейской России, описаны характерные черты «южных аапа» (совместно с С.А. Кутенковым). Оценено

богатство редких и уязвимых видов водно-болотных угодий и выявлена роль внутриболотных водных объектов в их сохранении; обнаружены новые местонахождения официально редких видов растений, грибов, животных.

**Теоретическая значимость работы.** Современные данные о составе и структуре различных компонентов биоты торфяных болот вносят существенный вклад в развитие гидробиологии, экологии и болотоведения, а также могут служить научной основой при разработке программ и стратегий по сохранению и рациональному использованию биологического и ландшафтного разнообразия. Результаты работы значительно расширяют знания в области экологии болотных водоёмов и водотоков, раскрывают особенности структурной организации гидробиоценозов болотных водных объектов, различающихся по типологии, генезису и положению в пределах болотного массива. Полученные данные способствует развитию «гидробиологии болот» – междисциплинарного научного направления в области изучения водных объектов болот и их биоценозов.

**Практическая значимость работы.** Внесены дополнения, уточнения и изменения в перечни редких и исчезающих видов (и внутривидовых таксонов) растений, грибов и животных, включённых в Красную книгу Вологодской обл. Получены материалы о биоразнообразии и актуальном состоянии болотных экосистем 10 действующих особо охраняемых природных территорий (ООПТ) и 13 наиболее перспективных для охраны на территории Вологодской обл. объектов. Оригинальные материалы послужили основой научного обоснования необходимости создания государственного природного заказника «Болото «Доброозерское»» – одного из крупнейших региональных заказников Вологодской обл. (13,1 тыс. га). Создана «Коллекция автотрофных и гетеротрофных организмов болотных экосистем ИБВВ РАН», состоящая из гербария (MIRE) и тотальных препаратов и фиксаций в жидкостях. Часть гербарных материалов передана на хранение в VO, ряд дублетов – в IBIW, SYKO, LE, PTZ, KPAVG; сборы насекомых – в коллекцию беспозвоночных ИБВВ РАН (IBIW) и Научный музей ИБ Коми НЦ УрО РАН; часть проб микроводорослей – в альгологическую коллекцию МГУ (MW). Подготовлено базовое для студентов и аспирантов учебное пособие «Методы и методики гидробиологического исследования болот» (Филиппов и др., 2017). Отдельные разделы работы использованы в рамках вузовской программы при проведении лекционно-практических курсов «Болотоведение», «Экология животных и растений», «Гидробиотаника», а также учебных полевых практик. Часть результатов исследования нашли своё место в электронной научно-популярной энциклопедии «Вода России» (<http://water-ru.ru/>).

**Методология и методы исследования.** В основе работы лежит анализ болотных и внутриболотных водных экосистем и биоценозов с использованием структурно-системного, дифференцированного, междисциплинарного и комплексного подходов. Болото определяется как особый водный объект, в котором, в условиях болотообразования, формируется особый комплекс закономерно пространственно, генетически и функционально связанных между собой внутриболотных гидрографических объектов. Последние, отличаясь по происхождению, морфометрическим, экологическим и гидробиологическим особенностям, анали-

зируются с учётом их типологической принадлежности. Исследования гидробиоценозов болот основаны на применении общенаучных методов и широкого спектра методов отдельных естественнонаучных дисциплин (общая экология, гидробиология, болотоведение и др.), включая маршрутно-ключевые и стационарные полевые методы отбора проб и сбора материала, методы дистанционного зондирования поверхности Земли и ГИС-технологии, методы микроскопии, частные методы, методы обработки, анализа и интерпретации собранного материала и полученных данных и др. Ряд традиционных методов адаптирован к специфическим условиям водных объектов болот.

Предмет защиты: теоретические основы гидробиологии болот как научного направления и их реализация на региональном уровне – при изучении болот и внутриболотных водных объектов.

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Существенное типологическое разнообразие внутриболотных гидрографических элементов (на основании наличия/отсутствия и постоянства торфообразовательного процесса с учётом их связи со стоком воды и гидрологическим режимом) включает типичные, смешанные, нетипичные, случайные и временные водные объекты, которые формируются и/или развиваются в условиях болотообразования и представляют собой специфическую группу объектов для гидроэкологических исследований.

2. Каждый тип болотного водного объекта характеризуется отличительными особенностями состава, количественной представленности, структуры и динамики внутренних и контурных сообществ гидробионтов. Изменения большинства качественных и количественных характеристик структурных компонентов в гидробиоценозах болота происходят в направлении от типичных к смешанным или от первичных к вторичным водным объектам. По мере роста и развития торфяного болота и трансформации гидрографической сети происходит и сукцессионное развитие гидробиоценозов, проявляющееся в повышении роли макрофитов, уменьшении видового разнообразия гидробионтов при увеличении доли специфических болотных стенобионтов, усилении эндогенных процессов.

3. Болотные водные объекты служат местообитанием для 10 и более % редких и уязвимых (преимущественно облигатно-факультативных и облигатных болотных) видов растений, грибов, животных; природоохранная ценность данных объектов зависит прежде всего от сохранности в условно естественном состоянии самих торфяных болот, а также имеющегося разнообразия типов болотных участков и развитости гидрологической сети.

**Степень достоверности результатов.** Достоверность и объективность представленных результатов подтверждается многолетним и комплексным характером исследований, объёмом исходного материала, применением адекватных и современных методов, методик и единой исследовательской программы, соответствующих общей цели работы и её задачам. Сформулированные в тексте диссертационной работы научные положения, выводы и рекомендации основаны на фактических данных, продемонстрированных в приведённых таблицах и рисунках. Ин-

терпретация полученных результатов выполнена с использованием современных методов обработки информации и статистического анализа.

**Апробация работы.** Материалы и основные положения работы непосредственно соискателем были представлены в форме устных и стендовых докладов на 27 научных собраниях: 1) полевой семинар с элементами научной школы «Гидробиологические исследования болот» (Борок, 2017); 2) Международный симпозиум «Болотные экосистемы севера Европы: разнообразие, динамика, углеродный баланс, ресурсы и охрана» (Петрозаводск, 2005); 3) Всероссийская с международным участием V Научная Школа молодых учёных «Болота и биосфера» (Томск, 2006); 4) III Всероссийская школа-конференция «Актуальные проблемы геоботаники» (Петрозаводск, 2007); 5) XIII Международная школа-конференция молодых учёных «Биология внутренних вод» (Борок, 2007); 6) Всероссийская конференция молодых учёных «Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее» (Екатеринбург, 2008); 7) Всероссийская с международным участием научная конференция «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований» (Вологда, 2008); 8–18) XIII–XXIII Всероссийские молодёжные научные конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2006–2016); 19) XIX Международная научная конференция (Школа) по морской геологии «Геология морей и океанов» (Москва, 2011); 20) Международное рабочее совещание «Методы оценки угрозы исчезновения видов и определение статуса уязвимости, основанные на IUCN-критериях, для Красных книг Баренцева региона, посвящённое 50-летию создания Красного списка IUCN» (Сыктывкар, 2014); 21) Международный симпозиум «Болота Северной Европы: разнообразие, динамика и рациональное использование» (Петрозаводск, 2015); 22) VIII Всероссийская конференция с международным участием по водным макрофитам «Гидробиотаника 2015» (Борок, 2015); 23) VI Всероссийский симпозиум по амфибиотическим и водным насекомым, посвящённый 90-летию Л.А. Жильцовой (Владикавказ, 2016); 24) Всероссийская научная конференция с международным участием «Стационарные исследования лесных и болотных биогеоценозов: экология, продукционный процесс, динамика» (Сыктывкар, 2016); 25) IX Галкинские Чтения (Санкт-Петербург, 2018); 26) III Национальная научная конференция с международным участием «Информационные технологии в исследовании биоразнообразия», посвящённая 100-летию со дня рождения академика РАН П.Л. Горчаковского (Екатеринбург, 2020); 27) IX Международная научная конференция по водным макрофитам «Гидробиотаника 2020» (Борок, 2020). Материалы докладывались на отчётных сессиях лаборатории высшей водной растительности ИБВВ РАН и на Учёном совете ИЛАН РАН.

**Личный вклад соискателя.** Диссертационная работа является теоретическим обобщением материалов собственных полевых исследований 2000–2022 гг., а также фондовых и литературных данных по изучаемой теме. Автором выбрана тема исследования, определена её актуальность, очерчен круг исследовательских задач, разработана программа их реализации, проведён сбор, анализ и обобщение полученных материалов, написан текст рукописи диссертации. Результаты комплексных исследований подготовлены и опубликованы в совместных с их участ-

никами работами и сопровождаются в тексте диссертации ссылками. Использование фондовых материалов оговорено в соответствующих разделах диссертации.

**Проекты.** Настоящая диссертация подготовлена во время обучения в очной докторантуре ИЛАН РАН и в период работы в лаборатории высшей водной растительности ИБВВ РАН и лаборатории “AquaBioSafe” ТюмГУ. Работа проводилась при поддержке РФФИ [№№14-04-32258, 18-04-00988 – руководитель; №№11-04-00159, 12-04-10117, 13-05-00837, 16-04-00290, 19-29-05059, 19-05-00938 – исполнитель], РФФИ [№14-14-01134 – исполнитель], Правительства Вологодской обл. [НИОКР №115111010012 – исполнитель], Правительства Тюменской обл. [проект ЗапСибНОЦ №89-ДОН(2) – исполнитель], а также при выполнении плановых тем ИБВВ РАН по государственным заданиям ФАНО и Минобрнауки России [АААА-А18-118012690099-2; 121051100099-5; 121051100109-1 и др.].

**Публикации.** Материалы диссертации, основные её положения и выводы представлены в 132 научных работах, из них 25 статей в журналах, рекомендованных ВАК РФ при защите докторских диссертаций, в том числе 24 статьи в журналах, входящих в базы данных Web of Science и Scopus, в 5 монографиях, из которых 4 коллективные, 2 учебных пособия.

**Объём и структура работы.** Диссертация изложена на 589 страницах и состоит из введения, 6 глав, заключения, списка сокращений и условных обозначений, словаря терминов, списка литературы (1813 наименований, из которых 348 – на иностранных языках), 7 приложений. Иллюстративный материал основной части включает 53 таблицы и 60 рисунков.

**Благодарности.** Работа посвящается светлой памяти А.А. Сирина, который не только консультировал меня в период учёбы в докторантуре, но и способствовал более глубокому пониманию и восприятию любимого объекта исследований. Благодарю А.В. Крылова – без его внимательного отношения, всецелой поддержки, терпения, своевременных советов и полезных рекомендаций вряд ли можно было бы всерьёз рассчитывать на успех. Неоценимую роль в формировании моего научного мировоззрения оказали О.Л. Кузнецов, А.И. Кузьмичев, В.Г. Папченков, В.В. Панов.

Выражаю благодарность всем, кто мешал трудиться и делал всё возможное, чтобы диссертация не состоялась никогда. В гораздо большей степени искренне признателен всем тем, кто поддерживал меня на этом пути, всячески содействовал выполнению настоящей работы, активно помогая на отдельных её этапах, высказывая ценные замечания, давая нужные советы, в особенности благодарен Р.А. Алиеву, О.В. Анисимовой, Ю.А. Боброву, М.А. Бойчук, В.С. Вишнякову, О.В. Галаниной, М.В. Гапеевой, Е.С. Гусеву, С.Н. Дедыш, В.П. Денисенкову, О. Джохарчи, М.В. Дулину, С.Г. Ермилову, О.Д. Жаворонковой, В.Л. Зайцевой, А.А. Ивановой, Н.В. Ивановой, Н.В. Ивановой (Филатовой), К.Н. Ивичевой, Д.А. Капустину, Е.А. Кузьмину, О.И. Кулаковой, И.С. Куличевской, С.А. Кутенкову, А.Н. Левашову, М.М. Леонову, Е.В. Лобуничевой, Р.А. Ложкиной, М.А. Минор, А.Н. Неретиной, М.Г. Носковой, С.В. Пестову, О.С. Покровскому, Н.В. Политовой, А.А. Пржиборо, А.А. Прокину, К.И. Прокиной, Н.В. Равину,

Т.В. Романис, Д.О. Садокову, А.С. Сажневу, Г.В. Симоновой, И.Н. Стерляговой, Н.В. Стойкиной, Я.В. Стройнову, Е.Л. Талбонен, Ю.Г. Удоденко, И.В. Филоненко, А.А. Хаустову, А.М. Черновой, А.Б. Чхобадзе, Ю.Н. Шабалиной, А.А. Шабуну, В.П. Шевченко, О.С. Ширяевой. Также благодарю сотрудников научных библиотек, редакции журналов, рецензентов за их кажущуюся незаметной, но безусловно важную роль в моём развитии.

Отдельно благодарю В.В. Юрченко, А.С. Комарову, А.Ю. Филиппова, С.С. Филиппову, В.А. Филиппова, М.Ф. за вдохновение, проявленное терпение, понимание, активное участие и разностороннюю поддержку на протяжении всех этих прошедших лет.

## **ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

**ВВЕДЕНИЕ.** Дано описание целей и задач работы, её актуальности, практической и теоретической значимости и научной новизне, методологии; приведены сведения о степени достоверности результатов, об апробации работы, проектах, личном вкладе, количестве публикаций, структуре и объёме работы.

### **Глава 1. БОЛОТА И ИХ ГИДРОГРАФИЧЕСКАЯ СЕТЬ КАК ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ**

#### **1.1. Разнообразие водных объектов болот (понятия и термины)**

Первая часть раздела посвящена анализу «болот как водных объектов» с точки зрения терминологии и в качестве объекта исследования.

В данной работе опираемся на гидрологическое (нормативно закреплённое) определение понятия «болото» как «природное образование, занимающее часть земной поверхности и представляющее собой отложения торфа, насыщенные водой и покрытые специфической растительностью» (ГОСТ 19179-73).

Уникальность торфяных болот, как особого типа водных объектов, подчёркивается 1) закономерной аккумуляцией торфа (данное свойство служит отличительной особенностью от иных типов природных объектов) и 2) внутриболотной гидрографической сетью [формирование особого комплекса закономерно связанных (пространственно, генетически, функционально) между собой гидрографических объектов (в виде собственно болота и отдельных внутриболотных типов водных объектов)].

Во второй части раздела рассмотрены водные объекты болот, их разнообразие и гидроэкологические отличия. Особое внимание уделено вопросам классификации гидрографической сети болот (как совокупности водных объектов в его пределах) (Богдановская-Гиенэф, 1948, 1953, 1955, 1969; Галкина и др., 1949; Иванов, 1953, 1957; Романова, 1953, 1961; Мазинг, 1963, 1994; Батуев, 2010; Masing, Trass, 1955). Наиболее разработанной следует признать классификацию Е.А. Романовой (1961), которая базируется на основании происхождения элементов, проточности/застойности воды, положения в мезорельефе (озёра и микроозерки; реки и ручьи; топи). Ценность имеет и классификация В.В. Мазинга (1994), в которой учитывается наличие открытой воды и тип растительности (по-

стоянно скрытые под болотной растительностью объекты; объекты с временной открытой водной поверхностью и гипергидрофильной растительностью; объекты с постоянной открытой водной поверхностью, отчасти с водной растительностью).

Разработанная нами классификация внутриболотных объектов болот ориентирована на решение гидробиологических задач (рисунок 1).

