

ЖИХАРЕВ ВЯЧЕСЛАВ СЕРГЕЕВИЧ

**СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ ЗООПЛАНКТОНА
РАЗНОТИПНЫХ УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЕЙ ПРИТОКОВ ВОДОХРАНИЛИЩ
СРЕДНЕЙ ВОЛГИ**

1.5.15. Экология (биологические науки)

Автореферат диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Нижний Новгород

2023

Работа выполнена на базе кафедры экологии Института биологии и биомедицины федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского»

Научный руководитель: **Шурганова Галина Васильевна**, доктор биологических наук, профессор, профессор кафедры экологии Института биологии и биомедицины ФГАОУ ВО «Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского» (г. Нижний Новгород)

Официальные оппоненты: **Крылов Александр Витальевич**, доктор биологических наук, профессор, директор Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук (пос. Борок)

Ермолаева Надежда Ивановна, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, директор Новосибирского филиала Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института водных и экологических проблем Сибирского отделения Российской академии наук (г. Новосибирск)

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт Российской Академии наук (г. Санкт-Петербург)

Защита диссертации состоится «__» _____ 2023 г. в ____ часов на заседании диссертационного совета 24.2.340.05 при Национальном исследовательском Нижегородском государственном университете им. Н.И. Лобачевского по адресу: 603022, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23, Институт биологии и биомедицины.

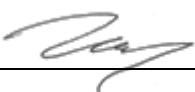
E-mail: dis212.166.12@gmail.com

Факс: (831) 462-30-85

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского по адресу: <https://diss.unn.ru/files/2023/1336/diss-Zhikharev-1336.pdf>, с авторефератом – в сети Интернет на сайте ВАК России по адресу: <http://vak.minobrnauki.gov.ru>.

Автореферат разослан «__» _____ 2023 г.

Учёный секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Д.Е. Гаврилко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Речны (лотические) системы являются наиболее сложными системами с точки зрения функционирования и пространственного распределения в них гидробионтов. Один из трудных и спорных вопросов экологии – это определение границ экосистем. В реках существуют разные экосистемы, поэтому речь может идти об особой надэкосистемной форме их организации – континууме речных экосистем или реобиоме, который представляет собой совокупность речных экосистем в речном континууме (Богатов, 1994, 1995). Высокая гетерогенность и динамичность речных экосистем зачастую не позволяет определить чёткие границы отдельных сообществ, в том числе сообществ зоопланктона. Особой зоной т.е. участком рек являются их устьевые области, которые в силу гидрологических и геологических особенностей могут иметь различное морфологическое строение. Наиболее распространёнными являются простые, эстуарные и эстуарно-дельтовые устьевые области, морфологическое строение которых значительно усложняется наличием отмелей, песчаных кос, рукавов и других морфологических структур. Исследований, посвящённых зонам слияния речных и морских вод, достаточно много. Крайне мало исследований пресноводных лотических систем и зон слияния речных вод и водохранилищных или озёрных. В зарубежной литературе данная тематика крайне скудно описана, в отечественной литературе исследования А.В. Крылова, С.Э. Болотова и их коллег (2005, 2010, 2012, 2014, 2015) на сегодняшний день являются наиболее полными и популярными среди гидроэкологов.

Важность переходных зон (экотонов) в поддержании экологической целостности часто недооценивается, а их возможная инвариантность является крайне актуальным предметом гидроэкологических исследований. Необходимы тщательные исследования роли экотонов в потоке вещества и энергии, чтобы получить адекватное представление об основных факторах, определяющих биоразнообразие и продуктивность речных экосистем. Предварительные данные свидетельствуют о том, что изучение экотонов должно стать важной частью программ охраны и восстановления рек.

Существует значительный пробел в знаниях о структурной организации зоопланктона в разнотипных и разномасштабных устьевых областях притоков равнинных водохранилищ. Нет сведений о роли чужеродных видов в устьевых областях с разной сложностью морфологической структуры, а также в экотонном сообществе. Ряд закономерностей, которые представлены в данной работе, описаны впервые для отечественной и мировой гидроэкологии.

Промышленный прогресс и деятельность человека в пределах водосборов рек способствуют их загрязнению и увеличивает нагрузку на них высокими концентрациями органических и неорганических веществ, ускоряет процессы эвтрофикации как самих рек, так и примыкающих к ним водоёмов (Loreau et al., 2001; Naeem et al., 2012). Биоразнообразие напрямую связано с функционированием экосистем и круговоротом питательных веществ (Gagic et al., 2015). Показано, что эвтрофикация рек зависит не только от обогащения питательными веществами, но и многих факторов, таких как водообмен, изменение климата, рыболовство, биологические инвазии и антропогенное манипулирование гидрологическими условиями (Cloern, 2001; Costa et al., 2009; Felipe-Lucia et al., 2020). Именно поэтому, изучение устьевых областей, как результирующих водотоков, является крайне актуальной задачей.

Цель и задачи исследования. Цель настоящей работы – анализ структурной организации зоопланктона разнотипных устьевых областей притоков равнинных водохранилищ Средней Волги (Горьковского, Чебоксарского и Куйбышевского).

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Выявить видовой состав зоопланктона устьевых областей притоков водохранилищ Средней Волги;
2. Выделить сообщества зоопланктона устьевых областей;

3. Определить особенности структурной организации выделенных сообществ зоопланктона и провести анализ влияния на них факторов окружающей среды;
4. Изучить изменение видовой структуры сообществ зоопланктона устьевых областей в трофическом градиенте;
5. Оценить плотность и роль чужеродных видов в устьевых областях.

Научная новизна и теоретическая значимость работы. В настоящей работе рассматриваются важные теоретические проблемы гидроэкологии. Впервые выделены сообщества зоопланктона в устьевых областях малых, средних и крупных притоков равнинного водохранилища, а также устьевых областях, которые имеют различное морфологическое строение. Установлено, что вне зависимости от масштаба притока и типа устьевой области происходит формирование особой зоны, которая в связи с проявлением краевого эффекта может быть охарактеризована как экотон.

Впервые проанализирована видовая структура экотонных сообществ устьевых областей притоков водохранилищ Средней Волги. В экотонах отмечается заметное увеличение численности, биомассы, разнообразия, видового богатства зоопланктона. Впервые показано увеличение в экотонах функционального богатства зоопланктона. Кроме того, впервые установлено, что по мере усложнения морфологической структуры устьевых областей увеличиваются значения всех структурных показателей зоопланктона. Проведенная оценка корреляции ряда структурных показателей и степени эвтрофикации показала, что разнообразие зоопланктона, средняя индивидуальная масса зоопланктона, а также численность хищных и мирных организмов возрастала с увеличением степени эвтрофикации.

Установлено, что степень эвтрофикации, количественное развитие фитопланктона и электропроводность воды являются важными факторами окружающей среды, которые в определенной степени обуславливают особенности структурной организации зоопланктоценозов разнотипных устьевых областей.

Впервые показано, что роль чужеродных видов наиболее высока в устьевых областях с более сложной морфологической структурой, а также в экотонном сообществе зоопланктона. Наибольшее количественное развитие имеют теплолюбивые тропические чужеродные виды. Устьевые области притоков равнинных водохранилищ могут быть источниками распространения редких и чужеродных видов зоопланктона, выступая в качестве акклиматизационных биотопов и естественных рефугиумов.

Результаты, полученные при выполнении диссертационной работы, имеют значение для решения проблем континуальности и дискретности зоопланктона водотоков и зон слияния водотоков и водоёмов, расширяют представления о закономерностях и факторах, влияющих на распределение и количественное развитие зоопланктона разнотипных устьевых областей притоков равнинных водохранилищ.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Установлено, что в период гидрологической стабильности в устьевых областях рек всех морфологических типов выделяется экотонная зона. По мере усложнения морфологической структуры устьевых областей увеличиваются все структурные показатели экотонного сообщества.
2. Основными факторами, которые определяют видовую структуру экотонного сообщества, являются электропроводность и прозрачность воды, а также содержание растворенного в воде кислорода.
3. С увеличением эвтрофирования в устьевых областях возрастают значения всех структурных показателей зоопланктона, усиливается полидоминирование, ведущую роль играют виды-фильтраторы.
4. Устьевые области являются источниками распространения редких и чужеродных видов зоопланктона, выступая в качестве акклиматизационных биотопов и естественных рефугиумов.

Практическая значимость. Результаты работы могут внести вклад в решение ряда практических задач, а именно: учёт неоднородности распределения зоопланктона в устьевых областях притоков равнинных водохранилищ при экологическом мониторинге, а также альгологических и ихтиологических исследованиях. Устьевые области являются наиболее привлекательными биотопами для чужеродных видов зоопланктона, поэтому требуют особого внимания. Оценка роли чужеродных видов в сообществах зоопланктона поможет прогнозировать последствия вселения того или иного вида. Масштабные исследования бассейна Средней Волги позволили обнаружить более десятка новых редких и чужеродных видов зоопланктона. Подобные исследования вносят существенный вклад в изучение биоразнообразия гидробионтов Европейской России. Результаты, полученные при анализе видовой структуры сообществ зоопланктона в трофическом градиенте, помогут прогнозировать отклик гидроэкосистем на эвтрофирование водных объектов.

На основе многолетнего опыта гидробиологических исследований для студентов (бакалавриат и магистратура), аспирантов и преподавателей, которые занимаются вопросами биоиндикации и экологическим мониторингом водных экосистем, было написано учебно-методическое пособие «Отбор и обработка зоопланктона при гидроэкологических исследованиях» (2021), а также глава «Использование функциональных признаков в методах кластерного анализа и ординации гидробиоценозов» в учебном пособии «Экологический мониторинг. Часть X» (2019).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта №20-34-90097, грантов РГО «Экспедиция Плавучий университет Волжского бассейна» 2017–2021 гг. (проекты 04/2017-Р, 06/2018-Р, 02/2019-Р, 07/2020-Р, 17/2021-Р), а также при поддержке Программы стратегического академического лидерства «Приоритет 2030» Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (№ Н-477-99_2021-2023).

Соответствие паспорту специальности. Результаты проведенного исследования соответствуют шифру специальности 1.5.15. Экология (биологические науки), конкретно пункту 4. Экология сообществ, биоценология. Состав, структура, динамика, факторы формирования и регуляции сообществ. Экологические ниши.

Личный вклад автора в работу. Диссертационная работа основана на результатах собственных пятилетних исследований (2017–2021 гг.) зоопланктона устьевых областей притоков водохранилищ Средней Волги, которые были выполнены лично автором в составе экспедиций. Экспедиции были организованы кафедрой экологии ИББМ, ННГУ им. Н.И. Лобачевского и Институтом биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. На протяжении 5 лет автор принимал непосредственное участие в сборе и обработке материала в рамках грантовых экспедиций Русского географического общества «Плавучий университет Волжского бассейна 2017–2021 гг.». Автором обоснована актуальность темы диссертации, поставлена цель и задачи исследования, сделаны обобщения и выводы. Доля личного участия автора в совместных публикациях пропорциональна числу авторов.

Апробация работы. Основные результаты и положения диссертации были доложены и обсуждены на следующих международных конференциях и конференциях с международным участием: VIII-й Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Современные проблемы водохранилищ и их водосборов» (Пермь, 2021), VI-м Международном симпозиуме «Чужеродные виды в Голарктике. Борок-VI» (Борок, 2021), Международной научной конференции «Изучение водных и наземных экосистем: история и современность» (Севастополь, 2021), I-й Всероссийской научной конференции (с международным участием) «Чтения памяти В.И. Жадина» (Санкт-Петербург, 2022); всероссийских конференциях: XI-й Всероссийской научно-практической конференции для молодых учёных по проблемам водных экосистем «Понт Эвксинский – 2019» (Севастополь, 2019), Всероссийской научной конференции, посвященной 65-летию ИБВВ им. И.Д. Папанина РАН «Биология водных экосистем в XXI веке: факты, гипотезы, тенденции»

(Борок, 2021), Научно-практической конференции «Актуальные проблемы изучения ракообразных» (Борок, 2022).

Публикации. По теме диссертационной работы опубликовано 26 научных работ, в том числе 11 статей в ведущих рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК, 13 материалов и тезисов докладов на международных и всероссийских конференциях, одно учебное и одно учебно-методическое пособие.

Структура и объем работы. Диссертационная работа включает введение, 7 глав, заключение, выводы, список литературы (279 источников, в том числе 185 зарубежных), приложение. Диссертация изложена на 133 страницах, проиллюстрирована 13 таблицами и 24 рисунками. Приложение включает табличный материал и полный список опубликованных работ.

Благодарности. Автор выражает благодарность за всестороннюю многолетнюю поддержку своему научному руководителю, учителю и наставнику д.б.н. проф. Г.В. Шургановой. Автор выражает благодарность за поддержку работы и ценные замечания д.б.н. Д.Б. Гелашвили и д.б.н. В.Н. Якимову; за моральную и зачастую физическую поддержку коллегам и друзьям: к.б.н. Д.Е. Гаврилко, к.б.н. М.Ю. Ильину, к.б.н. И.А. Кудрину, к.б.н. Т.В. Золотарёвой, Е.А. Обедиентовой и А.А. Колесникову. Автор выражает благодарность всем сотрудникам и преподавателям кафедры экологии ИББМ за участие в формировании научных представлений. Автор благодарит за ценные научные и жизненные советы директора ИБВВ РАН А.В. Крылова, а также проректора по научной и инновационной деятельности ВГУВТ А.Б. Корнева, сотрудников кафедры гидрологии суши МГУ им. М.В. Ломоносова О.Н. Ерину, М.А. Терёшину и Д.И. Соколова за помощь при сборе материала. Автор выражает сердечную благодарность родителям Е.И. и С.А. Жихаревым за достойное воспитание и поддержку.

Автор благодарен И.Н. Николаеву и А.П. Веселову за данный ими шанс внести посильный вклад в науку.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Зоопланктон устьевых областей притоков пресноводных водоемов. Приведены сведения об основных исследованиях зоопланктона устьевых областей и систем река-водоём пресноводных водных объектов. Обобщены представления об экотонах и их особенностях.

1.2. Проблема биологических инвазий зоопланктона Европейской России. Представлены сведения о чужеродных видах зоопланктона, которые в XXI веке активно расселяются на территории Европейской России.

ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

В главе представлены сведения о районе исследования и водных объектах, в которых проводился отбор проб, а именно о водохранилищах Средней Волги (Горьковское, Чебоксарское, Куйбышевское) и их притоках (рр. Мера, Шача, Ширмакша, Юг, Троца, Узола, Чёрная (Заволжье), Пыра, Жужла, Трестьянка, Чёрная (Сормово), Ока, Везлома, Кудьма, Керженец, Сундовик, Сура, Ветлуга, Большой Цивиль, Свияга, Казанка, Кама).

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для работы послужили пробы зоопланктона, собранные в период 2017–2021 гг. на акваториях 21 устьевых областей притоков равнинных водохранилищ Средней Волги, а также непосредственно на акваториях самих водохранилищ: Горьковского, Чебоксарского и Куйбышевского. В общей сложности за период исследования было собрано и обработано 330 количественных проб зоопланктона. Сбор проб зоопланктона осуществляли в период летней межени, а в 2021 г. в период гидрологической стабильности при отсутствии попусков

или больших расходов воды гидроузлов Средней Волги при помощи планктонной сети (ячея 70 мкм) путём тотальных ловов от дна до поверхности. Фиксацию проб проводили 40%-м формалином. Разбор проб выполняли под стереомикроскопом Zeiss Stemi 2000C, детальный морфологический анализ видов осуществляли при помощи светового микроскопа Olympus CX43 и сканирующего электронного микроскопа CamScan S2, образцы для СЭМ подвергали сушке в критической точке и напылению из сплава золота и палладия. Измерения проводили с помощью окуляра-микрометра, все рисунки сделаны с использованием камеры Lucida. Идентификацию видов зоопланктона проводили при помощи определителей и специализированных руководств (Смирнов, 1971, 1976; Kotov, Štifter, 2006; Определитель..., 2010; Nudac, 2010; Błędzki, Rybak, 2016; Коровчинский и др., 2021).

На станциях отбора проб зоопланктона проводили измерение некоторых параметров среды. Прозрачность воды определяли при помощи Диска Секки. Температуру воды, электропроводность, водородный показатель, содержание хлорофилла-а и растворённого в воде кислорода определяли при помощи гидрохимических зондов YSI Pro1030, ProDSS и ProDO. Концентрацию общего фосфора определяли фотометрически по методу Murphy-Riley (Руководство..., 2003). Для оценки трофического статуса водных объектов применяли усовершенствованный комплексный индекс трофического состояния с использованием концентрации хлорофилла-а и общего фосфора (Jing et al., 2008; Zhang et al., 2018).