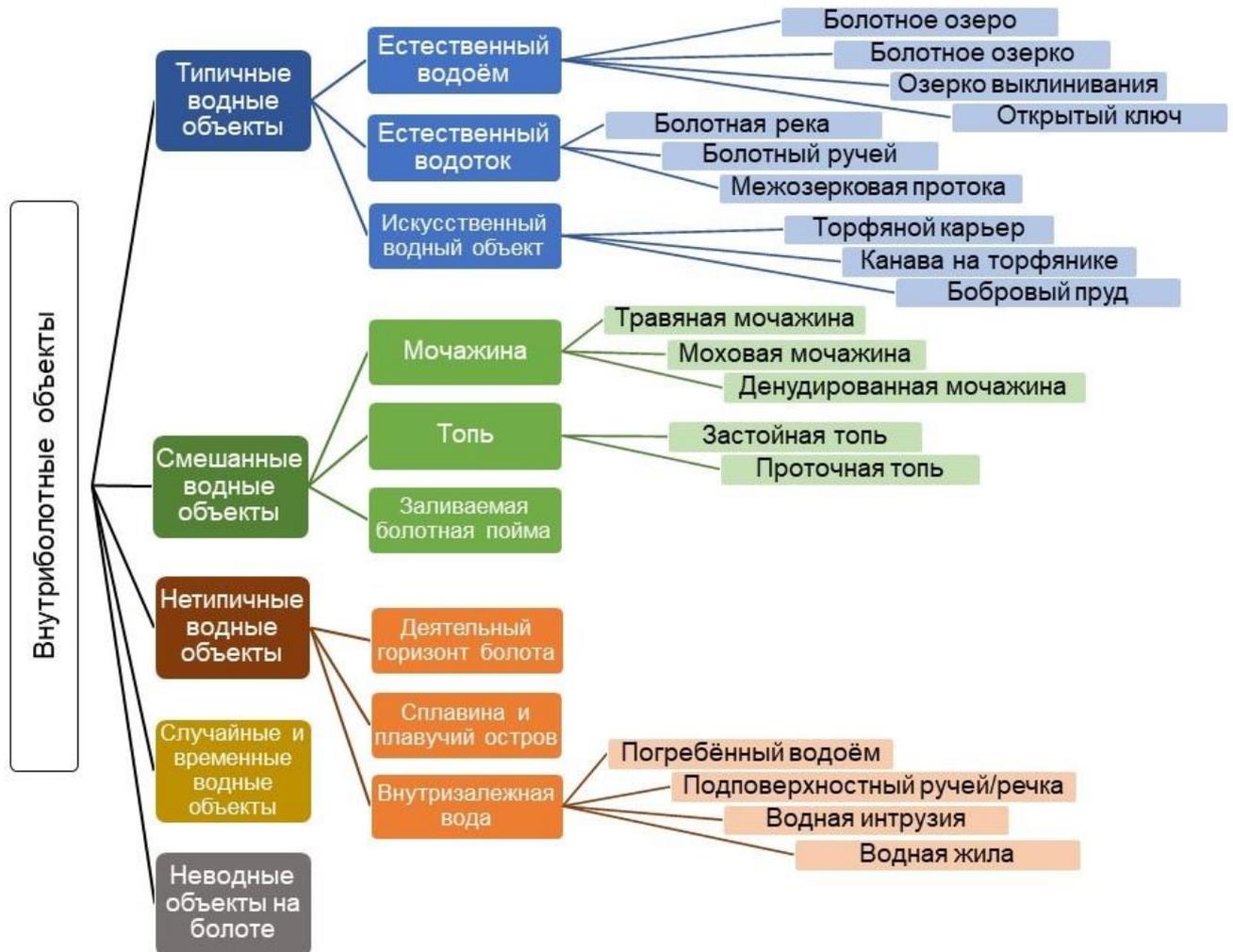


Рисунок 1 – Блок-схема классификации внутриболотных объектов болот таёжной зоны для организации гидробиологических наблюдений

Всего нами выделено 5 крупных групп объектов на основании наличия/отсутствия и постоянства торфообразовательного процесса с учётом его связи со стоком воды и гидрологическим режимом болота. Внутри групп выделено от 1 до 3 подгрупп, каждая из которых включает от 1 до 5 типов водных объектов, которые в свою очередь могут подразделяться на подтипы с учётом их происхождения, положения в мезорельефе или иным внутренним особенностям. В этом разделе диссертации подробно охарактеризованы данные группы и основные типы водных объектов. Разнообразие внутриболотных гидрографических элементов и наличие смешанных и нетипичных водных объектов на болотах служат веским основанием их особого рассмотрения и гидроэкологического изучения.

## 1.2. Биоэкологические изыскания на водных объектах болотных экосистем

В первой части раздела освещены основные вехи и состояние изученности внутриболотных водных объектов с точки зрения 1) данных объектов в целом (с использованием метода хронологических таблиц); 2) основных типов объектов; 3) отдельных структурных компонентов. Отмечено, что биоэкологическая изученность водных объектов болот уменьшается, а продолжительность изысканий падает в ряду типичные – смешанные – нетипичные – случайные объекты, что связано с высокой трудоёмкостью полевых работ, необходимостью существенной корректировки сложившихся подходов и разработки новых методов исследования. Имеющиеся данные о структурных компонентах отдельных типов водных объектов болот, как правило, слабо применимы, не сопоставимы, малоинформативны для познания структурно-функциональной организации их экосистем.

Вторая часть раздела посвящена теоретическим аспектам. Болота и объекты их гидрографической сети являются одними из типов природных вод, что позволяет их включать в область интересов гидробиологии. По своей сущности эти объекты не являются классическими водоёмами или водотоками, это специфические природные избыточно увлажнённые образования, развивающиеся в условиях и благодаря закономерной аккумуляции торфа. При относительном разнообразии гидробиологических исследований данных экосистем, теоретические положения «*гидробиологии болот*» ранее не были описаны/сформулированы. Возможно, это связано с их «самоочевидностью», «частным характером» или «низким хозяйственным значением самих объектов», но факт остаётся фактом: данное направление не было обособлено в качестве самостоятельного и развивалось в рамках общей гидробиологии. На наш взгляд, болота (как водный объект!) и объекты их гидрографической сети, заслуживают не меньшего внимания гидробиологов и экологов, чем те же моря, водохранилища, озёра, реки.

*Гидробиологию болот* представляет собой научное направление о биологических процессах в разнотипных водных объектах болот и их связях со средой. Основная цель состоит в изучении закономерностей формирования биологического разнообразия, структурно-функциональной организации, разновременной динамики гидробиоценозов болот и объектов их гидрографической сети. В качестве объекта исследования выступают все живые организмы, обитающие в водных объектах болотного генезиса, а предметом исследования являются сообщества гидробионтов, их структура и экологическая роль в функционировании экосистем водных объектов болот. Её можно рассматривать либо как биологическую дисциплину с фрагментами общей экологии (частная гидробиология), либо как междисциплинарный комплекс экологических, биологических, географических наук, связанных общим объектом исследования. Близкими и смежными к ней научными дисциплинами выступают болотоведение, гидрология, гидрохимия, общая экология, общая гидробиология, альгология, гидрботаника, микробиология, лимнология, ландшафтоведение и др.

Основные направления *гидробиологии болот* связаны с изучением: 1) качественного состава (изучение видового богатства организмов разных таксономических групп гидробиоценозов болот и объектов их гидрографической сети,

создание баз/банков данных по их биоразнообразию); 2) структуры водных сообществ (изучение особенностей и закономерностей организации внутренних и контурных сообществ организмов водных объектов болот); 3) динамики водных сообществ (изучение закономерностей временных изменений состава и структуры сообществ водных объектов болот); 4) продуктивности водных сообществ (изучение продукции и деструкции сообществ отдельных групп организмов в гидробиоценозах болот и объектов их гидрографической сети); 5) биологии и экологии водных организмов (изучение влияния среды болотных водоёмов и водотоков на биоэкологические особенности водных организмов и их адаптаций к специфическим условиям болот и их гидрографическим объектам); 6) типологических особенностей (изучение структурно-функциональной организации экосистем водных объектов болот с учётом их типологии и особенностей физико-географического положения).

Применяемые методы и методики гидробиологического исследования болот зависят от типологии водных объектов и их особенностей. В основном используют «стандартные»/классические методы и методики более общих дисциплин (при изучении типичных и отчасти смешанных водных объектов), но увеличение специфичности объектов требует расширения применяемых методических подходов. Учитывая, что внутриболотные гидрографические объекты существуют неразрывно с болотами, наиболее целесообразным видится использование сочетания методов и методик традиционного болотоведения, гидробиологии и экологии. При гидробиологических изысканиях необходимо учитывать разнообразие, пространственно-временную неоднородность и многоуровневую структурную организацию болотных экосистем, а также разнотипность, своеобразие и эволюционную преемственность водных объектов в пределах гидрографической сети.

Таким образом, *гидробиология болот* – 1) частная гидробиология, занимающаяся изучением специфики болот, болотных водоёмов и водотоков; 2) междисциплинарное научное направление, занимающееся выявлением закономерностей состава и структуры биоты водных объектов болот и установлением зависимостей их структуры и динамики от условий среды.

## **Глава 2. ТЕРРИТОРИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ**

### **2.1. Региональные особенности и типология болот**

Приводится обзор болот Вологодской обл. (58–62° с.ш., 35–47° в.д.) – одного из крупнейших регионов Европейской части России (145,7 тыс. км<sup>2</sup>), выбранного нами в качестве основной модельной территории. В разделе, в частности, рассмотрены вопросы образования болот, их пространственного распределения и типологии, болотного районирования.

На территории региона болота начали активно формироваться во время подстадий потепления бореала и атлантика голоцена, в дальнейшее их развитие шло по основным путям (заболачивание суходолов, зарастание водоёмов), характерным для таёжной зоны в целом. В настоящее время болота в области распределены неравномерно и занимают 24812,5 км<sup>2</sup> или 17,03% её площади (Филоненко, Филиппов, 2013). Наибольшие площади болот сосредоточены в центральной и западной частях региона, в озёрно-ледниковых ландшафтах. В южнотаёжной под-

зоне площадь болот несколько выше нежели в среднетаёжной (17,92% и 16,26%), что связано с наличием крупных болотных систем в Молого-Шекснинской и Присухонской низменностях.

В области имеются евтрофные ключевые и заливаемые, мезотрофные, аапа, олиготрофные западнорусские, печорско-онежские и среднерусские болота, т.е. как типичные и широко представленные, так и уникальные типы болотных массивов, часть типов находится в регионе на границе своего распространения. Помимо естественных типов встречаются выработанные и всплывшие торфяники. Для каждого типа болотных массивов приведены сведения об особенностях залегания в рельефе, гидрологическом режиме, растительном покрове, торфе и торфяной залежи, распространении в регионе, охране и хозяйственном использовании.

Региональное болотное районирование (Абрамова, 1965), выполненное на основе анализа степени заболоченности и преобладающих типов болот, включает 24 болотных района, объединённых в 5 типов болотных районов по общности типов рельефа, геологического строения и водно-минерального питания болот. Проанализирована изученность болотных районов и перспективы корректировки районирования.

## **2.2. Методы, методики и программа исследований**

Биоэкологические исследования болот и гидрографической сети в рамках междисциплинарного, дифференцированного, структурно-системного подхода включают целый комплекс методов, включая рекогносцировочные, маршрутно-ключевые и стационарные методы полевых исследований; методы дистанционного зондирования поверхности Земли и ГИС-технологии; методы микроскопии; частные методы «узких» дисциплин; современные методы обработки, анализа и интерпретации полученного материала, включая методы статистической обработки данных и некоторые др. При исследовании водных объектов болот комплекс «стандартных»/классических методов и методик требует определённой корректировки (с учётом специфичности и часто неповторимости данных систем) и нуждается в расширении применяемых методических подходов.

Для успешного решения задач по гидробиологическому изучению болот, нами была разработана и апробирована на практике собственная программа исследований, включающая разнообразные методы и методики изучения водных объектов болот и их биоценозов. Она опубликована в специализированном учебном пособии (Филиппов и др., 2017) и приводится в данном разделе диссертации в несколько сокращённом виде.

## **2.3. Объём материала**

Материал собран в 2000–2022 гг. на торфяных болотах Вологодской обл., а также других регионов таёжной зоны Европейской территории России (Архангельская, Костромская, Ярославская обл., Карелия, Санкт-Петербург). В отдельные годы были исследованы некоторые болота лесостепи (Воронежская, Оренбургская, Саратовская, Свердловская, Тюменская обл., Мордовия), предгорных и горных территорий (Северная Осетия–Алания и Кабардино-Балкария; Чили).

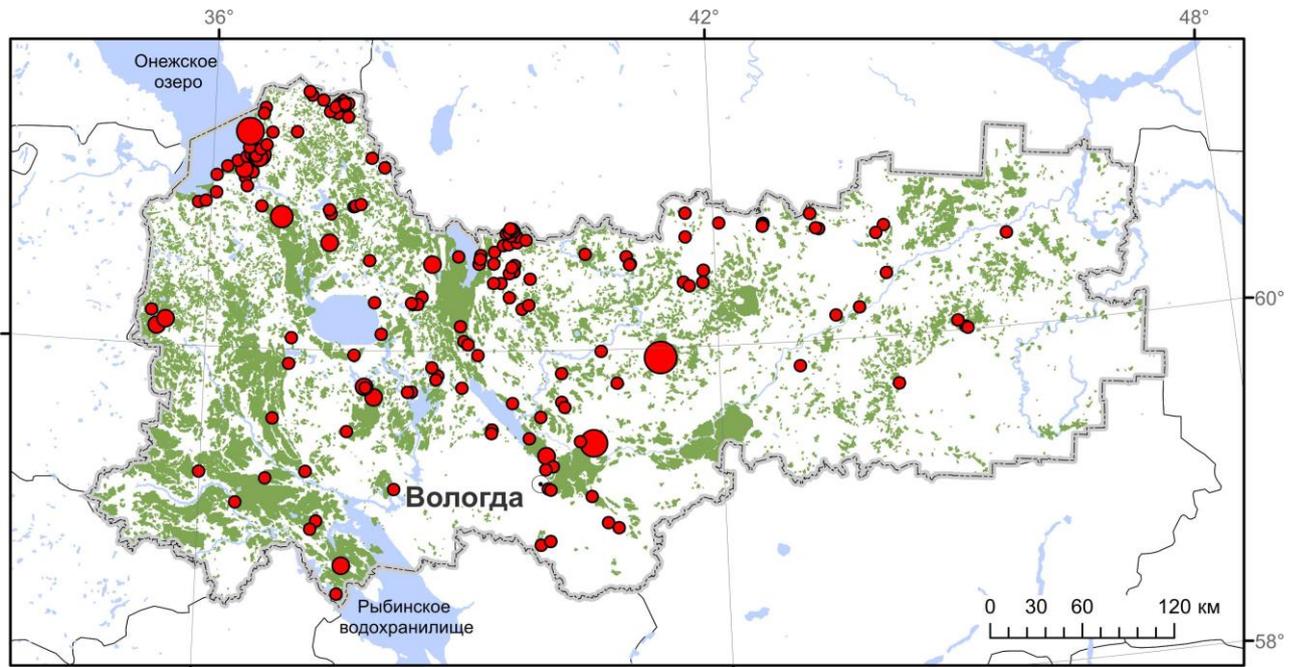


Рисунок 2 – Обследованные болота Вологодской области

*Примечание.* Зелёным цветом обозначены торфяные болота (по: Филоненко, Филиппов, 2013); пуансонами красного цвета – изученные в 2000–2022 гг. болота, чем больше их размер, тем дольше и/или детальнее проводились их исследования.