Для расчёта индекса функционального богатства использовалась база данных функциональных признаков пресноводного зоопланктона бассейна Средней Волги (Гаврилко и др., 2020). Для оценки разнообразия и выравненности зоопланктона использовали индексы разнообразия Шеннона и выравненности Пиелу. Индивидуальную массу зоопланктона рассчитывали как отношение суммарной биомассы и численности зоопланктона (Балушкина, Винберг, 1979). Видовое богатство определялось как количество видов в пробе/сообществе зоопланктона. Численность и биомассу считали с использованием стандартных гидробиологических методик. Количественные данные по фитопланктону были любезно предоставлены к.б.н., доц. Е.Л. Воденеевой (кафедра ботаники и зоологии ИББМ, ННГУ им. Н.И. Лобачевского). Для проведения иерархического кластерного анализа в качестве исходных данных служила матрица расстояний между пробами, сформированная на основе косинуса угла между векторами видов (Шурганова, Черепенников, 2011), в качестве метода расчёта расстояний между группами проб (кластеров) был использован метод средней связи. Для количественного обоснования оптимального числа кластеров использовали анализ ширины силуэтов и бинарные матрицы принадлежности к кластерам (Yakimov et al., 2016). Для определения значимых различий в структурных показателях в разных сообществах зоопланктона, а также в разных типах устьевых областей применялся дисперсионный анализ (Legendre, Legendre, 2012). Анализ избыточности использовался для проверки корреляционных связей между факторами и видовой структурой сообществ зоопланктона. Значимость моделей RDA проверялась с помощью перестановочного теста. Все анализы проводились с использованием программного обеспечения с открытым исходным кодом R (пакеты "ggplot2", "cluster", "vegan", "FD") (R Core..., 2020).

ГЛАВА 4. ВИДОВОЕ БОГАТСТВО

4.1. Видовое богатство и экологическая характеристика зоопланктона. За пять лет исследований нами было обнаружено 234 таксона, из которых 207 относились к рангу вида, остальные таксоны являлись морфами, подвидами или вариациями видов. Идентифицированные таксоны относились к 10 отрядам, 34 семействам и 84 родам. Среди коловраток (Rotifera) было обнаружено 129 (55%) таксонов, ветвистоусых ракообразных (Cladocera) – 74 (32%) таксона, веслоногих ракообразных (Copepoda) – 31 (13%) таксон. Количество идентифицированных видов в различных водных объектах достаточно сильно различалось. Минимальное видовое богатство отмечено в устьевых областях малых рек Юг,

Трестьянка, средней р. Казанка и крупной р. Кама. Максимальное видовое богатство было зарегистрировано на акватории Чебоксарского водохранилища. Среди коловраток преобладали планктонные виды (51%), наименее представленной группой были виды, которые обитают в придонном слое (2%). Наиболее широко распространёнными видами являлись: *Keratella quadrata* (Müller, 1786) и *Synchaeta pectinata* Ehrenberg, 1832. Эти планктонные виды встречались во всех исследованных водных объектах. Такие виды, как *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850, *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851) и *Polyarthra major* Burckhardt, 1900, встречались в 90% исследованных водных объектов. Большая часть видов кладоцер относилась к фитофильным, их доля в общем видовом богатстве кладоцер составляла 39%. Наименее богатой была группа видов, которые ведут фитофильно-планктонный образ жизни – 12%. Во всех исследованных водных объектах встречался только фитофильно-планктонный эвритопный рачок *Bosmina (B.) longirostris* (O.F. Müller, 1776). В более чем 90% исследованных водных объектов обнаружен фитофильно-планктонный рачок *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1776) и планктонный рачок *Daphnia (D.) galeata* Sars, 1863. Среди копепод наибольшим видовым богатством обладала группа планктонных организмов, её доля составляла 39%. Группа придонных организмов была наименее представленной – 3%. Среди веслоногих ракообразных только их науплиальные и копеподитные стадии были обнаружены во всех исследованных водных объектах. Встречаемость более 90% имели такие фитофильно-планктонные виды, как *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857) и *Thermocyclops oithonoides* (Sars G.O., 1863). Анализ распределения видов по их типам питания показал, что 69% коловраток были вертикаторами, 43% кладоцер являлись первичными фильтраторами и 52% питались при помощи захвата пищи. Соотношение мирных, хищных и всеядных видов было неравномерным. Установлено, что 90% коловраток и 92% кладоцер были мирными; 52% копепод были хищниками. В целом в фауне зоопланктона всех исследованных водных объектов 80% видов были мирными, а доля хищных и всеядных была одинаковой – по 10%.

4.2. Сходство видового состава устьевых областей. Для определения сходства видового состава между устьевыми областями была построена дендрограмма иерархической кластеризации (рисунок 1). Исследованные устьевые области сформировали три кластера. В первый кластер вошли устьевые области рек Мера, Ширмакша, Троца, Юг, Чёрная (Заволжье), Узола, Трестьянка, Пыра, Жужла, Чёрная (Сормово), Везлома, Ока и Кудьма. Эти реки являются притоками Горьковского водохранилища, а также верхней части Чебоксарского водохранилища, которая находится под сильным влиянием вышележащего водохранилища. Во второй кластер объединились устьевые области рек Керженец, Сундовик, Сура, Ветлуга, Большой Цивиль и Свияга. Эти реки являются притоками Чебоксарского водохранилища и речной части Куйбышевского водохранилища, которая находится под сильным влиянием вышележащего водохранилища. Третий кластер сформировали устьевые области рек Казанка и Кама, они являются притоками озёрной части Куйбышевского водохранилища. Гидрология и гидробиология устьевых областей сильно связаны с водоёмом-приёмником, в нашем случае – водохранилищем (Zhikharev et al., 2021, 2023). Водные массы водохранилища, по всей видимости, являются определяющим фактором в сходстве видового состава устьевых областей его притоков, при этом важно не административное районирование водохранилищ, а анализ распределения водных масс ниже гидроузлов.

4.3. Редкие и чужеродные виды зоопланктона. В зоопланктоне изученных водных объектов было идентифицировано 11 чужеродных и 2 редких вида зоопланктона. Такие виды, как *Ilyocryptus spinifer* Herrick, 1882 и *Leptodiptomus cf. angustilobus* (Sars G.O., 1898), были впервые описаны нами для Европейской фауны. *Pleuroxus denticulatus* Birge, 1879, *Thermocyclops vermifer* Lindberg, 1935, *Thermocyclops taihokuensis* Harada, 1931, *Eurytemora gracilicauda occidentalis* Fefilova, 2008 были впервые описаны нами для бассейна Средней Волги. Каспийский вид *Eurytemora caspica* Sukhikh & Alekseev, 2013 был впервые обнаружен нами в бассейне Чебоксарского водохранилища.