За этот период в результате многочисленных полевых экспедиций и инициативных выездов было обследовано с разной степенью детальности >200 болот (отличающихся по ландшафтной приуроченности, происхождению, площади, типологии, степени и характеру антропогенной трансформации) и включающих многочисленные, разнотипные и разнообразные внутриболотные водные объекты. Болота, обследованные диссертантом на территории Вологодской обл., приведены на Рисунке 2. Основное внимание уделялось общей характеристике болота и его частей, их наземной и дистанционной фотофиксации, выявлению флоры, описанию характерных сообществ, полевым гидрохимическим измерениям, а также бурению торфяных залежей (как по линии стратиграфических профилей, так и на отдельных болотных участках) и отбору проб воды, частей растений и грунта для последующего изучения и анализа.

В работе исходили из двух тезисов: 1) в ходе исследований болот и их гидрографической сети целесообразно сочетать маршрутные, полустационарные и стационарные методы; 2) при проведении многолетних исследований структурно-функциональной организации биоценозов разнотипных водных объектов необходимо осуществлять сбор проб в пределах одного и того же болота, в одни и те же сроки, на одних и тех станциях/пробных площадях, по одной и той же методике и желательно одним и тем же исследователем. Именно чёткое соблюдение данных положений позволяет корректно трактовать и сравнивать полученные материалы.

В границах бол. Шиченгское (рассматриваемого в диссертации в качестве модельной территории) исследования выполнялись на 5 водных объектах: болотные первичные озёра (Шиченгское и Полянок), болотный ручей, проточная топь, сфагновая мочажина. Гидробиологическая съёмка проводилась преимущественно в вегетационный период 2012–2014 гг. Помимо этого в работе использованы ма-

териалы и наблюдения, полученные и в другие годы (2000–2011 и 2015–2022 гг.).

На бол. Шиченгское и объектах его гидрографической сети было загербаризировано ~800 листов сосудистых растений, собрано >500 конвертов мохообразных, 60 конвертов (содержащих по 2–7 видов) лишайников, 25 образцов агариковых базидиомицетов (гербарий передан в MIRE и VO, малая часть (в виде дублетов) – в SYKO, IBIW, KPAVG, PTZ, MW, SVER); оформлено >120 геоботанических описаний; составлено ~50 флористических списков. На сетке стандартных (для этой работы) станций (центральное и краевое озёра, ручей, топь, моховая мочажина) в течение трёх полевых сезонов (2012–2014 гг.) отобрано для анализа гидрохимического состава и свойств 36 проб (10–12 показателей), вирио- и бактериопланктона – 110, зоопланктона – 130, содержания хлорофилла в воде – 40, фитопланктона – 50 (фиксированные) и 45 (свежие – для последующего их культивирования (ряд выделенных штаммов пресноводных водорослей помещён в коллекцию культур BOROK WDCM602)), гетеротрофных жгутиконосцев – по 120 (фиксированные и свежие), донных отложений для анализа макрофауны – 50, дернины сфагновых мхов для изучения качественного состава раковинных амёб и солнечников и состава и структуры орибатидных комплексов – 15 и 66, соответственно (16 видов *Sphagnum*). Выполнен отбор проб торфов верхних горизонтов залежей и в пределах вертикального стратиграфического профиля в разных частях болота на ботанический (>250 образцов), химический (170, в том числе мультиэлементный – 62), радиоуглеродный (10), метагеномный (11) анализ; получены материалы о пространственно-временной изменчивости температуры и относительной влажности воздуха на трёх станциях (~20 тыс. измерений за 2013–2015 гг.); собраны пробы трёх видов мхов на мультиэлементный анализ (2009 и 2014 гг.); выполнены сборы водных и амфибиотических жесткокрылых (2017–2020 гг.), а также количественные учёты хортобионтных насекомых на трёх станциях (2013 г.).

Полевые работы, отбор проб и сбор исходного материала выполнены Д.А. Филипповым. В обработке гидробиологического материала, уточнении определений, помощи в его интерпретации и анализе были также задействованы профильные специалисты (которым, пользуясь случаем, выражаю глубокую признательность). Данные о биоразнообразии разнотипных водных объектов обобщены в нескольких работах формата «статья о данных» (Philippov et al., 2021, 2022; Philippov, Komarova, 2021).

Биологический материал, собранный на болотах и внутриболотных водных объектах, в форме гербария и фиксаций в жидкостях, передан на хранение, в основном, в «Коллекцию автотрофных и гетеротрофных организмов болотных экосистем ИБВВ РАН». Номенклатура таксонов в работе ориентирована на GBIF Backbone Taxonomy (GBIF Secretariat, 2021) с некоторыми уточнениями для отдельных групп.

Физико-химический анализ проб воды и озёрно-болотных отложений выполнен на договорной основе в Аккредитованной испытательной лаборатории ФГБУ ГЦАС «Вологодский» (аттестат аккредитации № РОСС RU.0001.21ПЧ08). Первичные данные представлены в отдельной работе (Philippov, Yurchenko, 2020). Анализ ботанического состава торфов и степени их разложения выполнен для

>1,8 тыс. образцов из >70 торфяных скважин Н.В. Стойкиной, Е.Л. Талбонен (ИБ КарНЦ РАН), В.П. Денисенковым. Радиоуглеродный анализ торфов проведён на базе ТомЦКП СО РАН Г.В. Симоновой. Для торфяных болот Вологодской обл. данные о возрасте впервые получены для бол. Шиченгское (10 датировок из трёх скважин) и пойменных участков бол. Илекса, Крестенское, Палая (по 1).

### Глава 3. СТРУКТУРНЫЕ КОМПОНЕНТЫ ГИДРОБИОЦЕНОЗОВ БОЛОТ

В настоящей главе объекты гидрографической сети болот рассмотрены с позиции восприятия их как многокомпонентной экосистемы (в основе которой лежат абиотические и биотические структурные элементы, объединённые между собой целой серией прямых и обратных функциональных связей) и с учётом разнообразия типов внутриболотных водных объектов. Для возможностей корректного сравнения и анализа весь материал, изложенный в главе, был получен в пределах одного объекта.

В качестве модельного объекта выбрано бол. Шиченгское (59°53' – 60°03' с.ш., 41°14' – 41°27' в.д.) – крупная (>159 км<sup>2</sup>) болотная система, расположенная в южной части подзоны средней тайги, сформировавшаяся в начале бореала преимущественно лимногенным путём, находящаяся в основном на олиготрофной стадии развития и имеющая хорошо развитую внутриболотную гидрографическую сеть. В **разделе 3.1** подробно описаны природные условия модельной территории в том числе *общие сведения о модельном объекте, климат, геоморфологические, гидрогеологические и гидрологические условия, почвенный покров, растительный покров*. Значительная часть болота входит в состав комплексного (ландшафтного) государственного природного заказника «Шиченгский».

Основной объём материала сосредоточен в **разделах 3.2–3.7** и содержит детальную характеристику и анализ основных абиотических и биотических структурных компонентов биоценозов разных типов водных объектов модельного болота: **грунты** (*озёрно-болотные отложения; ртуть в торфяных отложениях; атмосферный перенос*); **болотные воды; простейшие; макрофиты** (*флора высших растений болота; макрофиты болотных водоёмов и водотоков*); **планктон** (*фитопланктон; бактерио- и вириопланктон; зоопланктон; трофическая сеть*); **водные макробеспозвоночные**. Показано, во-первых, что для анализа любого структурного компонента необходимо рассматривать болото, как совокупность болотных участков, содержащих разнотипные водные объекты и «неводные» биоценозы; во-вторых, изменения большинства качественных и количественных показателей структурных компонентов в биоценозах болота происходит в ряду «озеро–ручей–топь–моховая мочажина» или в более общей форме – в ряду «типичные/первичные – смешанные/вторичные водные объекты».

#### 3.8. Влияние микро- и мезоусловий на болотные экосистемы

Болото, обладая признаками устойчивости, механической и экологической целостности (Панов, 2017), представляет собой неоднородную совокупность, в которой формируется широкий диапазон условий. Каждый тип болотных участ-

ков/болотных водных объектов обладает своим комплексом абиотических (в особенности, гидрохимических и микроклиматических) и биотических (прежде всего, фитоценологических) характеристик, оказывающих влияние на биоту на микроуровне (влияние локальных факторов) и/или мезоуровне (влияние биотопа). Влияние этих условий на отдельные структурные элементы водно-болотных экосистем неодинаково.

Нами показано, что для таких биотических компонентов как позвоночные и наземные хортобионты болот существенное значение имеет разнообразие и присутствующие типы болотных участков и внутриболотных объектов, а также прилегающие к ним территории (краевой эффект) (Филиппов, Шабун, 2013; Пестов, Филиппов, 2016; Шабун, Филиппов, 2016). В это же время состав лишенобиоты верховых болот определяется специфическими микроклиматическими и экологическими условиями. Так, очень контрастный температурный режим, сильная и стабильная инсоляция, достаточно низкая влажность воздуха в приземном слое, однообразие субстратов и дефицит пространства для поселения обуславливают бедность лишенофлоры (Чхобадзе, Филиппов, 2015а). Определяющее влияние локальных (а не пространственного) факторов имеют сообщества орибатидных клещей сфагновых биотопов, причём именно микроусловия, связанные с экологией конкретных видов рода *Sphagnum* определяет состав Oribatida и структуру их сообществ (Minor et al., 2016, 2019, 2023). Схожие тенденции были получены нами и при анализе связей сфагновых мхов и раковинных амёб (Филиппов, Леонов, 2017). Микроусловия важны и для эпифитных сообществ бактерий, состав которых во многом формируется макрофитами, в отличие от планктонных бактериальных сообществ, где сильно возрастает средообразующая роль самого водоёма (биотопа) (Ivanova et al., 2018). Некоторые организмы болот сами способны формировать/изменять условия среды (ключевые виды (Paine, 1969) – сфагновые мхи, хищные растения, бобры). Например, нами показано, что присутствие *Utricularia intermedia* в составе фитоценозов проточных топей во многом определяет структуру и сезонную динамику сообществ водных беспозвоночных (Зайцева и др., 2014), то есть выполняет регуляторную функцию по отношению к гидробиоценозам болот на микроуровне.

#### **Глава 4. БИОЦЕНОЗЫ РАЗНЫХ ТИПОВ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ БОЛОТ**

Одним из направлений гидробиологии болот является исследование типологических особенностей внутриболотных водных объектов. В качестве базовой гипотезы можно предположить, что тип водного объекта (включая его происхождение, положение в пределах болотного массива, морфометрию и др.) влияет на структурно-функциональную организацию его экосистемы. В настоящей главе (разделы 4.1–4.3), опираясь на нашу классификацию водных объектов болот таёжной зоны, рассмотрены биоценозы нескольких основных типов внутриболотных водных объектов, в том числе **типичные водные объекты болот** (*болотные озёра; болотные озёрки; болотные ручьи*); **смешанные водные объекты болот** (*травяные мочажины; моховые мочажины; проточные топи; заливаемые поймы*); **нетипичные водные объекты болот** (сплавнины). Объём представляемых

сведений в целом характеризует современное состояние изученности гидробиоценозов отдельных типов болотных водных экосистем в регионе.

Показано, что структурно-системная организация гидробиоценозов болот не является единой для всего болота, а определяется принадлежностью к конкретному типу болотного водного объекта и его особенностями. Разные типы гидрографических объектов имеют своё происхождение и историю развития, свойства, морфометрические и габитуальные особенности, обладают собственным спектром экологических условий, что отражается на составе гидробионтов, структуре и количественных показателях водных сообществ. Основные тенденции, происходящие в гидробиоценозах в ряду «первичные – вторичные водные объекты», заключаются в уменьшении общего таксономического разнообразия и доли эвритопных видов, увеличении доли специфических для болот таксонов, смене доминирующих групп/комплексов, увеличении показателей количественного развития планктонных сообществ и уменьшении таковых для бентосных ценозов, повышении трофического статуса водоёмов и водотоков. Различия в структурной организации гидробиоценозов первичных и вторичных водоёмов и водотоков связаны со спецификой и с размерами данных водных объектов, со степенью и характером участия в их функционировании ключевых видов растений и животных.

#### **4.4. Сравнение биоценозов разных типов болотных водных объектов**

В пределах болотного массива/болотной системы одновременно могут существовать и развиваться различные типы болотных водных объектов, каждый из которых характеризуется индивидуальными особенностями саморазвития, схожим происхождением и возрастом, положением в пределах болотного массива, морфометрией, гидрологическим и гидрохимическим режимом, гидробиологическими особенностями и др. Убеждены, что объективный сравнительный анализ данных объектов возможен только при получении исходных материалов и сведений в границах одного и того же болота, в одни и те же сроки, на одних и тех же участках/станциях. Так, в границах модельного бол. Шиченгское были описаны гидробиоценозы нескольких разнотипных водных объектов болот, из которых 4 – наиболее полно (Филиппов, 2017). В настоящем разделе проведено сравнение биоценозов двух типичных и двух смешанных водных объектов болот и в обобщённой форме оно представлено в таблице 1.

*Болотные озёра* – наиболее древние (остаточные) водные объекты болота; имеют центральное или краевое положение, относительно большие размеры и глубины (по сравнению с другими болотными объектами), илистые донные отложения, нейтральные или почти нейтральные маломинерализованные воды (среди изученных озёр ни в одном не наблюдалось кислой реакции среды, хотя «кислые озёра» вполне типичны для данного региона), значительные объёмы свободной воды, что благоприятно отражается на составе и структуре биоценозов.

Таблица 1 – Сравнительный анализ разных типов водных объектов

Характеристики	Ш	П	Р	Т	М
Группа водных объектов	типичные водные объекты			смешанные водные объекты	
Тип водного объекта	болотное озеро		болотный ручей	проточная топь	моховая мочажина
Происхождение	первичное			вторичное	
Вхождение в состав болотных комплексов	нет			да	
Размер, м <sup>2</sup>	10,2×10 <sup>6</sup>	3,7×10 <sup>4</sup>	3×10 <sup>2</sup>	2×10 <sup>4</sup>	1–3×10 <sup>2</sup>
Средняя глубина, м	1,2–2,7	3,0–7,0	0,1–0,8	0,1–0,2	0,01–0,2
Грунты	ил+сапрпель		торф		
Температура воды, °С	23,5	26	16,3	18,3	23,0
Цветность воды, градусы	114,7	63,4	329,8	339,0	127,1
Минерализация воды, мг/л	124,0	122,9	218,9	222,7	181,8
рН воды	6,8	7,2	6,6	5,5	4,2
Трофический статус	М – Е	О	О – М	М – ГЕ	М – ГЕ
Заращение, %	1–2	1	2–10	80–90	80–95
Доминирующая группа макрофитов	сосудистые			сосудистые, мхи	мхи (сфагновые)
Всего видов макрофитов (гидро- и гигрогидрофиты)	76(14)	46(14)	64(17)	35(9)	18(4)
Содержание хлорофилла "а", мкг/л	12,0–22,0	0,4	0,1–5,4	3,0–165,0	1,3–123,1
Доминирующая группа фитопланктона (по биомассе)	Bacillariophyta, Streptophyta		Streptophyta	Streptophyta	Bacillariophyta, Chrysophyta
Всего видов фитопланктона	103	–	37	43	17
Численность бактериопланктона, кл./мл	8,6×10 <sup>6</sup>	3,2×10 <sup>6</sup>	9,8×10 <sup>6</sup>	11,7×10 <sup>6</sup>	20,1×10 <sup>6</sup>
Биомасса бактериопланктона, мгС/м <sup>3</sup>	209	72	480	513	724
Доминирующая группа зоопланктона	Rotifera, Cladocera	Cladocera	Copepoda, Cladocera	Copepoda	Copepoda, Cladocera
Всего видов зоопланктона (доминанты по биомассе)	55(4)	41(3)	52(5)	52(8)	36(7)
Доминирующая группа макрозообентоса	Hirudinea, Odonata	Hirudinea, Mollusca	Oligochaeta, Hirudinea	Oligochaeta, Insecta	–

Характеристики	Ш	П	Р	Т	М
Биомасса зообентоса, г/м <sup>2</sup>	18,11±3,95	22,41±11,1	5,23±1,97	2,22±0,85	–
Всего видов зообентоса	25	46	43	43	–
Число трофических уровней зоопланктона/зообентоса	3/5	3/5	4/4	4/4	3/–
Консументы второго и третьего порядка	рыбы, беспозвоночные		беспозвоночные, рыбы (редко)	беспозвоночные, хищные растения	
Общее количество видов	361		309	319	193

*Примечание.* Водные объекты болот: Ш – оз. Шиченгское (центральное болотное озеро), П – оз. Полянок (краевое болотное озеро), Р – ручей, Т – проточная топь, М – моховая мочажина. Трофический статус: О – олиготрофный, М – мезотрофный, Е – евтрофный, ГЕ – гиперевтрофный. Физико-химические характеристики воды и показатели бактериопланктона приведены как средние для июля значения. Прочерк «–» – данных нет.

К гидробиологическим особенностям озёр следует отнести невысокую степень зарастания акватории (при активном участии истинно водных и отчасти прибрежно-водных макрофитов); высокие и/или наибольшие значения выявленного таксономического разнообразия почти всех изученных групп гидробионтов; высокие биомассы бентоса и относительно небольшие фито-, бактерио-, зоопланктона; влияние не только беспозвоночных, но и рыб на трофическую структуру биоценозов. Трофический статус озёр может существенно различаться (от евтрофных до олиготрофных), что также связано с характером и структурой их водосборов (Комов, Лазарева, 1994). Различия биоценозов озёр, имеющих краевое и центральное расположение, заключаются в исходных размерах, глубинах, наличии/отсутствию волнения, характеру и влиянию прилегающих участков болота. Являясь остаточными послеледниковыми водоёмами, болотные озёра во многом наследуют их биоту, видоизменяющуюся под влиянием формирующегося и развивающегося болота, поэтому именно их биота служит своеобразным первичным «банком» для расселения различных групп организмов по возникающим на болоте водным объектам.

*Болотные ручьи* первичны по своему происхождению, их развитие связано с краевым положением в пределах болотного массива и влиянием выходов грунтовых вод из-под прилегающих к болоту моренных и камовых холмов с одной стороны и стоком болотных вод со склонов и участков собственно верхового болота с другой. На состав и структуру биоты ручья в значительной степени влияют проточность, наличие диапазона глубин, слабокислый маломинерализованный и ультраполигуменный характер вод, торфянистые донные отложения, облесённый характер приручьевого долины. Ручьи сильно уступают по размерам другим первичным водоёмам и подвержены значительным сезонным колебаниям уровня вод (уменьшается проточность летом, увеличивается вероятность полного промерзания зимой), что в значительной степени лимитирует их биоразнообразие и опре-

деляет динамику водных ценозов. К гидробиологическим особенностям ручьёв относятся низкая степень зарастания акватории (при участии истинно водных и прибрежно-водных макрофитов); низкие значения биомассы фито-, бактерио-, зоопланктона (в сравнении с топями и ручьями); роль рыб в трофической структуре ручьёв теряется и им на смену приходят беспозвоночные. Трофический статус биоценозов ручьёв оценивается как олиготрофно-мезотрофный, при этом фитоценозы ручья и его долины сложены преимущественно евтрофной растительностью.

*Проточные топи* вторичны по происхождению, имеют значительные общие размеры, но поверхностные воды сосредоточены лишь в межкочечных и мочажинных пространствах. Топи – уникальные водные объекты, формирующиеся в ложбинах стока в ходе эволюции собственно болотных массивов, сочетающие в себе проточность (преимущественно в толще и верхних горизонтах залежей) с частичной застойностью (на поверхности). Проточно-застойный режим в сочетании со слабокислыми высокоцветными и среднеминерализованными водами, торфяными грунтами, малыми объёмами свободной воды и значительными сезонными колебаниями их уровня обуславливает состав, структуру и динамику гидробиоценозов топей. Для них характерны высокая степень зарастания (преимущественно сосудистыми растениями, а также мхами; роль гидрофитов резко сокращается; общее количество видов макрофитов резко сокращается); повышается роль фито-, бактерио- и зоопланктона; происходит смена почти всех доминирующих групп гидробионтов; биомасса водных/донных макробеспозвоночных уменьшается, начинают доминировать в ценозах не только олигохеты, но и насекомые (часто не столько водные, сколько амфибиотические); начинает проявляться средообразующая роль ряда ключевых видов растений: одни оказывают косвенное влияние на водные ценозы (сфагновые мхи закисляют среду), а другие – прямое (пузырчатка «поедает» беспозвоночных). На современном этапе болотные участки топи входят в состав болотных комплексов (кочковато-топяную/кочковато-ковровую структуру), имеют минеротрофный (преимущественно мезотрофный) характер растительности. Трофический статус биоценозов топи оценивается как мезотрофно-гиперевтрофный.

*Моховые (сфагновые) мочажины* грядово-мочажинных комплексов также вторичны по своему происхождению, представляют собой один из типов смешанных водных объектов на болотах, сформировавшихся на последних этапах развития верховых болот в результате дифференциации болотного участка на положительные и отрицательные формы микрорельефа. Для них характерны замкнутые контуры, относительно небольшие размеры, застойность, мелководность, наилучшая прогреваемость летом, промерзание зимой, торфяно-болотные верховые грунты, кислый маломинерализованный полугумозный характер вод. Подобные условия отражаются как на общем таксономическом богатстве, так и на составе, структуре и динамике отдельных групп гидробионтов. Для мочажин характерны высокая степень зарастания (почти нет гидрофильных макрофитов; основная роль отводится сфагновым мхам; в зарастании участвует крайне ограниченное количество видов – 18); наибольшие значения биомассы фито-, бактерио- и зоопланктона; наименьшие величины таксономического богатства всех изученных

групп гидробионтов; сокращение доли эвритопных видов за счёт повышения количества таксонов, адаптированных к кислым и маломинерализованным водам и активному ежегодному нарастанию сфагновой дернины; регуляторную функцию в гидробиоценозах играют беспозвоночные и хищные растения. Трофический статус биоценозов мочажин схож с таковым для топей – мезотрофно-гиперевтрофный, при этом грядово-мочажинные комплексы сложены преимущественно олиготрофной растительностью и имеют верховой тип торфяных залежей.

В целом, гидробиоценозы болот меняются в ходе эволюции болот, дополняя первичные водные объекты новыми – вторичными. Каждый тип гидрографических объектов обладает собственным спектром экологических условий, что, ожидается, отражается на составе гидробионтов, структуре и количественных показателях водных сообществ. Основные тенденции, происходящие в гидробиоценозах в ряду типичные/первичные – смешанные/вторичные водные объекты, заключаются в уменьшении общего таксономического разнообразия и доли эвритопных видов, увеличении доли специфических для болот таксонов, смене доминирующих групп/комплексов, увеличении показателей количественного развития планктонных сообществ и уменьшении таковых для бентосных ценозов, повышении трофического статуса водных объектов. Можно утверждать, что структурно-функциональная организация гидробиоценозов болот не является единой для всего болота, а определяется принадлежностью к конкретному типу болотного водного объекта и его особенностями.

#### **4.5. Сравнение биоценозов водных объектов болотного и неболотного генезиса**

Водные объекты болотного генезиса – совокупность объектов, связанных своим происхождением и/или развитием с болотами. В основном речь идёт о собственно естественных болотах и связанных с ними элементах гидрологической сети, а также трансформированных (человеком или животными) и находящихся на разных этапах восстановления торфяниках. Не связанные с болотами объекты имеют «неболотный» генезис. В данном разделе приводится сравнение группы (а не отдельных типов!) «болотных» и «неболотных» водных объектов между собой.

Прежде всего, необходимо остановить внимание на том, что болотные водные объекты являются достаточно «разношёрстной» группой разных типов, отличающихся порой почти диаметрально по своим характеристикам и свойствам (например, глубоководное слабозаросшее остаточное озеро и мелководная сильнозаросшая вторичная сфагновая/травяная мочажина или болотная река и проточная топь и т.п.). Однако, если сосредоточиться на основном процессе болотных экосистем – аккумуляция органического вещества – то это позволит более объективно подойти к сравнительно-оценочным суждениям. Закономерная аккумуляция торфа на определённом участке земной поверхности вызывает развитие болота, сопровождающееся формированием торфяных отложений, структуры и саморегуляции стока, образование внутриболотных водных объектов. То есть, по сути, нужно сравнивать не сами водные объекты между собой, а оценивать влияние роста и развития болота в результате образования и накопления торфа. Именно развитие «болотных» водных объектов в условиях закономерной аккумуляции торфа

и отличает их от «неболотных» водоёмов/водотоков. Разберём последовательно некоторые процессы, которые проявляются при развитии болота, и их влияние на биоценозы.

*Изменение морфометрии объекта.* Лимногенный способ болотообразования подразумевает зарастание исходного водного объекта (Сукачёв, 1926(1973)), сопровождающееся уменьшением площади водного зеркала, заторфовыванием чаши озера, уменьшением объёма воды в целом, и свободной воды в частности. То есть в результате роста торфяного болота происходит уменьшение объёмов жизненного пространства. При образовании болотом вторичных водоёмов также происходит формирование относительно небольших по размерам водных объектов, которые в значительной степени подвергаются влиянию экстремальных факторов среды. Например, сезонные пересыхания или промерзания в достаточной степени определяют состав, структуру и динамику планктонных и бентосных сообществ (Ивичева, Филиппов, 2017; Прокин, 2017; Стройнов, Филиппов, 2017). В отличие от «неболотных» объектов (где морфометрия зависима от исходных ландшафтных особенностей (Воробьев, 1974; Китаев, 2007 и др.), природно-климатических условий данной территории, характера техногенного использования), на морфометрические изменения болотных водных объектов наибольшее влияние оказывают эндогенные процессы, происходящих в самих болотах и связанных с ростом торфяного тела.

*Изменение роли макрофитов.* В гидробиологии водоём часто рассматривают, как одну из стадий формирования болота (Кузьмичев, 2000). Во многом это утверждение верно, учитывая, что рост болота (и как следствие накопление органики) не возможен без активного участия макрофитов. При эволюции болота уменьшается роль водных растений и повышается значение болотных (Филиппов, 2015ж, 2017). В особенности это относится к сфагновым мхам, которые активно меняют среду и способствуют формированию новых болотных объектов. Именно значительное развитие болотной растительности усиливает заболоченность водосбора, который в свою очередь даёт возможность притоку аллохтонного материала во внутриболотные водоёмы (Дексбах, 1945), меняя их трофический статус и трофическую структуру планктонных и бентосных ценозов (увеличивается доля факультативных хищников и детритофагов) (Прокин, 2005; Ивичева, Филиппов, 2017; Черевичко, 2017). Если в «неболотных» водных объектах роль макрофитов (характер и степень зарастания) может весьма сильно колебаться и во многом зависима от внешних факторов, то в ходе эволюции болот именно макрофиты начинают играть средообразующую функцию, повышая значение эндогенных факторов в развитии болотных водных объектов.

*Изменение физико-химического состава вод и грунтов.* В процессе эволюции от первичных болотных водных объектов к вторичным происходит значительное изменение их гидрохимического режима. Во многом это связано с формированием торфяного тела (Панов, 2022) и влиянием водосбора (уменьшением объёмов свободной воды, изменением характера водного питания и обмена, уменьшение доли доступного азота и фосфора) (Гончаров, 1996; Сирин и др., 1997; Лазарева, Комов, 1998; Лазарева и др., 2000б; Комулайн, 2007; Маслов, 2009; Филиппов,

2017; Kellogg, Bridgham, 2003), а также активным развитием сфагновых мхов – ценозообразователей, участвующих в понижении рН и минерализации среды (Мазинг, 1980; Грабовик, 1986, 1994; Максимов, 1991; Гончарова, Беньков, 2004). Отчасти закисление среды происходит и антропогенным путём (Комов, 1999 и др.; Моисеенко, 2003, 2005 и др.). Под влиянием закисления и сопутствующих ему факторов/процессов в экосистеме сокращается биоразнообразие всех структурных элементов (вследствие исчезновения чувствительных к закислению видов), изменяется трофическая структура и сокращаются запасы рыб (Герд, 1961; Моисеенко, 2003). Доказано влияние ацидификации на макрофиты (Чернов, 1949; Семин, Фрейндинг, 1983), фитопланктон (Корнева, 1994, 1996, 2015), зоопланктон (Салазкин и др., 1968; Лазарева, 1991а, 1994 и др., Вербицкий и др., 1992; Лазарева и др., 2003а; Курбатова, 2005; Muniz, 1990; Karpowicz, Ejsmont-Karabin, 2018), бентос (Лазарева и др., 2003б), рыбное население (Мельянец, 1949; Герд, 1961; Куликова, 1961; Моисеенко, 2003).

В процессе торфообразования формируются гуминовые кислоты (Савельева, 2003; Ефремова и др., 2014; Селянина и др., 2017), которые также оказывают воздействие на биоту (например, Харкевич, 1953, 1958; Попова, 1954; Салазкин, 1966; Лазарева, 1996, 1998; Yurchenko, Morozov, 2022). Гуминовые вещества снижают содержание кислорода в воде, влияют на ионные и фазовые равновесия (Miles, Brezonik, 1981), способны изменять токсичность загрязняющих веществ, поступающих в воду (Ong et al., 2017). Кроме того, гумусовые вещества способны напрямую вызывать изменения в организме гидробионтов. Благодаря разнообразию функциональных групп они имеют потенциал к взаимодействию почти со всеми биологическими структурами и вовлечению в различные биохимические реакции (Steinberg et al., 2008).

В отличие от болотных водных объектов, в «неболотных» физико-химический состав воды и грунтов в основном определяется исходными ландшафтными особенностями территории (самого объекта и его водосбора), а также характером его использования.