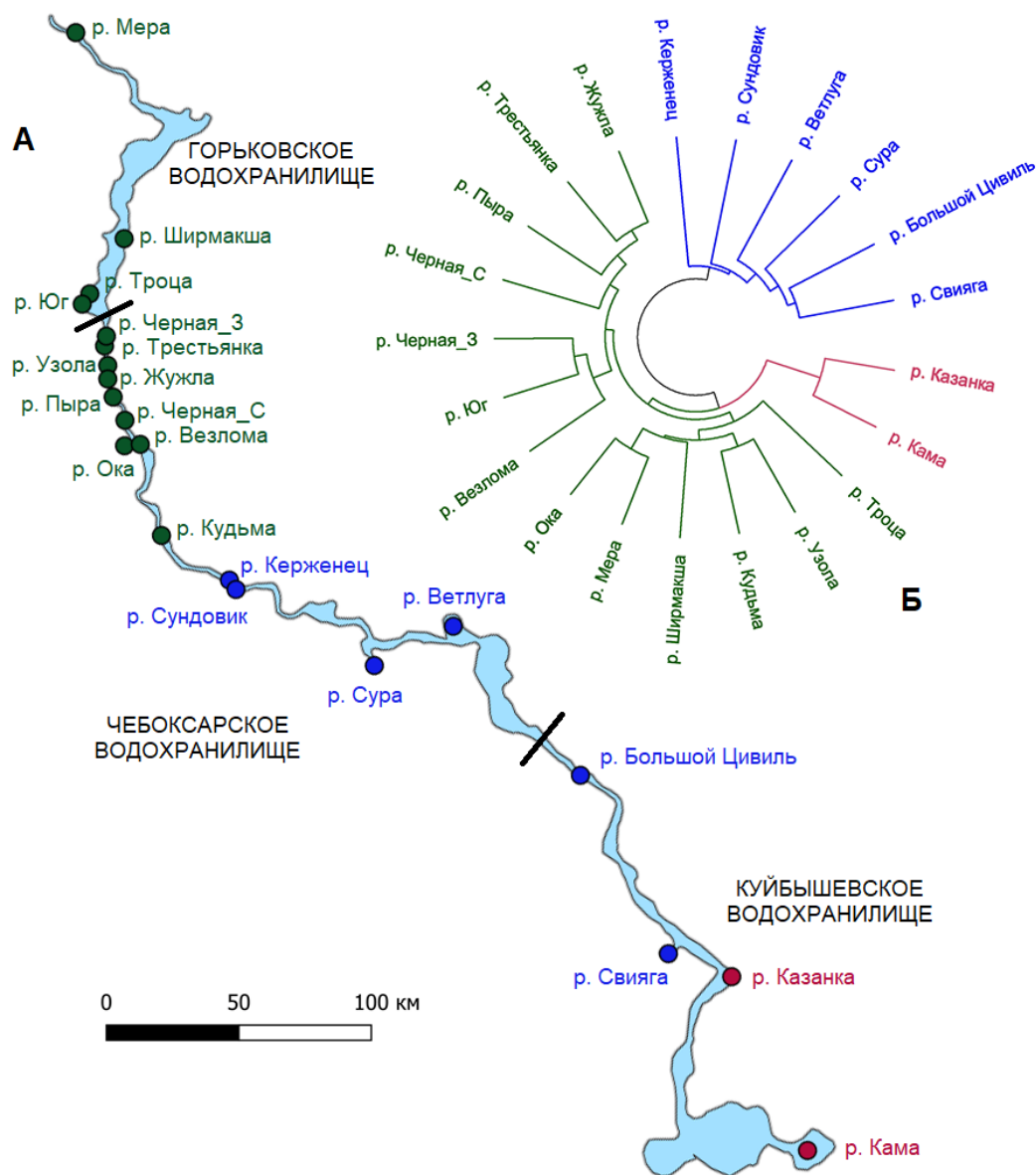


Рисунок 1. Карта-схема Средней Волги (А) и круговая дендрограмма (Б) иерархической кластеризации видового состава зоопланктона исследованных устьевых областей.

Среди всех чужеродных видов наибольшее распространение имел понто-каспийский веслоногий рачок *Eurytemora velox* (Lilljeborg, 1853), он был обнаружен в 63% всех исследованных водных объектов. Также высокой встречаемостью отличались североамериканские виды: веслоногий рачок *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1893) (58%) и коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (54%). В целом доля чужеродной фауны в общем видовом богатстве исследованных водных объектов варьировала от 0,4% (р. Узола) до 15,2% (р. Кама). Наибольшее количество чужеродных видов зарегистрировано на акватории Куйбышевского водохранилища.

ГЛАВА 5. СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ ЗООПЛАНКТОНА УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЕЙ

Для анализа структурных показателей сообществ зоопланктона в 2021 г. были проведены исследования в восьми притоках водохранилищ Средней Волги. Исследованные устьевые области принадлежат к разным морфометрическим типам: простому, эстуарному и эстуарно-дельтовому. Реки Мера, Ширмакша и Троца являются притоками Горьковского водохранилища; Узола, Сура и Ветлуга – притоками Чебоксарского водохранилища; реки Большой Цивиль и Свияга являются притоками Куйбышевского водохранилища.

5.1. Видовая структура сообществ зоопланктона. Распределение зоопланктона вдоль продольного профиля устьевых областей притоков не являлось равномерным. Некоторые участки имели сходную видовую структуру и сильно отличались от соседних. По данным иерархической кластеризации, исходя из обилия зоопланктона, мы определили оптимальное количество кластеров с различной видовой структурой. В каждом из трёх типов устьевых областей мы выделили по 4 кластера, которые далее рассматривали как различные сообщества зоопланктона (рисунок 2).

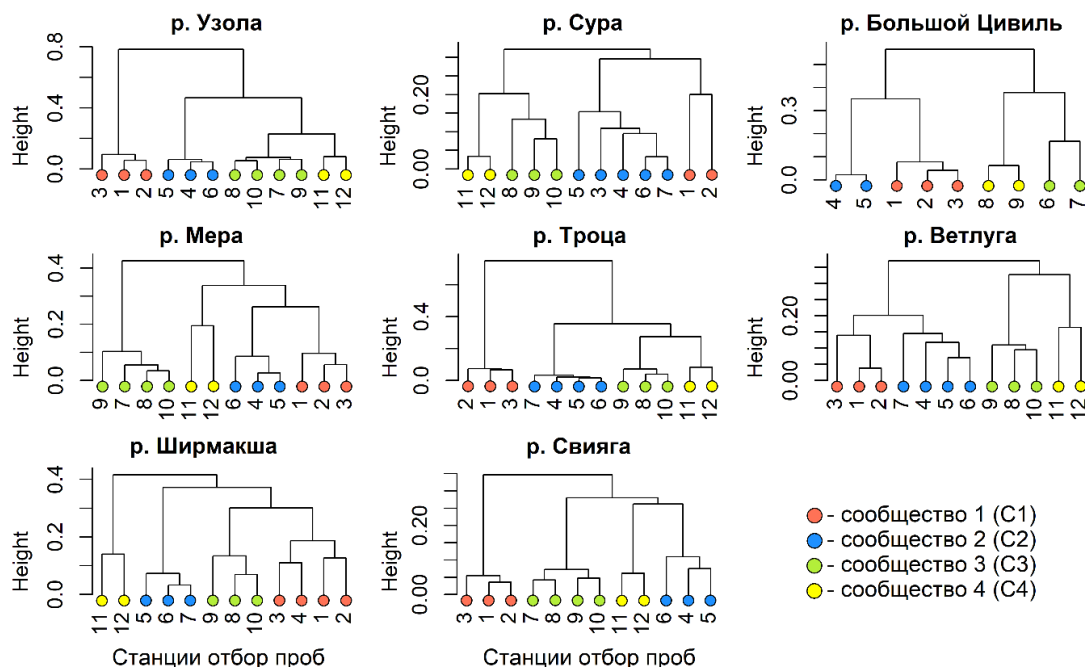


Рисунок 2. Дендрограммы иерархической кластеризации проб зоопланктона для исследованных устьевых областей.

Мы объединили данные по обнаруженным сообществам и построили для каждого сообщества (C1, C2, C3, C4) диаграммы размаха разнообразия, выравненности, функционального и видового богатства, а также численности и биомассы зоопланктона (рисунок 3). Было установлено, что, за исключением индекса выравненности, все структурные показатели выявленных сообществ зоопланктона были статистически значимо выше в сообществе 2 (ANOVA, $p\text{-value} \leq 0,05$).

Согласно рисунку 3, сообщество 2 значительно выделяется по ряду структурных показателей. Значения структурных показателей зоопланктонных сообществ (разнообразие, таксономическое и функциональное богатство, численность и биомасса) позволяют охарактеризовать сообщество 2 (C2) как экотонное. Его локализация несколько отличается в различных типах устьевых областей (рисунок 4).

Планктонные сообщества в устьевых областях притоков равнинных водохранилищ характеризуются достаточно высокой изменчивостью структурных показателей. При гидроэкологическом районировании устьевых областей малых рек (эстуарного типа) А.В. Крылов с коллегами (Krylov et al., 2010; Bolotov et al., 2012; Болотов и др., 2014), основываясь на электропроводности воды, выделили в пределах этих участков реки специфические зоны, а именно: зону свободного течения реки, переходную зону притока, фронтальную зону, переходную зону приёмника и непосредственно зону приёмника. Дальнейшие исследования, проведенные авторами, продемонстрировали самые высокие значения структурных показателей водных сообществ во фронтальной зоне. На основании гидроэкологического районирования А.В. Крылова и С.Э. Болотова (Гидроэкология..., 2015) фронтальная зона устьевой области малого притока может быть определена как экотон.