*Изменение состава и структуры биоты.* В результате болотообразовательного процесса, в ответ на изменение физических (объём) и химических (рН, минерализация) свойств водных масс, происходит перестройка состава биоты. Общий тренд – уменьшение видового разнообразия всех экологических групп (например, Филиппов, 2017). В ряде случаев происходит не столько резкое уменьшение числа видов, сколько выпадение отдельных таксономических групп (например, во вторичных болотных объектах не встречаются обычные для неболотных и первичных болотных озёр *Daphnia*, *Aulacoseira*, *Melosira*, многие виды *Potamogeton* и т.п.). В результате развития водно-болотной экосистемы повышается специфичность биоты: снижается доля чувствительных к закислению видов и видов-эврибионтов, повышается роль и значение стенобионтов, способных существовать в узком интервале значений основных лимитирующих факторов (прежде всего, низкие значения рН и минерализации). Другими формами адаптации к экстремальным условиям может служить гетеротопия у водных/донных макробеспозвоночных (Прокин, 2005, 2017; Ивичева, Филиппов, 2017), уменьшение размеров планктонных организмов, продолжительности их жизни и репродуктивных воз-

можностей (Салазкин и др., 1968), тканевые и органные трансформации у рыб (Матей и др., 1994; Заботкина, Комов, 1999). Меняется не только состав, но происходит и перестройка структуры сообществ (Филиппов, 2017, 2023а), в частности трофической структуры (Моисеенко, 2003).

Состав и структура биоты естественных «неболотных» водных объектов зависимы в значительной степени от внешних факторов (ландшафтных, природно-климатических, антропогенных), тогда как биоценозы болотных водоёмов и водотоков начинают всё больше адаптироваться к меняющемуся в ходе эволюции окружающему их болоту, причём эти изменения носят постепенный характер.

*Изменение направлений сукцессии.* Болота (образованные лимногенным путём) представляют собой итоговый результат исторических сукцессий (лимногенеза) (Абросов, 1982; Одум, 1986), тогда как отдельные стадии их развития [низинная/переходная/верховая (Сукачёв, 1926 и др.) или обводнённая/сфагновая/сенильная (Лопатин, 1997)] служат примером экологических сукцессий. Направление основных изменений болот происходит под влиянием внешних (климат, подстилающие породы, характер водно-минерального питания и т.п.) и/или внутренних (торфообразование) факторов. Замечено, что для водно-болотных экосистем различных природных зон возможно усечение целого ряда возможных/потенциальных сукцессий (Разумовский, 1981; Жерихин, 2003) по механизму «ландшафтных фильтров» (терминология по: Poff, 1997). В этом случае зональные и ландшафтные факторы действуют как лимитирующие (фильтры) при усечении отдельных сукцессионных смен (Прокин и др., 2015), например, почти отсутствие евтрофных болот в тундре и лесотундре или олиготрофных – в степи и лесостепи. Для заливаемых болот и плавней характерно сезонное изменение уровня реки и режима поемности и как следствие «рецидивное» многократное повторение короткого отрезка сукцессии, идущей с нормальной скоростью (Разумовский, 1981). В формирование же вторичных водных объектов на болотах основную роль играют процессы аккумуляции органических веществ, формирование торфяных отложений и саморегулирования стока (Панов, 2017). Таким образом, по мере развития болота роль экзогенного влияния уменьшается, а эндогенного – увеличивается (Прозоров, 1985), а конкретные направления сукцессий во многом зависят от зональных и ландшафтных особенностей территории (Прокин и др., 2015). В это же время «неболотные» водные объекты на всём протяжении своего существования находятся под влиянием, прежде всего, внешних факторов.

В целом, водные объекты болотного происхождения отличаются от «неболотных» влиянием торфяного болота и ростом последнего (в результате закономерной аккумуляции при положительном балансе органического вещества). Именно рост болота: 1) меняет морфометрию (объём, глубины) водных объектов (уменьшая жизненное пространство, способствуя «ужесточению» среды); 2) усиливает роль макрофитов в гидробиоценозах и их влияние на них (в особенности сфагновых мхов); 3) меняет водный обмен и физико-химический состав вод (уменьшая рН, минерализацию, доли доступного азота, фосфора и др.); 4) уменьшает видовое разнообразие гидробионтов (за счёт выпадения чувствительных к ацидификации таксонов), увеличивает долю стенобионтов – видов, адаптировавшихся к водной

среде с низкими значениям pH, минерализации и др.; 5) усиливает значение эндогенных процессов в сукцессии биоценозов. Таким образом, болотные водные объекты (в сравнении с «неболотными») более устойчивы к внешним воздействиям, но при этом сильно зависимы от внутренних процессов окружающих их болотных массивов.

## Глава 5. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИЗМЕНЕНИЙ СТРУКТУРНО-СИСТЕМНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ГИДРОБИОЦЕНОЗОВ БОЛОТ

### 5.1. Группы факторов, определяющие структурно-системную организацию гидробиоценозов болот

Разнообразие процессов и явлений в окружающей среде позволяет болотам и их гидрографической сети изменяться в различных направлениях. При этом изменения в структурно-системной организации экосистемы болота в целом непременно сказываются/проявляются в изменениях сопряжённых с ним внутриводных водных объектов и их биоценозов.

Для болот и объектов их гидрографической сети нами выделены три основные группы факторов (природные, антропогенные, зоогенные), вызывающие изменения структурной организации их биоценозов (таблица 2). Направление и темпы изменений во многом зависят от воздействия преобладающего экологического фактора (или их суммы) и его силы. В свою очередь сила и продолжительность влияния одного из них или их сочетания придают гидробиоценозам индивидуальность и своеобразие.

Таблица 2 – Основные пути изменения структуры биоценозов болот, под влиянием различных групп факторов

Направления изменений	Характер воздействия	Последствия изменений (результат изменений)
<i>1. Природная группа факторов</i>		
эндоэкогенетические смены	природный внутренний биогеоэкологический	необратимые конструктивные (переход объекта в новую стадию развития, приобретение новых свойств)
катастрофические смены	природный внешний внезапный	необратимые деструктивные (полное / частичное уничтожение объекта)
гологенетические смены	природный внешний постепенный	необратимые деструктивные (трансформация объекта, переход в иную стадию)
<i>2. Антропогенная группа факторов</i>		
осушение и торфодобыча, затопление	антропогенный внешний структурно-механический	необратимые механические деструктивные (уничтожение объекта)
мелиорация, загрязнение,	антропогенный внешний функцио-	частично обратимые / необратимые функциональные (ча-

Направления изменений	Характер воздействия	Последствия изменений (результат изменений)
рекреационное вытаптывание	нальный	стичная трансформация объекта без потери основных свойств)
<i>3. Зоогенная группа факторов</i>		
строительная деятельность бобра	зоогенный средообразующий	существенная трансформация объекта вплоть до потери им основных свойств
влияние гидрофильных птиц, влияние насекомых-фитофагов	зоогенный локальный	локальная трансформация объекта

## 5.2. Особенности структурной организации биоценозов разных типов водных объектов болот

В настоящем разделе на примере модельного объекта – бол. Шиченгское – рассмотрены основные аспекты изменения структурной организации болотных водоёмов и водотоков в ходе естественного развития (эволюции) болота от первичного водоёма (остаточные озёра) к специфическим болотным водным образованиям (ручей, топь, мочажина).

*Формирование и развитие гидрографической сети болота.* Основные контуры гидрографической сети территории сформировались в дочетвертичное время, а современный вид водные объекты приобрели уже в послеледниковье (Саарсе, 1992; Воробьев, 2007). В понижениях рельефа начали скапливаться потоки талых ледниковых вод, формируя обширные водоёмы. На территории Вологодской обл. это было возможно до отметок 140–150 м н.у.м. (Квасов, 1975; Воробьев, 2007), поэтому в это время Шиченгская древнеозёрная котловина (расположенная на 130–150 м н.у.м.) была заполнена водой. По мере спада уровня воды в древнем Шиченгском озере формировалась террасированная озёрно-ледниковая низменность. В центре этой низменности сохранилось до наших дней крупное остаточное оз. Шиченгское (существенно сократившее свои исходные размеры), а на обширных освободившихся мелководьях начались первичные сукцессии и инициировалось болотообразование, которое корректировалось палеогидрологическими факторами (Елина, Юрковская, 1992; и др.).

В зависимости от уровня воды на обсыхающих и обсохших мелководьях формировались прибрежно-водные и водно-болотные биотопы, развивались евтрофные хвощовые, хвощово-осоковые, хвощово-травяные, а также древесные и древесно-травяные ценозы и откладывались низинные торфа. На этом этапе существования водные объекты формирующегося болота представлены центральным озером с рядом впадающих в него водотоков, а также межкочья евтрофных болотных участков.

По мере роста торфяного тела происходит естественная эволюция болота, как правило (но не обязательно!), от низинных стадий через переходные к верховым. Если на первых этапах основная роль в развитии болота связана с изменениями климата (=экзогенные процессы), то в дальнейшем начинается изменение поверхности болота в результате торфонакопления (=эндогенная динамика) (Прозоров,

1985), что приводит к формированию неоднородности, микроформ, появлению вторичных водных объектов. Этот процесс во многом становится возможен благодаря сфагновым мхам (Смоляницкий, 1977; Панов, 2006; и др.), которые следует рассматривать в качестве ключевых видов для данного типа экосистем.

Экзо- и эндогенные сукцессии в истории развития болота прослеживаются в последовательной смене различных по ботаническому составу горизонтов торфяных залежей. Каждый тип водных объектов формируется в определённой части болотного массива и на определённой стадии его развития: на краевых участках и на евтрофной стадии – болотные ручьи в ложбинах стока; близ минеральных островов и на мезотрофной стадии – проточные топи; в центральных и реже склоновых частях и на мезоолиго- и олиготрофной стадии – мочажины и позднее озёрки.

Оз. Шиченгское имеет центральное положение и является генетическим центром болота (Романова, 1953, 1961). Его развитие связано, прежде всего, с внутренними процессами, происходящими собственно в озере. Влияние на него прилегающих болотных участков не столь значительно (во многом обусловлено размерами озера  $>10$  км<sup>2</sup>). Болотные реки наследуют наиболее глубокие ложбины стока и в своём развитии неразрывно связаны с центральным озером, хотя некоторое влияние на них оказывают и прилегающие минеральные суходолы. Краевые озёра (оз. Полянок, Плакуновское) также развиваются вне активного влияния болота, т.к. имеют значительные глубины и прилегающие болотные участки находятся под активным воздействием грунтовых вод напорного питания. Разнообразие условий внутри болота растёт с увеличением размеров последнего, что положительно сказывается и на разнообразии и количестве болотных водных объектов. На современном этапе на ход естественной динамики водно-болотных экосистем накладывается антропогенный фактор.

В целом, наличие обширных и слабодренируемых участков рельефа в совокупности с избыточным увлажнением территории и гумидным климатом являются основой для формирования болота и серии первичных водоёмов и водотоков, тогда как рост и развитие торфяного болота сопровождается изменением его поверхности, когда и происходит формирование вторичных болотных водных объектов. Структура и динамика водоёмов/водотоков первичного происхождения и краевого положения во многом зависят от экзогенных факторов, и наоборот, вторичные водные объекты зависимы от происходящих в торфяном болоте эндогенных процессов. Орографические, геоморфологические и климатические условия территории, а также размеры и стадия развития болота определяют разнообразие их водных объектов.

*Особенности абиотических условий водных объектов болота.* В каждом типе болотных водных объектов создаётся определённый комплекс абиотических условий, лимитирующий существование и развитие биоты, её состав и структуру, влияющих на динамику гидробиоценозов.

Первоочередное значение для гидробионтов имеют болотные воды и их физико-химический состав. На бол. Шиченгское в течение вегетационного сезона в ряду ручей – топь – мочажина увеличивается температура и уменьшается цветность, общая минерализация, рН, содержание карбонатов, марганца, общего железа, фосфатов; параметры достигают наибольших величин в июле–августе (Фи-

липпов, 2014а). Межгодовая динамика гидрохимического состава, вероятно, зависит от объёмов водного питания и температуры окружающей среды. Первичные водные объекты болот имеют бóльшие размеры, глубины (следовательно, значительные объёмы свободной воды), не пересыхают и реже промерзают, имеют постоянно открытые участки воды, поэтому, в отличие от вторичных объектов, здесь формируются более благоприятные условия для многих гидробионтов.

Существенное влияние на особенности водной среды внутриболотных водных объектов оказывают грунты (болотно-озёрные отложения в виде торфов, илов, сапропелей). По мере перехода от первичных объектов ко вторичным происходит уменьшение рН (с 6,8 и 6,6 в озере и ручье до 4,5 и 4,0 в топи и мочажине) и степени насыщенности основаниями (с 98% в ручье до 81% в топи и 47% в мочажине), увеличение массовой доли влаги (86,8, 90,5, 93,9) и содержания водорастворимых солей (0,25, 17,0, 12,5). Почти нейтральные грунты типичных водных объектов болот более благоприятны для развития биоты (Романис, Филиппов, 2015).

Водные объекты собственно сфагнового болота (а не его краевых частей) во многом зависимы от сезонных колебаний поверхности под влиянием гидрометеорологических факторов (Арефьева, 1963; Метс, 1967). В пределах болотного массива создаются различающиеся микроклиматические условия [ход температур и влажности воздуха имел статистически значимые различия между всеми станциями (критерий Колмогорова-Смирнова,  $p < 0,05$ )]. Так, в центральной и открытой части болота (актуально для проточных топей и мочажин грядово-мочажинных комплексов) суточные колебания температуры и влажности воздуха выражены сильнее, нежели на облесённой окрайке, что требует от обитающих в них гидробионтов большего адаптивного потенциала (Philippov, Yurchenko, 2019).

В целом, в процессе развития торфяного болота происходит усложнение гидрографической сети, увеличение степени специфичности её элементов и экстремальности условий среды обитания для гидробионтов.

Состав водных биоценозов и его изменения в ходе развития болота. Биологическое разнообразие следует рассматривать как одну из важнейших и при этом самостоятельных характеристик сообществ, которую можно оценить на базе количественных показателей или на основе таксономического разнообразия (Алимов, 2010; Протасов, 2008, 2012).

Многолетние исследования биоразнообразия бол. Шиченгское и его гидрографической сети (2000–2022 гг.) позволили выявить 1250 видов и внутривидовых таксонов (Philippov et al., 2021), относящихся к 6 крупным таксонам (царствам), используемых GBIF Backbone Taxonomy (GBIF Secretariat, 2021): Animalia – 586, Plantae – 423, Chromista – 118, Protozoa – 63, Fungi – 50, Bacteria – 10 (таблица 3).

В плане изучения биоразнообразия, бол. Шиченгское следует признать хорошо изученным природным объектом. Наши результаты сопоставимы (по крайней мере в части высших растений и позвоночных) с другими крупными охраняемыми, достаточно сильно заболоченными, хорошо изученными территориями как Вологодской обл., так и сопредельных регионов (Юнтоловский ..., 2005; Природа ..., 2007, 2011, 2017; Сохранение ..., 2008; Алексеева, 2009; Кадастр ..., 2014). Имеющиеся различия отражают региональные особенности и в определённой сте-

пени фрагментарно-избирательный подход к изучению ряда таксономических групп.