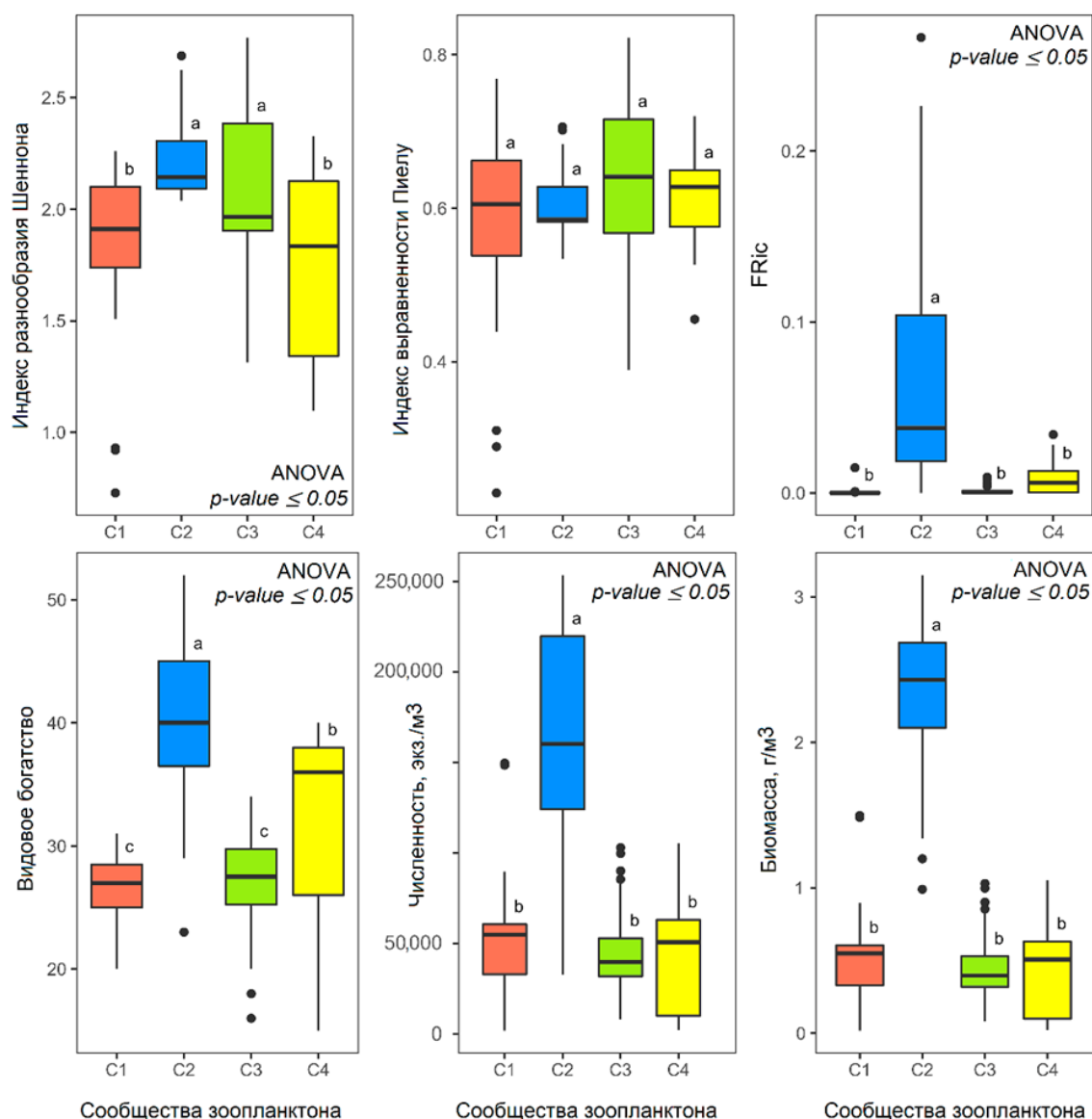


Рисунок 3. Диаграммы размаха структурных показателей сообществ зоопланктона в исследованных устьевых областях. C1, C2, C3 и C4 – сообщества 1, 2, 3 и 4. Для обозначения значимых различий добавлены компактные буквенные обозначения.

Таким образом, сообщество 2 (C2) рассматривается нами как экотонное сообщество, которое соответствует фронтальной зоне в исследованиях А.В. Крылова и коллег (Гидроэкология..., 2015). Сообщество 1 (C1) соответствует зоне свободного течения реки, сообщество 3 (C3) – переходная зона приёмника, сообщество 4 (C4) – приёмник/водохранилище. Нами впервые выявлено наличие экотона в простых и эстуарно-дельтовых устьевых областях.

Далее станции из всех рек в соответствии с выделенными сообществами зоопланктона были объединены. Анализ доминирующих видов в выделенных зоопланктоценозах показал, что во всех сообществах в доминантный комплекс входили науплиальные стадии копепоид, их доля от общей численности зоопланктона варьировала от 17,4% (сообщество зоны свободного течения реки) до 20,6% (сообщество переходной зоны приёмника). В сообществе свободного течения реки в доминантном комплексе присутствовала коловратка *Brachionus angularis* Gosse, 1851. Наиболее простым доминантный комплекс был в сообществе переходной зоны приёмника, который состоял только из науплиальных и копепоидитных стадий веслоногих ракообразных. В сообществе приёмника в доминантный комплекс добавился крупный лимнический фильтратор *D. galeata*. Наиболее сложным с точки зрения состава доминантного

комплекса было экотонное сообщество. В нём отмечено полидоминирование с доминантами из всех трёх таксономических групп зоопланктона. Кроме того, в экотонном сообществе наблюдалась наибольшая роль доминантного комплекса – 52,5% от общей численности зоопланктона приходилось на 4 доминирующих таксона.

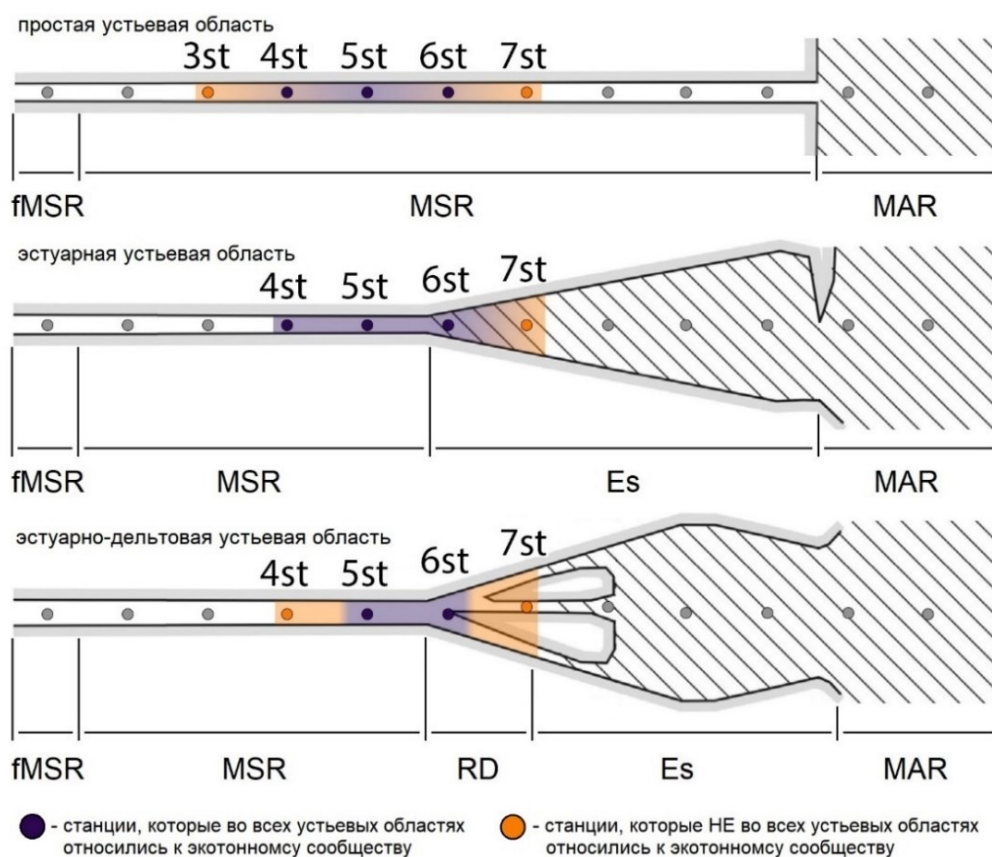


Рисунок 4. Расположение экотона (сообщество 2) в различных типах устьевых областей исследованных притоков. Зонирование устьевых областей: fMSR – фронт устьевой области реки; MSR – устьевой участок реки; RD – дельта реки; Es – эстуарий; MAR – устьевая область водохранилища. Зона смешения водных масс реки и водохранилища выделена штриховой линией. Схема частично по данным В.Н. Михайлова и С.Л. Горина (2012).

Мы категоризировали структурные показатели экотонного сообщества по типам устьевых областей (рисунок 5). Установлено, что все структурные показатели (разнообразие, выравненность, функциональное и видовое богатство, а также численность и биомасса зоопланктона) статистически значимо (ANOVA, $p\text{-value} \leq 0,05$) уменьшаются по мере упрощения морфометрии устьевой области. Минимальные значения структурных показателей наблюдаются в простых устьевых областях, а максимальные – в эстуарно-дельтовых устьевых областях. Увеличение разнообразия, таксономического богатства и количественного развития зоопланктона в зоне экотона отмечалось различными авторами (Holland et al., 1991; Janauer, 1997; Kent et al., 1997; Kark, 2013) и использовалось ими в качестве критерия для его определения. В нашем исследовании было впервые выявлено, что в экотонной зоне показатели функционального богатства зоопланктона также увеличились аналогично вышеуказанным параметрам. Функциональное богатство измеряет объём, занимаемый группой видов в функциональном пространстве (Mason et al., 2005; Mouillot, Villéger, 2011). В экотоне количество видов с различными функциональными признаками становится более значительным. Эта закономерность указывает на то, что отдельные виды в экотоне могут играть уникальные экологические роли и поэтому имеют низкую экологическую избыточность. В.Н. Михайлов и С.Л. Горин (2012) в своём исследовании

описал простую устьевую область как наиболее примитивную, как по морфологической структуре, так и по изменению биотопов, в то время как эстуарно-дельтовая устьевая область является наиболее сложной. Эстуарная устьевая область может рассматриваться как промежуточный пример по сложности. Типизация устьевых областей хорошо разработана и освещена в работах российских учёных (Гидроэкология..., 2015; Shkolny, Aibulatov, 2016), в то время как информация по этому вопросу в международных публикациях крайне скудна (Kennish, 1986; Bianchi, Allison, 2009).

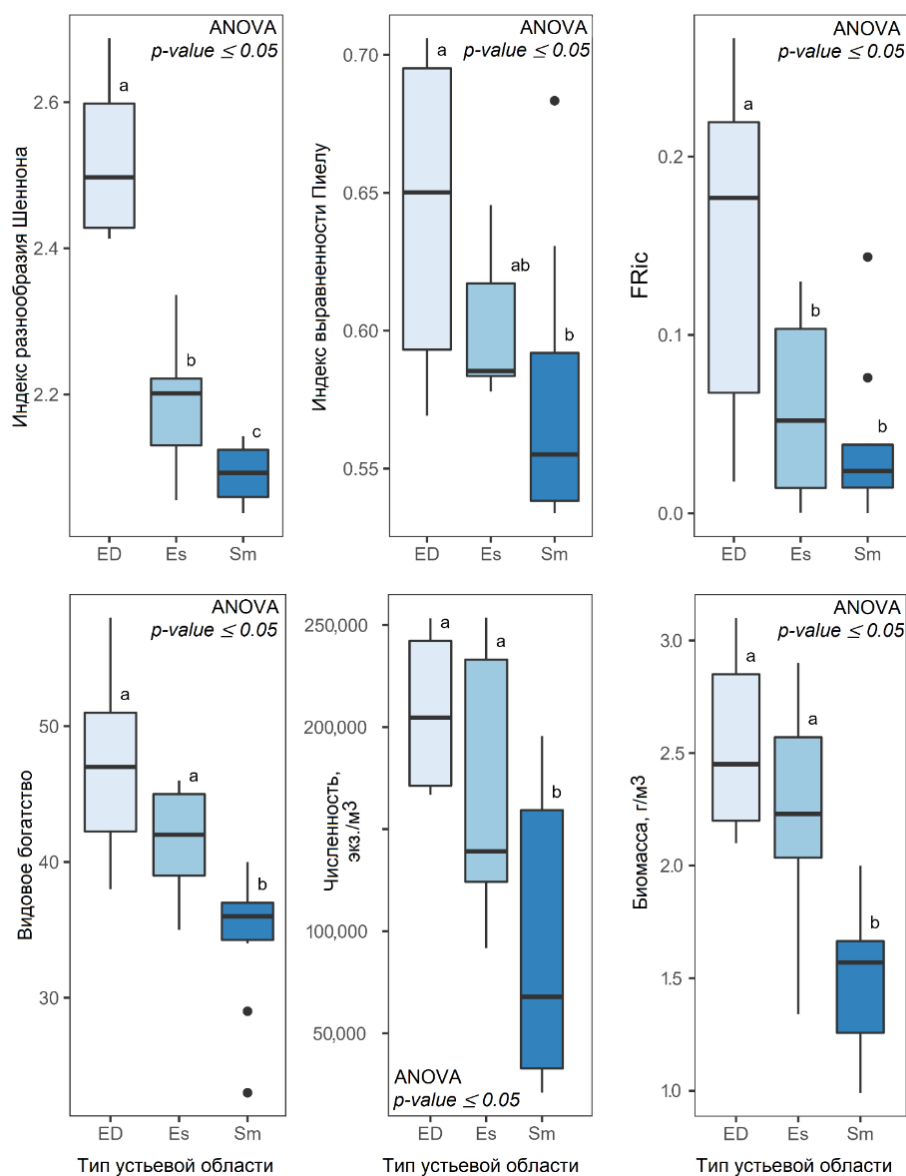


Рисунок 5. Диаграммы размаха структурных показателей для зоопланктонного экотонного сообщества в эстуарно-дельтовых устьевых областях (ED), эстуарных устьевых областях (Es) и простых устьевых областях (Sm). Для обозначения существенных различий добавлены компактные буквенные обозначения.

Наши результаты показывают, что по мере упрощения морфологической структуры устьевой зоны значения показателей видовой структуры зоопланктона, включая функциональное богатство, снижаются, что может свидетельствовать о том, что часть ресурсов (альфа-ниш), потенциально доступных сообществу, не используется. Аналогичные закономерности были отмечены O.L. Petchey (2003). В этом случае более низкое функциональное богатство в экотонах простых устьевых областей подразумевает, что при отсутствии благоприятных комбинаций экологических факторов виды, которые могли бы

воспользоваться преимуществами этих условий, могут отсутствовать, что приводит к упрощению зоопланктонных сообществ в таких типах устьевых областей (Tilman, 1996). Вследствие высокой динамичности экосистем устьевых участков происходит интенсивный дрейф фауны не только в продольном профиле русла реки, но и в горизонтальном – от рипали к медиали и обратно (Ward, Wiens, 2001; Huang et al., 2016). В связи с этим экотон в эстуарно-дельтовых устьевых областях является высокопродуктивной системой с наибольшим богатством, разнообразием и количественным развитием зоопланктона, что частично подтверждается исследованиями А.В. Крылова и коллег (Krylov et al., 2010; Bolotov et al., 2012; Болотов и др., 2014; Гидроэкология..., 2015).

5.2. Влияние факторов среды на видовую структуру зоопланктона экотонного сообщества. На акваториях, которые занимают экотонные сообщества, наблюдается сильная изменчивость экологических факторов. Максимальные значения хлорофилла-а и температуры воды зарегистрированы в эстуарных устьевых областях. Максимальные значения рН и прозрачности воды наблюдались в простых устьевых областях. В эстуарно-дельтовых устьевых областях зарегистрированы самые высокие значения электропроводности, содержания общего фосфора и индекса трофического состояния.

Мы использовали анализ избыточности (RDA) для независимой проверки каждого фактора, чтобы выявить его связь с видовой структурой экотонного сообщества в исследованных устьевых областях (таблица 1). Ряд протестированных факторов значимо объяснял изменения в структуре планктонных сообществ ($p\text{-value} < 0,05$). Электропроводность была основным фактором, объясняющим 21,07% общей дисперсии в видовой структуре экотонного сообщества. Кроме электропроводности важными факторами были растворенный кислород (10,33%) и прозрачность воды (9,77%). Другие факторы влияли на структуру сообществ значительно меньше.

Таблица 1. Результаты перестановочных тестов моделей RDA, построенных для каждой переменной из исследованных устьевых областей.