Таблица 3 – Состав биоты водных объектов бол. Шиченгское

Водный объект	n видов (и внутривидовых таксонов)						
	Animalia	Bacteria	Chromista	Fungi	Plantae	Protozoa	Всего
болото (и его гидрографические объекты)	<b>586</b>	<b>10</b>	<b>118</b>	<b>50</b>	<b>423</b>	<b>63</b>	<b>1250</b>
водные объекты болота (в целом)	<b>365</b>	<b>10</b>	<b>117</b>	<b>2</b>	<b>205</b>	<b>45</b>	<b>744</b>
–центральное болотное озеро	78	4	60	–	75	14	231
–краевые болотные озёра	67	–	–	–	41	–	108
–болотные озёрки	24	1	24	–	21	5	75
–болотные реки	4	–	–	–	44	–	48
–болотные ручьи	69	2	42	–	51	12	176
–моховые мочажины	77	2	15	–	27	11	132
–проточные топи	236	3	36	2	74	20	371
–сплавнины	–	–	–	–	44	–	44

*Примечание.* Под внутривидовыми таксонами понимаются подвиды, вариации, формы. Прочерк («–») – данные отсутствуют.

Непосредственно водные объекты на модельном болоте служат местообитанием для 744 видов, что составляет 59,5% от общего состава биоты и является существенным вкладом в общее биоразнообразие водно-болотной экосистемы, подчёркивает важнейшую роль гидрографической сети болот для поддержания её устойчивости. Основные различия в составе биоты отдельных типов водных объектов приведены в Таблице 3.

Изменения состава макрофитов (как структурообразующий компонент болот) проявляются в уменьшении количества видов при переходе от первичных водных объектов к вторичным. Эти изменения приводят, во-первых, к формированию специфических грунтов. Они приобретают новые свойства [низинные торфа сменяются переходными, а затем – верховыми], что влияет на видовой состав донных макробеспозвоночных [среднее число видов в пробе уменьшается в ряду: краевое озеро (15,3) – центральное озеро (7,6) – проточная топь (5,2) – болотный ручей (4,5)] (Ивичева, Филиппов, 2017). Во-вторых, макрофиты опосредованно влияют и на состав планктонных организмов, т.к. в процессе развития болота происходит увеличение разнообразия и проективного покрытия сфагновых мхов (ключевые виды, активные ценозообразователи), которые изменяют физико-химический состав болотных вод (увеличивается прогреваемость и уменьшается рН). Так, видовой состав зоопланктона уменьшается в ряду: болотные озёра (60) – ручей и топь (по 52) – сфагновая мочажина (36); тоже для фитопланктона: болотное озеро (103) – топь (43) – ручей (37) – сфагновая мочажина (17) (Зайцева и др.,

2014, 2016, 2017a; Стерлягова и др., 2016; Лобуничева, Филиппов, 2017). В-третьих, изменения видового состава макрофитов приводят к изменениям и в макрофауне. Например, уменьшение числа гидрофильных растений (при переходе от первичных водоёмов к вторичным) уменьшает кормовую ценность данных биотопов для водоплавающих птиц, а увеличение доли травянистых гидрофильных растений (особенно на евтрофном и мезотрофном этапе развития болота) создаёт благоприятные условия для «птиц открытых пространств».

В целом, видовой состав биоты водных объектов болот весьма разнообразен, прослеживается тенденция в уменьшении количества видов в элементах поверхностной гидрографической сети в процессе развития (от первичных объектов к вторичным). Состав отдельных групп гидробионтов лимитируют разные факторы. Различия в составе макрофитов и позвоночных болот зависят, прежде всего, от разнообразия водных объектов в пределах болотного массива (они создают разнообразие и диапазон экологических условий), а также от прилегающих неводных биотопов. На видовое богатство планктонной биоты в большей мере оказывают влияние степень и характер зарастания водных объектов, их гидрохимический режим, особенности водно-минерального питания, а также ключевые виды растений.

*Формирование специфики видового состава биоты в ходе развития болота.* При развитии болота и его гидрографической сети происходят не только количественные, но и качественные изменения видового состава.

*Макрофиты.* При переходе от первичных (типичных) водных объектов к вторичным (смешанным) происходит 1) увеличение степени участия типично болотных видов и уменьшения числа случайных и индифферентных (доля видов болотного флороценотического ядра увеличивается в ряду: ручьи (51,6%) → реки (54,3%) → центральное и краевое болотные озёра (60,5% и 65,2%) → сплавины (75,6%) → топи (97,1%) → моховые мочажины (100%)); 2) резкое уменьшение доли видов водной эколого-ценотической группы (с 17,4% в озёрах и 10,9% в реках и ручьях до 0% в топиях и мочажинах) и увеличение роли таксонов болотной группы (4,7–8,7% – водотоки, 17,4–21,1% – озёра, 62,4% – топи, 77,8% – мочажины); 3) увеличение доли гидрофильных растений (гидрогигро- и гигрофиты) в экологическом спектре (63,0–67,1% – болотные озёра, 65,6% – ручьи, 68,6% – топи, 72,2% – мочажины).

*Зоопланктон.* За исключением сфагновых мочажин (36 видов), в остальных типах водных объектов зафиксированы сходные значения видового богатства (центральное болотное озеро – 55, топь и ручей – по 52) при существенных различиях в таксономической и размерной структуре зоопланктона. В составе планктона озера преобладают ветвистоусые ракообразные (встречаются и фитофильные, и пелагические виды), тогда как в болотном ручье и проточной топи по числу видов преобладают коловратки. Специфической особенностью вторичных болотных водоёмов и водотоков следует считать отсутствие представителей сем. Sididae и Bosminiidae, характерных для подавляющего большинства водных объектов Вологодской обл. (Зайцева и др., 2014, 2016, 2017a, с доп.).

По характеру местообитаний в составе зоопланктона преобладают прибрежные и зарослевые виды (их доля увеличивается от первичных озёр к вторичным объектам). В болотных озёрах доля этих организмов несколько снижается, а роль

пелагических и эвритопных организмов, соответственно, возрастает. Напротив, в моховых мочажинах (где свободных от водных растений участков практически нет) пелагические виды отсутствуют. В топях и ручьях сравнительно высока доля зоопланктеров, ведущих придонный образ жизни (преимущественно виды сем. Chydoridae). Характерной особенностью зоопланктона специфических болотных водных объектов (в отличие от озёр) является присутствие узкоспециализированных болотных видов (например, *Keratella paludosa*, *Lecane lunaris*, *Chydorus ovalis*, *Kurzia latissima*, *Streblocerus serricaudatus*, *Diacyclops nanus*, *Ectocyclops phaleratus*). Доля эвритопных видов уменьшается в ряду болотные озёра – ручей – топь – моховая мочажина (Зайцева и др., 2014, 2016, 2017а; Филиппов и др., 2015; Лобуничева, Филиппов, 2017).

*Макробентос*. При переходе от первичных водных объектов к вторичным уменьшается общее количество видов (болотные озёра – 63, проточная топь – 43), выпадают из фауны представители одних групп (например, полностью или частично исчезают пиявки, олигохеты, личинки ручейников, подёнок, веснянок) и появляются другие (в топях увеличивается количество видов насекомых), повышается доля гетеротопных организмов, лимнофильные (иногда с чертами реофильности – в водотоках) сообщества макробеспозвоночных сменяются сообществами, представляющими собой промежуточный вариант между бентосом стоячих водоёмов и фауной почв.

В целом, в каждом типе водных объектов болот формируется специфический состав биоты, в котором в значительной степени отражаются происхождение и основные черты самих гидрографических объектов.

Особенности количественного развития групп организмов в ходе развития болота. Помимо видового состава, в ходе эволюции гидрографической сети происходят изменения количественных показателей (структура сообществ и показатели обилия) гидробиоценозов болот.

*Макрофиты*. По мере развития водных объектов от первичных к вторичным происходит 1) уменьшение доли мало обильных видов (82,6–90,6% – озёра, реки, ручьи; 22,2–42,9% – топи и мочажины) и увеличение доли средне и очень обильных (6,3–13,0% и 0–4,3% – озёра, реки, ручьи; 42,9% и 14,3% – топи; 44,4% и 33,3% – мочажины, соответственно); 2) увеличение степени зарастания (от <1% в остаточных озёрах до 80–90% в проточных топях и 90–95% в мочажинах); 3) уменьшения доли травянистых растений и увеличение ценотической значимости мохообразных (в особенности сфагновых мхов) при зарастании (от <1 до 95%).

*Фитопланктон*. Содержание хлорофилла “а” колеблется в водных объектах бол. Шиченгское от 0,1 до 165 мкг/л и увеличивается в ряду: краевое глубокое озеро → болотный ручей → центральное мелководное озеро → проточная топь → сфагновая мочажина. При этом для вторичных объектов характерна значительная вариабельность в концентрации пигментов в течение вегетационного сезона (Филиппов и др., 2015, с доп.).

*Бактериопланктон*. Бактериальные параметры водных объектов болота характеризуются большой вариабельностью, а общая численность бактерий достигает  $93 \times 10^6$  кл/мл, биомасса – 3400 мгС/м<sup>3</sup>. В ручье наблюдались самые низкие средние значения численности бактерий, вирусов и вирусной заражённости бак-

терий. Топь занимала промежуточное положение, однако, уровень инфекции в них оказался самым высоким, а в отдельные периоды биомасса бактериопланктона превышала таковую в мочажине. Болотное озеро по общей численности и биомассе бактерий занимало промежуточное положение между ручьём и топью с одной стороны, и мочажиной с другой (Стройнов, Филиппов, 2015, 2016, 2017а, 2017б).

**Зоопланктон.** Анализ средних плотности и биомассы зоопланктона в летний период показал, что наибольшая численность организмов характерна для вторичных объектов (средняя плотность составила в топи  $749,7 \pm 151,8$  и в моховой мочажине –  $727,2 \pm 111,9$  тыс.экз./м<sup>3</sup> при биомассе  $2,4 \pm 0,6$  и  $1,5 \pm 0,3$  тыс.экз./м<sup>3</sup>, соответственно). Более высокие показатели биомассы характерны для болотного ручья ( $3,8 \pm 1,2$  г/м<sup>3</sup>). Для зоопланктона топи отмечены высокие плотность и биомасса коловраток, в частности *Dissotrocha aculeata* и *Testudinella emarginata*. В болотном ручье доминирующей группой среди зоопланктёров в течение всего вегетационного периода являются веслоногие ракообразные. Основу доминирующего комплекса зоопланктона мочажин составляют веслоногие ракообразные. Зоопланктон болотных озёр характеризуется высоким уровнем развития (средняя плотность в оз. Шиченгское  $604 \pm 151$  тыс.экз./м<sup>3</sup> при биомассе  $10,5 \pm 2,6$  г/м<sup>3</sup>) и доминированием кладоцер (>90,0% общей численности) (Зайцева и др., 2014, 2016, 2017а; Лобуничева, Филиппов, 2017).

В планктонных сообществах водных объектов болот существенную (а в отдельные периоды подавляющую) часть биомассы составляли бактерии. Как правило, наблюдались низкие значения биомассы водорослей по отношению к суммарной биомассе зоопланктона и бактериопланктона, что подтверждает наше предположение о ведущей роли разложения органических остатков и растворённых в воде субстратов в питании планктона болот. По мере перехода от первичных болотных водных объектов к вторичным суммарная биомасса планктона имеет тенденцию к увеличению. Следует, однако, подчеркнуть, что в суммарной биомассе планктонного сообщества не учитывали простейших, которые в подобных условиях могут составлять весомую часть планктона.

**Бентос.** Роль донных макробеспозвоночных и их доля в общей биомассе в водных экосистемах болот снижается в ходе эволюции гидрографической сети. Биомасса зообентоса уменьшается в ряду: болотное озеро ( $22,41 \pm 11,1$  г/м<sup>2</sup> – Полянок,  $18,11 \pm 3,95$  г/м<sup>2</sup> – Шиченгское) – болотный ручей ( $5,23 \pm 1,97$  г/м<sup>2</sup>) – проточная топь ( $2,22 \pm 0,85$  г/м<sup>2</sup>). При этом в относительно глубоководном оз. Полянок биомассу формируют крупные организмы ( $766,7 \pm 88,2$  экз./м<sup>2</sup>), также, как и в ручье ( $1187,5 \pm 494,2$  экз./м<sup>2</sup>), а в мелководном центральном болотном озере и проточной топи преобладают беспозвоночные меньшего размера ( $4850 \pm 2850$  и  $4184,3 \pm 1230,6$  экз./м<sup>2</sup>, соответственно) (Ивичева, Филиппов, 2017). В ряду первичные – вторичные водные объекты происходит уменьшение относительной численности и биомассы гомотопных видов. Изменение доли гомо- и гетеротопных видов в ходе эволюции болот связано с уменьшением глубины и стабильности гидрографических объектов, повышению рисков периодических промерзаний/пересыханий (Ивичева, Филиппов, 2017).

*Рыбное население.* Естественная эволюция приводит к уменьшению размеров и числа остаточных водоёмов и водотоков и формированию разных типов смешанных водных объектов, что практически полностью исключает возможность обитания рыб во вторичных болотных водоёмах. Даже в формирующихся на верховых болотах микроозерках химический состав вод (высокая кислотность, низкая минерализация, низкое содержания нитратов, фосфатов и ряда ионов) и их малые размеры и ландшафтная обособленность лимитируют возможности для развития ихтиофауны.

*Роль ключевых видов в формировании структуры биоценозов болот.* Особое место среди макрофитов по влиянию на структуру и динамику биоценозов болот занимают сфагновые мхи (которые рассматриваем в качестве ключевых видов). В ходе эволюции торфяного болота сфагны увеличивают своё видовое богатство и ценологическую роль в сообществах, активно участвуя в сложении торфяных залежей и изменяя гидрохимический режим болотных водных объектов, формируя микрорельеф.

Помимо мхов, регулирующую роль в болотных водных объектах могут играть «хищные растения», например, *Utricularia* spp. Нами было показано (Зайцева и др., 2014), что присутствие пузырчатки средней (*U. intermedia*) в составе фитоценозов проточных топей во многом определяет структуру и сезонную динамику сообществ водных беспозвоночных, выполняя в сообществе функцию и продуцента, и консумента. При этом, в связи со сравнительно невысокой плотностью, её роль в трансформации энергии как консумента более выражена и проявляется в изменении численности и биомассы разных групп планктонных и бентосных беспозвоночных. Интенсивность гетеротрофного питания пузырчатки и состав её пищи подвержены сезонным колебаниям, что связано как с особенностями онтогенеза самого растения, так и с изменением условий микроместообитаний в течение года. Увеличение численности организмов в ловчих пузырьках растения приводит к уменьшению плотности животных в воде (в связи с отсутствием избирательности питания преобладают доминирующие в гидробиоценозе водные беспозвоночные) (Зайцева и др., 2014).

В отсутствии пузырчатки в биоценозах вторичных водных объектов болот регулирующая функция лежит на хищных видах беспозвоночных (зоопланктёры, пиявки, амфибиотические насекомые). В первичных же водоёмах и водотоках (прежде всего, остаточных озёрах) в регуляции численности и биомассы сообществ гидробионтов первостепенное значение имеют костистые рыбы и гидрофильные птицы.