Показатель	Adjusted R ²	pseudo-F	P
Прозрачность (SD)	9,77%	7,80	0,001 *
Растворённый кислород (DO)	10,33%	7,99	0,003 *
Индекс трофического состояния (TSI)	5,08%	1,36	0,024 *
Удельная электропроводность (EC)	21,07%	8,91	0,001 *
Температура воды (WT)	4,10%	5,24	0,048 *
Водородный показатель (pH)	6,93%	7,60	0,008 *

Примечание: Adjusted R² – скорректированная доля изменчивости, которая объясняет каждый фактор; pseudo-F – тестовая статистика перестановочного теста; P – вероятность случайного влияния фактора; * – значимые факторы; $p\text{-value} < 0,05$. В таблице перечислены только те факторы, которые оказывают статистически значимое влияние.

Полная модель, включающая все факторы, значимо объяснила 55,09% общей дисперсии (рисунок 6). Пробы каждого типа устьевых областей, расположенные вдоль горизонтальной оси, которая объясняла 21,40% дисперсии ($p\text{-value} < 0,05$), коррелировали с факторами прозрачности воды и электропроводности. Простые устьевые области имели более высокие значения прозрачности, а эстуарные устьевые и эстуарно-дельтовые устьевые области характеризовались более высокими значениями электропроводности.

Вертикальная ось (15,3%, $p\text{-value} < 0,05$) коррелировала с факторами рН, растворённого кислорода, индекса трофического состояния и температуры воды, а расположение проб вдоль оси связано с различиями в структуре сообществ разных устьевых областей. Мы также добавили векторы доминирующих видов на график RDA (рисунок 6). Из него видно, что планктонные сообщества как эстуарных, так и эстуарно-дельтовых устьевых областей имели практически одинаковую видовую структуру с доминированием ракообразных – *Daphnia*

cucullata G.O. Sars, 1862, *Diaphanosoma orghidani* Negrea, 1982, науплиусов и копепоидитных стадий. А основные доминанты простых устьевых областей экотонного сообщества были гораздо разнообразнее, поэтому видовая структура значительно различалась в разных устьевых областях и включала различные виды ракообразных (*Moina micrura* Kurz, 1875, *C. sphaericus*, *Diaphanosoma brachyurum* (Liévin, 1848) и *B. longirostris*), а также коловраток (*Conochilus unicornis* Rousselet, 1892, *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1832, *Asplanchna sieboldii* (Leydig, 1854) и *Filinia longiseta* (Ehrenberg, 1834)).

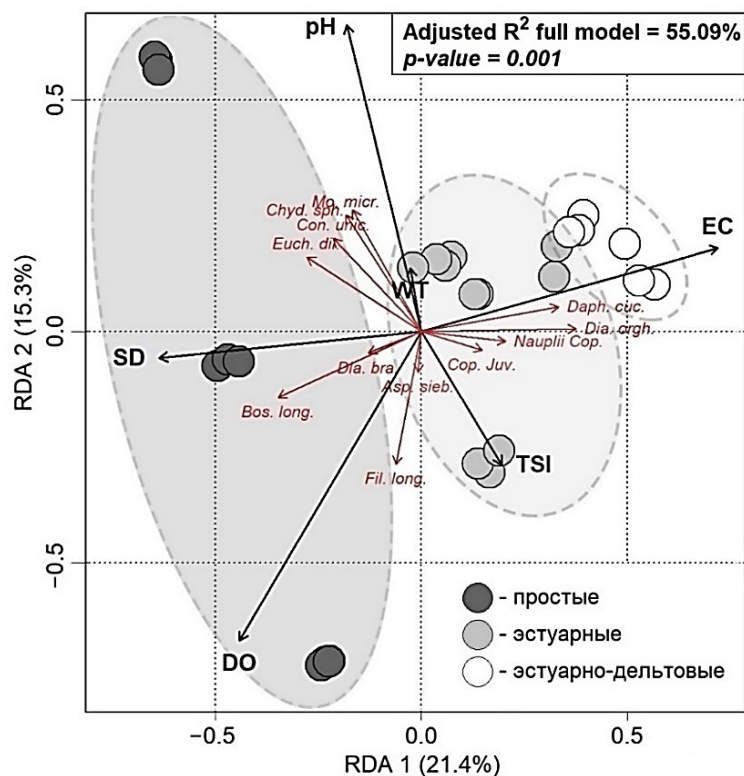


Рисунок 6. Ординационная диаграмма анализа избыточности (RDA) для экотонного сообщества. Расшифровка факторов приведена в таблице 1. Доминирующие виды: *Bos. long.* – *Bosmina longirostris*; *Dia. bra.* – *Diaphanosoma brachyurum*; Nauplii Cop. – Nauplii Copepoda; *Daph. cuc.* – *Daphnia cucullata*; *Dia. orgh.* – *Diaphanosoma orghidani*; Cop. Juv. – Copepodit Juv.; *Asp. sieb.* – *Asplanchna sieboldii*; *Con. unic.* – *Conochilus unicornis*; *Euch. dil.* – *Euchlanis dilatata*; *Chyd. sph.* – *Chydorus sphaericus*; *Mo. micr.* – *Moina micrura*; *Fil. long.* – *Filinia longiseta*.

Электропроводность воды показала значительную степень корреляции с видовой структурой экотонного сообщества эстуарных и эстуарно-дельтовых устьевых областей. Это связано, прежде всего, с высокими значениями электропроводности и, соответственно, минерализации исследуемых рек. Подобная картина часто наблюдается в местообитаниях с сильными градиентами этого экологического параметра (Toruan et al., 2021; Florescu et al., 2022). Также важным фактором была степень эвтрофикации. Во многих исследованиях отмечается важная роль эвтрофикации в формировании специфической структуры планктонных сообществ (Mamun et al., 2020; Xia et al., 2022). В результате проведённых исследований становится ясно, что экотонные сообщества не являются исключением, и их видовая структура, особенно в высокоэвтрофных водоёмах, тесно связана со степенью эвтрофикации. Наши исследования также показали, что прозрачность воды и содержание растворённого кислорода хорошо коррелируют с видовой структурой экотонных сообществ.

Анализ доминирующих видов в экотонных сообществах изученных устьевых областей показал, что в эстуарно-дельтовых и эстуарных устьевых областях доминирующий комплекс представлен только ракообразными. Экотон в устьевых областях такого типа чаще всего расположен ближе к акватории водоёма, а значит, имеет более интенсивный обмен с фауной водохранилища, где традиционно доминируют лимнические ракообразные (Kruzhylina et al., 2021; Xiong et al., 2022). В наших исследованиях в экотонном сообществе простых устьевых областей доминирующий комплекс был представлен как коловратками, так и ракообразными. Доминирующий комплекс экотонных сообществ в простых устьевых областях в значительной степени сформирован фауной свободного течения реки.

ГЛАВА 6. ВИДОВАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ЗООПЛАНКТОНА В УСЛОВИЯХ ТРОФИЧЕСКОГО ГРАДИЕНТА

Для анализа отклика зоопланктона на градиент трофического состояния был проанализирован трехлетний материал (2019–2021 гг.), собранный в устьевых областях крупных притоков (рр. Сура и Ветлуга) равнинного Чебоксарского водохранилища.

Всего в период исследования было идентифицировано 126 видов зоопланктона, которые относятся к трём таксономическим группам: Rotifera – 64 вида (50%); Cladocera – 41 вид (33%); Copepoda – 21 вид (17%). Видовое богатство коловраток в устьевой области р. Сура и р. Ветлуга было практически одинаковым (60 и 59 видов соответственно). В устьевой области р. Суры видовое богатство копепоид было почти в 1,5 раза больше, чем в устьевой области р. Ветлуга. Однако количество видов кладоцер нивелировало эту разницу.

6.1. Характеристика параметров окружающей среды. Анализ показателей окружающей среды позволил установить заметные различия между реками, а также некоторые межгодовые закономерности. Значения удельной электропроводности в устьевой области р. Сура были значительно выше, чем в устьевой области р. Ветлуга. Температура воды в 2019 и 2020 гг. незначительно различалась в обеих устьевых областях. Заметное повышение температуры воды отмечено в 2021 г., тогда максимум составил 27,4°C в устьевой области р. Ветлуга и 24,9°C в устьевой области р. Сура. Содержание хлорофилла-а и общего фосфора были выше в устьевой области р. Сура. Максимальное значение содержания хлорофилла-а – 37,4 мкг/л, общего фосфора – 0,45 мг/л было зафиксировано в 2019 г. Нами выявлена тенденция увеличения электропроводности в обеих устьевых областях за исследованный период. Такая же закономерность была отмечена для содержания хлорофилла-а в устьевой области р. Ветлуга. Значения индекса трофического состояния были самыми высокими в устьевой области р. Сура. На 57% станций отбора проб трофический статус был оценён как слабозвтрофный, еще 13% станций имели мезотрофный статус, 27% станций – среднезвтрофный, 3% станций – сильнозвтрофный. В целом, трофический статус устьевой области р. Сура оценивается как среднезвтрофный. Станций с олиготрофными условиями обнаружено не было. В устьевой области р. Ветлуга большинство станций (70%) были оценены как слабозвтрофные, 23% станций как мезотрофные и 7% как олиготрофные. Станций со среднезвтрофными и сильнозвтрофными значениями обнаружено не было. В целом, трофический статус устьевой области р. Ветлуга оценивается как слабозвтрофный.