В целом, трансформация, дифференциация, усложнение гидрографической сети непосредственно связаны с развитием самого болота. Болото и объекты его гидрографической сети, имея близкий генезис и являясь сопряжёнными системами, находятся в постоянном взаимодействии, влияя на структуру, функционирование и динамику экосистем друг друга. Эволюция гидрографической сети болот связана с развитием и трансформацией под влиянием болота первичных водных объектов, формированием и развитием вторичных болотных водных объектов. В процессе развития болота происходит изменение комплекса абиотических

условий [отражающихся, прежде всего, в физико-химическом составе болотных вод (закисление и др.) и грунтов, объёмах свободной воды], что изменяет состав и структуру биоценозов. Важнейшим звеном таких изменений следует считать высшие растения, которые определяют состав и свойства грунтов (следовательно, и состав донных обитателей) и во многом влияют на болотные воды и планктон. Так, при переходе от первичных болотных водных объектов к вторичным происходит: 1) увеличение степени зарастания (с 1–2% до 95%), содержания хлорофилла “а” (с 0,1 до 165 мкг/л) и доли в ценозах бактериопланктона; 2) уменьшение общего количества видов при увеличении доли специфических болотных представителей; 3) изменение экологической структуры гидробиоценозов: а) макрофиты – увеличение степени участия типично болотных видов макрофитов и уменьшение числа случайных и индифферентных (с 51,6% до 100%), увеличение доли болотных гидрофильных и уменьшение – водных гидрофильных видов; б) зообентос – уменьшение биомассы облигатных и факультативных хищников и увеличение доли детритофагов; в) зоопланктон – исчезновение из доминирующего комплекса эвритопных и пелагических видов, появление придонных и болотных, увеличение доли прибрежных видов, ассоциированных с водно-болотными растениями, а также смена плавающих фильтраторов ползающими и плавающими зоопланктёрами, добывающими пищу как фильтрацией воды, так и путём всасывания, активного захвата, собирания (Филиппов, 2017) (Рисунок 3).

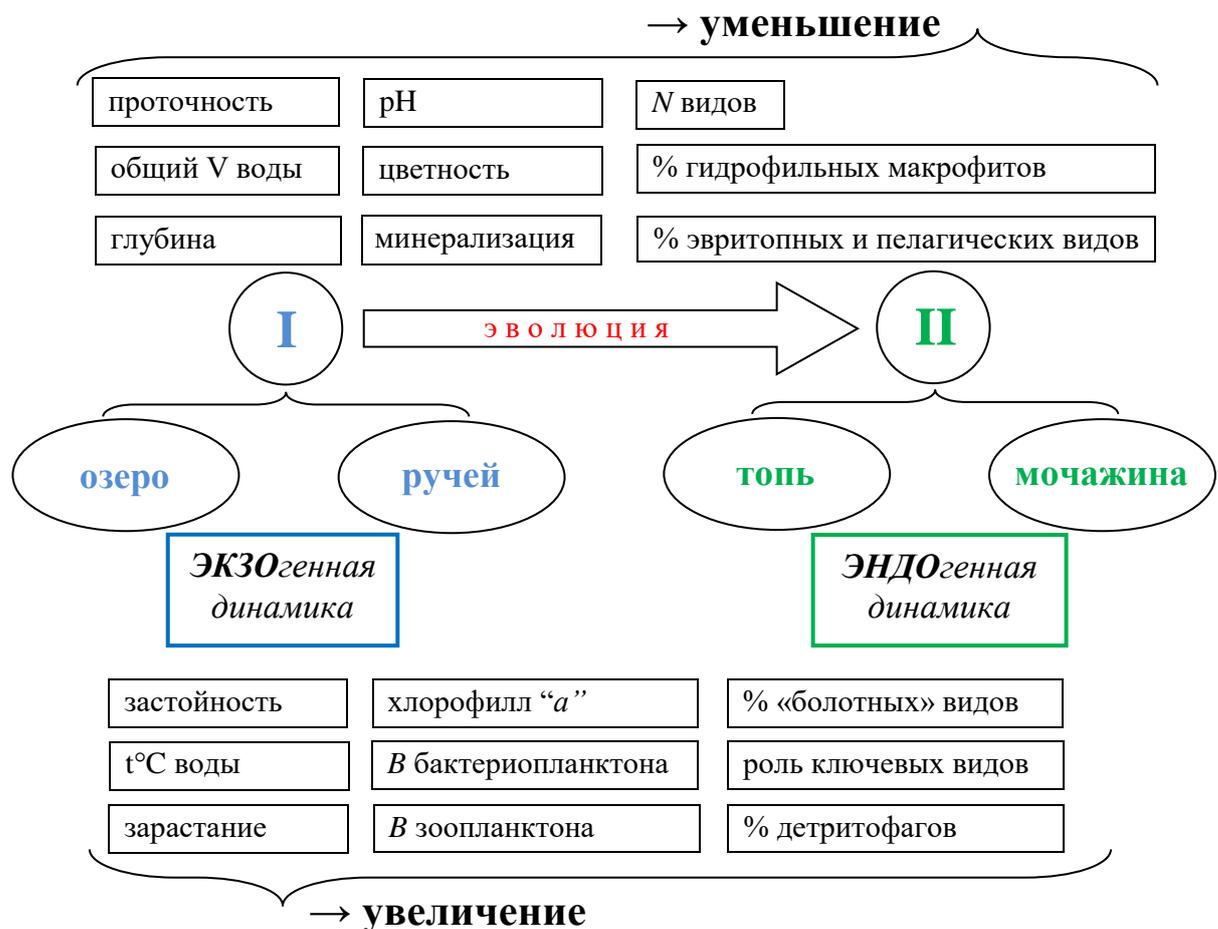


Рисунок 3 – Схема изменений гидробиоценозов болот в ходе эволюции

## Глава 6. ВОПРОСЫ СОХРАНЕНИЯ БОЛОТ С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ РАЗНООБРАЗИЯ И СТРУКТУРЫ БИОЦЕНОЗОВ ИХ ГИДРОГРАФИЧЕСКОЙ СЕТИ

Охрана болот рассмотрена в двух основных/традиционных направлениях: охрана видов (создание и ведение Красных книг/списков/листов) и охрана местообитаний (создание сети ООПТ). Проанализировано значение и место биоценозов водных объектов болот в сохранении болотных экосистем.

Гидрографические объекты болот вносят существенный вклад не только в общее биоразнообразие болотных экосистем (до 60% зарегистрированных на болотах видов), но и в сохранение 20% (180 видов) регионально редких и уязвимых видов растений, грибов и животных. Распределение видов по актуальным категориям оценки статусов Красной книги Вологодской обл. приводятся на рисунке 4.

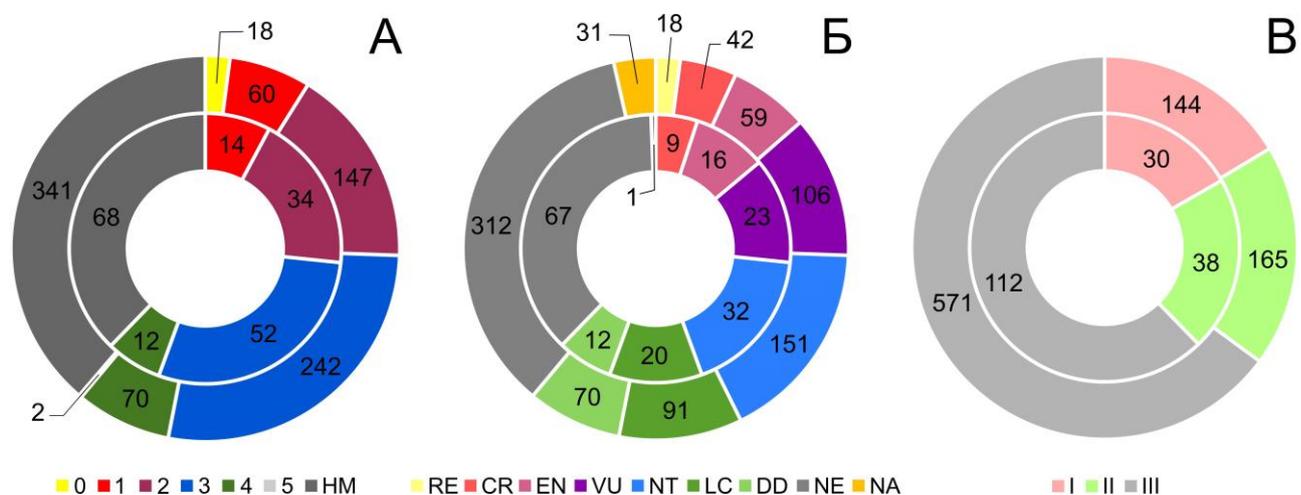


Рисунок 4 – Распределение охраняемых и редких видов Вологодской обл. по категориям оценки статусов редкости (А), уязвимости (Б), приоритета природоохранных мер (В)

*Примечание.* Внешний круг – все виды региональной Красной книги; внутренний круг – виды, отмеченные на болотах и гидрологических объектах болот.

Для почти 9% биоты (77 видов) болота и их водные объекты – основной или единственный тип местообитаний. Каждый отдельный тип таких объектов служит местообитанием для 4–38 (в среднем 19) редких и охраняемых в области видов, а в целом гидрографическая сеть болот – местообитание для почти 12% краснокнижной биоты региона (103 вида).

Охрана объектов гидрографической сети невозможна без охраны болот, неотделимой частью которых они являются. Подавляющая часть редких и охраняемых болотных видов зафиксирована в естественных типах болот и их водных объектов. Именно сохранение болот, их биологического и ландшафтного разнообразия, во многом гарантирует и сохранение биоценозов водных объектов болот, включая возможности естественного хода и направленности их развития и динамики. Ценность отдельных болот с точки зрения поддержания биологического и структурного разнообразия определяется внутренним разнообразием типов болотных участков и развитостью гидрологической сети, а также общим размером

всего объекта, сохранившегося в условно естественном состоянии. Наметившаяся в последние годы тенденция по сокращению количества ООПТ и их площади в Вологодской обл. отрицательно скажется на сохранении водных объектов болот как особых уникальных образований.

Перспективными мерами для сохранения болотных и внутриболотных экосистем в Вологодской обл. является развитие сети охраняемых болот (подразумевающее включение на первых этапах не менее 15 перспективных болот (список приводится в Приложении Е диссертации)), ведение региональной Красной книги, рациональное (прежде всего, «мягкое») природопользование на болотах и примыкающих участках минеральных земель, восстановление нарушенных торфяников, а также научные исследования и экопросвещение.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наиболее важными итогами выполненного диссертационного исследования являются следующие полученные **основные выводы**:

1. Болотные водные объекты на основании наличия/отсутствия и постоянства торфообразовательного процесса с учётом их связи со стоком воды и гидрологическим режимом делятся на 4 крупные группы: типичные, смешанные, нетипичные, случайные и временные. Особое положение торфяных болот в ряду гидрологических объектов, существенное типологическое разнообразие внутриболотных гидрографических элементов, в том числе наличие формирующихся и развивающихся только в условиях болот объектов, служит весомым основанием особого рассмотрения данных водных экосистем и их гидроэкологического изучения (например, в рамках научного направления *«гидробиология болот»*).

2. При дифференцированном подходе к торфяному болоту, изменения большинства качественных и количественных показателей основных компонентов биоты (макрофиты, бактерио-, вирио-, фито- и зоопланктон, макрозообентос и зоофитос) гидробиоценозов болота и их абиотических условий (озёрно-болотные отложения и болотные воды) происходят в ряду «озеро–ручей–топь–моховая мочажина» или в более общей форме – в ряду «типичные – смешанные водные объекты», «первичные – вторичные водные объекты».

3. Разные типы водных объектов болот (болотные озёра, болотные озёрки, болотные ручьи, травяные и моховые мочажины, проточные топи, заливаемые болотные поймы, сплавины) имеют собственный спектр экологических условий, который отражается на составе гидробионтов, структуре и количественных показателях водных сообществ. В биоценозах в ряду «типичные/первичные – смешанные/вторичные водные объекты» сокращается общее таксономическое разнообразие и доля эвритопных видов, возрастает доля специфических для болот таксонов, изменяется состав доминирующих групп/комплексов, увеличиваются показатели количественного развития планктонных сообществ и уменьшаются таковые для бентосных ценозов, повышается трофический статус водных объектов, степень и характер участия в их функционировании ключевых видов.

4. Основные направления изменений структурной организации гидробиоценозов болот связаны с влиянием природной (эндоэкогенетические, катастрофические, гологенетические смены), антропогенной (под влиянием структурно-механических и функциональных нарушений), зоогенной группы факторов. Сила и продолжительность влияния одного из них или их сочетания обуславливают индивидуальность и своеобразие болот и их водных объектов. Формирование и трансформация гидрографической сети сопряжено с развитием торфяного болота и приводит к изменениям как комплекса абиотических условий (в особенности болотных вод и грунтов), так и состава биоты и структуры биоценозов. В ряду гидробиоценозов разнотипных болотных водных объектов, отражающих разные стадии естественного сукцессионного хода развития болот, увеличивается степень зарастания, содержание хлорофилла "а" и доля в ценозах бактериопланктона; сокращается общее видовое богатство при увеличении доли специфических болотных представителей; трансформируется экологическая структура отдельных компонентов водных сообществ.

5. Различия биоценозов водоёмов и водотоков болотного генезиса (по сравнению с неболотными водными объектами) определяются влиянием окружающего их болота и его ростом (в результате закономерной аккумуляции при положительном балансе органического вещества) и характеризуются изменениями в сторону уменьшения объёмов вод и глубины, сокращения жизненного пространства, «ужесточения» условий среды (низкие значения рН, минерализации, доли доступного азота, фосфора и др. питательных веществ), повышения роли макрофитов в гидробиоценозах и их влияние на них (в особенности сфагновых мхов), снижения видового разнообразия гидробионтов за счёт выпадения чувствительных к ацидификации таксонов, увеличения доли стенобионтов – видов, адаптировавшихся к водной среде с низкими значениям рН, минерализации и др., повышения значения эндогенных процессов в сукцессии биоценозов.

6. Водные объекты болот вносят существенный вклад в сохранение >100 видов редких и уязвимых видов растений, грибов и животных (~12% от их числа в Красной книге Вологодской обл.). Вклад отдельных типов гидрографических объектов как местообитаний краснокнижных видов различается (от 4 до 38 (в среднем 19)). Подавляющая масса раритетной биоты относится к облигатно-факультативным и облигатным болотным таксонам, что подчёркивает необходимость сохранения в условно естественном состоянии самих торфяных болот, с которыми они связаны в своём происхождении и развитии. Ценность отдельных болот с природоохранных позиций определяется не только сохранностью самого водно-болотного объекта, но и его общим размером, разнообразием типов болотных участков, развитостью гидрологической сети.

**Рекомендации.** При исследовании гидробиоценозов болот рекомендуется применение структурно-системного, дифференцированного, междисциплинарного и комплексного подходов и к болотной экосистеме в целом, и к особым комплексам закономерно пространственно, генетически и функционально связанных между собой внутриболотных гидрографических объектов.

**Перспективы дальнейшей разработки темы.** Необходимо подчеркнуть, что стратегической/глобальной задачей настоящей диссертации было привлечь внимание научной общественности на гидрологические объекты болот и их биоценозы как интересные, уникальные, разнообразные и специфические экосистемы, а также необходимость, важность и ценность их разностороннего изучения. Полученные нами результаты, обозначенные тенденции и закономерности не следует считать статичными и итоговыми. Данную работу необходимо воспринимать лишь как один из этапов гидроэкологического изучения болот. В перспективе желательно провести подобные работы и на болотах других природных подзон и иных типов, с учётом разнообразия внутриболотных водных объектов естественного и техногенного генезиса.

## ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

– статьи в изданиях, рекомендованных ВАК РФ  
по профилю специальности<sup>1</sup>

1\*. **Philippov, D. A.** Biodiversity of macrophyte communities and associated aquatic organisms in lakes of the Vologda Region (north-western Russia) / **D.A. Philippov**, K.N. Ivicheva, N.N. Makarenkova [et al.] // Biodiversity Data Journal. – 2022. – Vol. 10. – e77626. – DOI: 10.3897/BDJ.10.e77626.

2\*. Rakitin, A. V. Highly distinct microbial communities in elevated strings and submerged flarks in the boreal aapa-type mire / A.V. Rakitin, S. Begmatov, A.V. Beletsky, **D.A. Philippov** [et al.] // Microorganisms. – 2022. – Vol. 10, is. 1. – Art. 170. – DOI: 10.3390/microorganisms10010170.

3\*. **Philippov, D. A.** Biodiversity of a boreal mire, including its hydrographic network (Shichenskoe mire, north-western Russia) / **D.A. Philippov**, S.G. Ermilov, V.L. Zaytseva [et al.] // Biodiversity Data Journal. – 2021. – Vol. 9. – e77615. – DOI: 10.3897/BDJ.9.e77615.

4\*. **Philippov, D. A.** Macrophyte diversity in rivers and streams of the Vologda Region and several other regions of Russia / **D.A. Philippov**, A.S. Komarova // Biodiversity Data Journal. – 2021. – Vol. 9. – e76947. – DOI: 10.3897/BDJ.9.e76947.

5\*. Пестов, С. В. Структура хортобионтной энтомофауны среднетаёжного болота (Вологодская область) / С.В. Пестов, **Д.А. Филиппов** // Теоретическая и прикладная экология. – 2021. – №2. – С. 215–221. – DOI: 10.25750/1995-4301-2021-2-215-221.

6\*. Вишняков, В. С. Новые находки харовых водорослей (Characeae) в Европейской России / В.С. Вишняков, Р.Е. Романов, А.С. Комарова, ..., **Д.А. Филиппов** // Ботанический журнал. – 2021. – Т. 106, №1. – С. 81–96. – DOI: 10.31857/S0006813621010117.

7\*. Bengtsson, F. Environmental drivers of *Sphagnum* growth in peatlands across the Holarctic region / F. Bengtsson, H. Rydin, J.L. Baltzer, ..., **D.A. Philippov** [et al.] //

<sup>1</sup> Звёздочкой (\*) обозначены статьи в изданиях, индексируемых реферативными базами данных и системами цитирования Web of Science Core Collection и/или Scopus.

Journal of Ecology. – 2021. – Vol. 109, is. 1. – P. 417–431. – DOI: 10.1111/1365-2745.13499.

8\*. Kulichevskaya, I. S. *Limnoglobus roseus* gen. nov., sp. nov., a novel freshwater planctomycete with a giant genome from the family Gemmataceae / I.S. Kulichevskaya, D.G. Naumoff, K.K. Miroshnikov, ..., **D.A. Philippov** [et al.] // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. – 2020. – Vol. 70, is. 2. – P. 1240–1249. – DOI: 10.1099/ijsem.0.003904.

9\*. Ivanova, A. A. Closely located but totally distinct: highly contrasting prokaryotic diversity patterns in raised bogs and eutrophic fens / A.A. Ivanova, A.V. Beletsky, A.L. Rakitin, ..., **D.A. Philippov** [et al.] // Microorganisms. – 2020. – Vol. 8, is. 4. – Art. 484. – DOI: 10.3390/microorganisms8040484.

10\*. **Philippov, D. A.** Data on chemical characteristics of waters in two boreal *Sphagnum* mires (North-Western Russia) / **D.A. Philippov**, V.V. Yurchenko // Data in Brief. – 2020. – Vol. 28. – Art. 104928. – DOI: 10.1016/j.dib.2019.104928.

11\*. Dedysh, S. N. A 100-year-old enigma solved: identification, genomic characterization and biogeography of the yet incultured *Planctomyces bekefii* / S.N. Dedysh, P. Henke, A.A. Ivanova, ..., **D.A. Philippov** [et al.] // Environmental Microbiology. – 2020. – Vol. 22, is. 1. – P. 198–211. – DOI: 10.1111/1462-2920.14838.

12\*. **Philippov, D. A.** Data on air temperature, relative humidity and dew point in a boreal *Sphagnum* bog and an upland site (Shichenskoe mire system, North-Western Russia) / **D.A. Philippov**, V.V. Yurchenko // Data in Brief. – 2019. – Vol. 25. – Art. 104156. – DOI: 10.1016/j.dib.2019.104156.

13\*. Kutenkov, S. A. Aapa mire on the southern limit: A case study in Vologda Region (north-western Russia) / S.A. Kutenkov, **D.A. Philippov** // Mires and Peat. – 2019. – Vol. 24. – Art. 10. – DOI: 10.19189/MaP.2018.OMB.355.

14\*. Minor, M. A. Hydrology-driven environmental variability determines abiotic characteristics and Oribatida diversity patterns in a *Sphagnum* peatland system / M.A. Minor, S.G. Ermilov, **D.A. Philippov** // Experimental and Applied Acarology. – 2019. – Vol. 77, No. 1. – P. 43–58. – DOI: 10.1007/s10493-018-0332-1.

15\*. Prokina, K. I. Heterotrophic flagellates in the primary lakes and hollow-pools of mires in the European North of Russia / K.I. Prokina, **D.A. Philippov** // Protistology. – 2018. – Vol. 12, No. 2. – P. 81–96. – DOI: 10.21685/1680-0826-2018-12-2-3.

16\*. Ivanova, A. A. Distinct diversity patterns of Planctomycetes associated with the freshwater macrophyte *Nuphar lutea* (L.) Smith / A.A. Ivanova, **D.A. Philippov**, I.S. Kulichevskaya, S.N. Dedysh // Antonie van Leeuwenhoek. – 2018. – Vol. 111, No. 6. – P. 811–823. – DOI: 10.1007/s10482-017-0986-4.

17\*. Anissimova, O. V. *Euastrum kossinskiae*: a new species of desmid from the aapa mire of the Vologda Region (European Russia) / O.V. Anissimova, **D.A. Philippov** // Phytotaxa. – 2018. – Vol. 376, No. 1. – P. 77–80. – DOI: 10.11646/phytotaxa.376.1.8.

18\*. Prokina, K. I. Centrohelids in the mires of Northern Russia / K.I. Prokina, D.G. Zagumyonnyi, **D.A. Philippov** // Protistology. – 2017. – Vol. 11, No. 1. – P. 3–19. DOI: 10.21685/1680-0826-2017-11-1-1.

19\*. Stroynov, Y. V. Bacterio- and virioplankton in water bodies of a raised bog (Vologda oblast, Russia) / Y.V. Stroynov, **D.A. Philippov** // *Inland Water Biology*. – 2017. – Vol. 10, No. 1. – P. 37–43. – DOI: 10.1134/S1995082917010175.

20\*. Капустин, Д. А. Four new chrysophycean stomatocysts with true complex collar from the Shichenskoe raised bog in Central Russia / D.A. Kapustin, **D.A. Philippov**, E.S. Gusev // *Phytotaxa*. – 2016. – Vol. 288, No. 3. – P. 285–290. – DOI: 10.11646/phytotaxa.288.3.10.

21\*. Капустин, Д. А. *Petalomonas sphagnophila* (Euglenophyta, Petalomonadales) – новый для России вид эвгленовых водорослей / Д.А. Капустин, **Д.А. Филиппов**, И.В. Соколова, Е.С. Гусев // *Новости систематики низших растений*. – 2016. – Т. 50. – С. 112–119. – DOI: 10.31111/nsnr/2016.50.112.

22\*. Minor, M. A. Relative importance of local habitat complexity and regional factors for assemblages of oribatid mites (Acari: Oribatida) in *Sphagnum* peat bogs / M.A. Minor, S.G. Ermilov, **D.A. Philippov**, A.A. Prokin // *Experimental and Applied Acarology*. – 2016. – Vol. 70, No. 3. – P. 275–286. – DOI: 10.1007/s10493-016-0075-9.

23\*. Lobunicheva, E. V. Zooplankton in hollow-pools (using raised bogs in Vologda oblast, Russia, as an example) / E.V. Lobunicheva, **D.A. Philippov** // *Inland Water Biology*. – 2011. – Vol. 4, No. 2. – P. 173–178. – DOI: 10.1134/S1995082911020313.

24\*. Ellis, L. T. New national and regional bryophyte records, 25 / L.T. Ellis, A.K. Asthana, V. Sahu, ..., **Philippov D.A.** [et al.] // *Journal of Bryology*. – 2010. – Vol. 32, No. 4. – P. 311–322. – DOI: 10.1179/jbr.2010.32.4.311.

25. **Филиппов, Д. А.** К флоре мхов болот бассейна Онежского озера в пределах Вологодской области / **Д.А. Филиппов**, М.А. Бойчук // *Ботанический журнал*. – 2008. – Т. 93, №4. – С. 553–561.

– прочие публикации

26. Malashchuk, A. A. Post-pyrogenic dynamics of the vegetation cover of the Barskoe raised bog (Vologda Region, Russia) / A.A. Malashchuk, **D.A. Philippov** // *Ecosystem Transformation*. – 2021. – Vol. 4, No. 1. – P. 35–52. – DOI: 10.23859/estr-200512

27. Kutenkov, S. A. The structure and dynamics of the vegetation of Gladkoe Mire in the upper reaches of the sinking Uzhla River (Vologda Region) / S.A. Kutenkov, **D.A. Philippov** // *Ecosystem Transformation*. – 2019. – Vol. 2, No. 3. – P. 32–46. – DOI: 10.23859/estr-190418.

28. Сажнев, А. С. Обзор фауны водных, полуводных и амфибиотических жесткокрылых (Insecta: Coleoptera) Вологодской области (Россия) с приведением новых находок для региона / А.С. Сажнев, К.Н. Ивичева, А.С. Комарова, **Д.А. Филиппов** // *Евразийский энтомологический журнал*. – 2019. – Т. 18, №1. – С. 60–74. – DOI: 10.15298/euroasentj.18.1.08

29. Чернова, А. М. Флора водоёмов Волжского бассейна: дополнения и уточнения по Вологодской области / А.М. Чернова, А.Б. Чхобадзе, А.Н. Левашов, **Д.А. Филиппов** // *Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии*. – 2019. – Т. 28, №1. – С. 40–54. – DOI: 10.24411/2073-1035-2018-10180.

30. Носкова, М. Г. Болота вологодской части Вепсской возвышенности / М.Г. Носкова, В.А. Смагин, **Д.А. Филиппов**, В.П. Денисенков // Известия Русского географического общества. – 2018. – Т. 150, вып. 4. – С. 31–53. – DOI: 10.7868/S0869607118040035.
31. Ивичева, К. Н. Водные макробеспозвоночные верховых болот центральной части Вологодской области / К.Н. Ивичева, **Д.А. Филиппов** // Труды Карельского научного центра РАН. – 2017. – №9. – С. 30–45. – DOI: 10.17076/есо472.
32. **Филиппов, Д. А.** Особенности структурной организации гидробиоценозов разнотипных болотных водоёмов и водотоков / **Д.А. Филиппов** // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. – 2017. – Вып. 79(82). Гидробиологические исследования болот. – С. 251–277. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10063.
33. Бобров, Ю. А. Изменение биоморфологической структуры флоры болота в ходе преобразования его поверхностной гидрографической сети / Ю.А. Бобров, Л.М. Поздеева, **Д.А. Филиппов** // Там же. – С. 23–29. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10026.
34. Садоков, Д. О. О зарастании болотных озёр Дарвинского государственного заповедника / Д.О. Садоков, **Д.А. Филиппов** // Там же. – С. 183–188. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10062.
35. Удоденко, Ю. Г. Ртуть в торфяных залежах Шиченгского болота (Вологодская область) / Ю.Г. Удоденко, **Д.А. Филиппов** // Там же. – С. 236–242. – DOI: 10.24411/0320-3557-2017-10059.
36. Зайцева, В. Л. Зоопланктон мочажин верховых болот центральной части Вологодской области / В.Л. Зайцева, **Д.А. Филиппов**, Е.В. Лобуничева // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биология. – 2016. – Вып. 2. – С. 4–17. – DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.201
37. **Филиппов, Д. А.** Флора Шиченгского водно-болотного угодья (Вологодская область) / **Д.А. Филиппов** // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2015. – Т. 9, №4. – С. 86–117. – DOI: 10.24411/2072-8816-2015-10033
38. Зайцева, В. Л. Влияние *Utricularia intermedia* на структуру сообществ водных беспозвоночных болотных водоёмов / В.Л. Зайцева, **Д.А. Филиппов**, Е.В. Лобуничева, А.А. Михайлова // Известия Самарского научного центра РАН. – 2014. – Т. 16, №5. – С. 276–281.
39. Филоненко, И. В. Оценка площади болот Вологодской области / И.В. Филоненко, **Д.А. Филиппов** // Труды Инсторфа. – 2013. – №7(60). – С. 3–11.
40. Сулова, Т. А. Второе издание Красной книги Вологодской области: изменения в списках охраняемых и требующих биологического контроля видов растений и грибов / Т.А. Сулова, А.Б. Чхобадзе, **Д.А. Филиппов** [и др.] // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2013. – Т. 7, №3. – С. 93–104. – DOI: 10.24411/2072-8816-2013-10022
41. Филиппов, В. А. О методике построения стратиграфических колонок торфяных залежей с использованием программы Gistogram Maker / В.А. Филиппов, **Д.А. Филиппов** // Труды Инсторфа. – 2010. – №2(55). – С. 11–14.

42. **Филиппов, Д. А.** Болотные экосистемы / **Д.А. Филиппов** // Экосистемы бассейна реки Кубены / под ред. Н.Л. Болотовой, Д.А. Филиппова. – Вологда: ПФ «Полиграф-Периодика», 2023. – С. 223–234.

43\*. Shevchenko, V. P. Chapter 4. Multi-elemental composition and  $^{137}\text{Cs}$  radioactivity of *Sphagnum fuscum* moss from the Vologda Region, European Russia / V.P. Shevchenko, **D.A. Philippov**, N.V. Politova [et al.] // Pokrovsky O., Volkova I., Kosykh N., Shevchenko V. (eds.). Mosses: Ecology, Life Cycle and Significance. – New York: Nova Science Publishers, 2018. – P. 89–105.

44. **Филиппов, Д. А.** Растительный покров, почвы и животный мир Вологодской области (ретроспективный библиографический указатель) / **Д.А. Филиппов**; под ред. А.А. Шабунова. – Вологда: Изд-во «Сад-Огород», 2010. – 217 с.

45. **Филиппов, Д. А.** Флора и растительность болот / **Д.А. Филиппов** // Природа Вологодской области / Под ред. Г.А. Воробьева. – Вологда: Изд. Дом Вологжанин, 2007. – С. 218–226.

46. **Филиппов, Д. А.** Методы и методики гидробиологического исследования болот: учебное пособие / **Д.А. Филиппов**, А.А. Прокин, А.А. Пржиборо; под ред. А.В. Толстикова. – Тюмень: Изд-во ТюмГУ, 2017. – 207 с.

\* \* \* \* \*