6.2. Структурная организация зоопланктона в трофическом градиенте. В олиготрофных условиях преобладали коловратки: *S. pectinata*, *A. priodonta* и *K. cochlearis*. В мезотрофных лидирующие позиции занимали науплиусы и копепоиды. *B. angularis* появился в составе доминирующего комплекса, а коловратка *A. priodonta* сохранила в нём своё присутствие. По мере усиления эвтрофикации доля *A. priodonta* заметно уменьшалась, в то время как доля *B. angularis* увеличивалась. В среднезвтрофных и сильнозвтрофных условиях заметными компонентами доминирующего комплекса были кладоцеры *D. cucullata* и *D. orghidani*. Индексы разнообразия и выравненности, средняя индивидуальная масса зоопланктёра, численность хищников и мирных организмов положительно коррелировали с индексом трофического состояния (рисунки 7).

Подобное увеличение разнообразия и выравненности в сообществе зоопланктона было отмечено в польских водоёмах (Krztóń et al., 2019). При этом важно отметить, что устьевая область реки представляет собой динамическую систему. Она сочетает в себе черты водотока и водоёма, но часто с преобладанием реофильных черт. Наши результаты также согласуются с данными, полученными при исследовании р. Паранапанема (Юго-Восточная Бразилия) (Romari et al., 2018). Увеличение разнообразия в трофическом градиенте устьевых областей рек Сура и Ветлуга, очевидно, связано с трансформацией пищевых сетей. Происходит смена реофильного ценоза с высоким обилием и большим количеством видов на лимнофильный, характеризующийся увеличением числа видов и проявлением ведущей роли отдельных

фильтраторов, которые способны питаться объектами, вызывающими «цветение» в условиях высокой эвтрофикации. Максимальные значения разнообразия и количественного развития зоопланктона зафиксированы при слабо- и сильноевтрофных условиях.

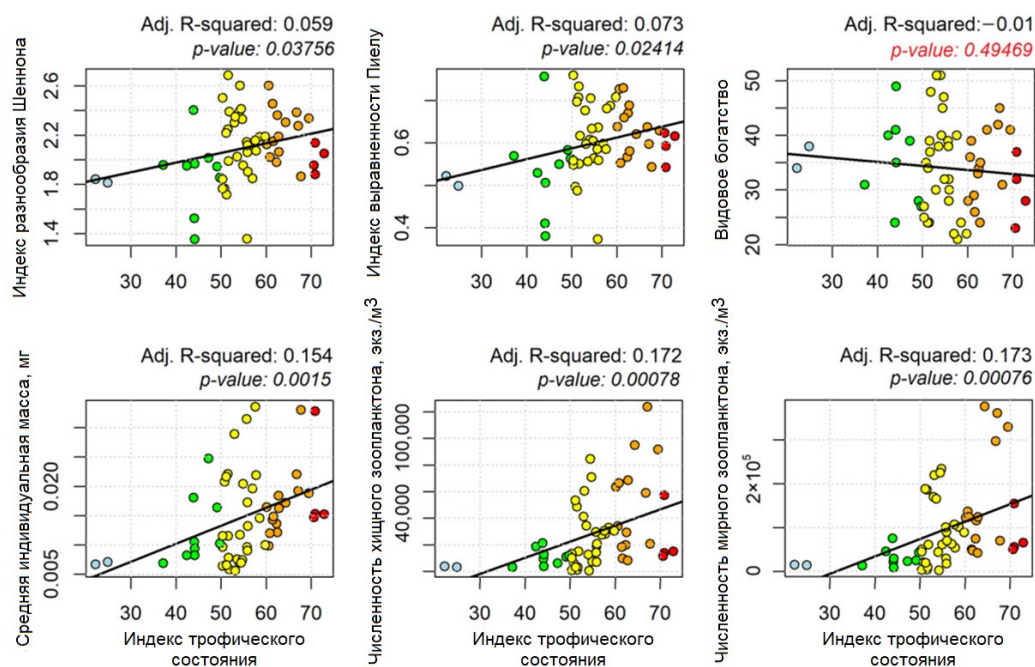


Рисунок 7. Диаграммы рассеяния индекса разнообразия и выравненности, видового богатства, средней индивидуальной массы зоопланктона, а также численности хищных и мирных организмов зоопланктона. TSI: синий – олиготрофный, зелёный – мезотрофный, жёлтый – слабоевтрофный, оранжевый – среднеэвтрофный, красный – сильноевтрофный.

Установлено, что на фоне увеличения трофности возрастало обилие фильтраторов и хищных видов зоопланктона (рисунок 7). Численность фильтраторов, в основном, увеличилась за счёт развития рачков *D. cucullata* и *D. orghidani* при увеличении доминирования цианобактерий. Количество хищников увеличилось на фоне возрастания количества и улучшения качества пищи для них. Основу хищного планктона устьевых областей и водохранилищ составляют крупные рачки родов *Bythotrephes*, *Leptodora* и *Cyclops*. В результате, по мере усиления эвтрофикации и трансформации планктонного сообщества, средняя индивидуальная масса зоопланктонных организмов увеличивалась.

6.3. Влияние факторов среды на видовую структуру зоопланктона в устьевых областях крупных рек. Для проверки взаимосвязи видовой структуры зоопланктона и индекса трофического состояния был использован анализ избыточности (RDA) (таблица 2). Материалом послужили пробы зоопланктона, собранные в период 2019–2021 гг. в устьевых областях крупных рек Сура и Ветлуга. Кроме стандартных показателей окружающей среды в ординационный анализ были включены биотические переменные, а именно численность ряда таксономических групп фитопланктона. Построенная модель объясняла 33,8% ($p\text{-value} < 0,001$) общей дисперсии (рисунок 8). Первые две оси были статистически значимыми. Установлено, что наиболее значимыми факторами, обуславливающими видовую структуру сообществ зоопланктона, являлись удельная электропроводность воды ($\text{Adjusted } R^2 = 0,086$, $p\text{-value} = 0,001$) и степень эвтрофирования ($\text{Adjusted } R^2 = 0,078$, $p\text{-value} = 0,001$).

Поскольку пробы, соответствующие двум исследованным устьевым областям, располагались вдоль оси RDA1, то, по всей видимости, эта ось отражает различия в видовой структуре зоопланктонного сообщества между реками Ветлуга и Сура (рисунок 8А). Расположение образцов вдоль вертикальной оси RDA2 было связано с межгодовыми изменениями в видовой структуре зоопланктонных сообществ (рисунок 8А).

Таблица 2. Результаты перестановочных тестов моделей RDA, построенных для каждой переменной из устьевых областях рр. Сура и Ветлуга в 2019–2021 гг.

Показатель	Adjusted R ²	pseudo-F	P
Численность Bacillariophyta (Nbacil)	3,5%	3,02	0,001 *
Численность Chlorophyta (Nchlor)	3,4%	2,94	0,003 *
Численность Phytoflagellate (Nphytoflag)	2,8%	2,61	0,002 *
Хлорофилл-а (Chl_a)	2,7%	2,57	0,001 *
Удельная электропроводность (EC)	8,6%	6,25	0,001 *
Температура воды (WT)	4,2%	3,49	0,001 *
Растворённый в воде кислород (DO)	4,6%	3,69	0,002 *
Индекс трофического состояния (TSI)	7,8%	5,75	0,001 *

Примечание: Adjusted R² – скорректированная доля изменчивости, которая объясняет каждый фактор; pseudo-F – тестовая статистика перестановочного теста; P – вероятность случайного влияния фактора; * – значимые факторы; $p\text{-value} < 0,05$. В таблице перечислены только те факторы, которые оказывают статистически значимое влияние.

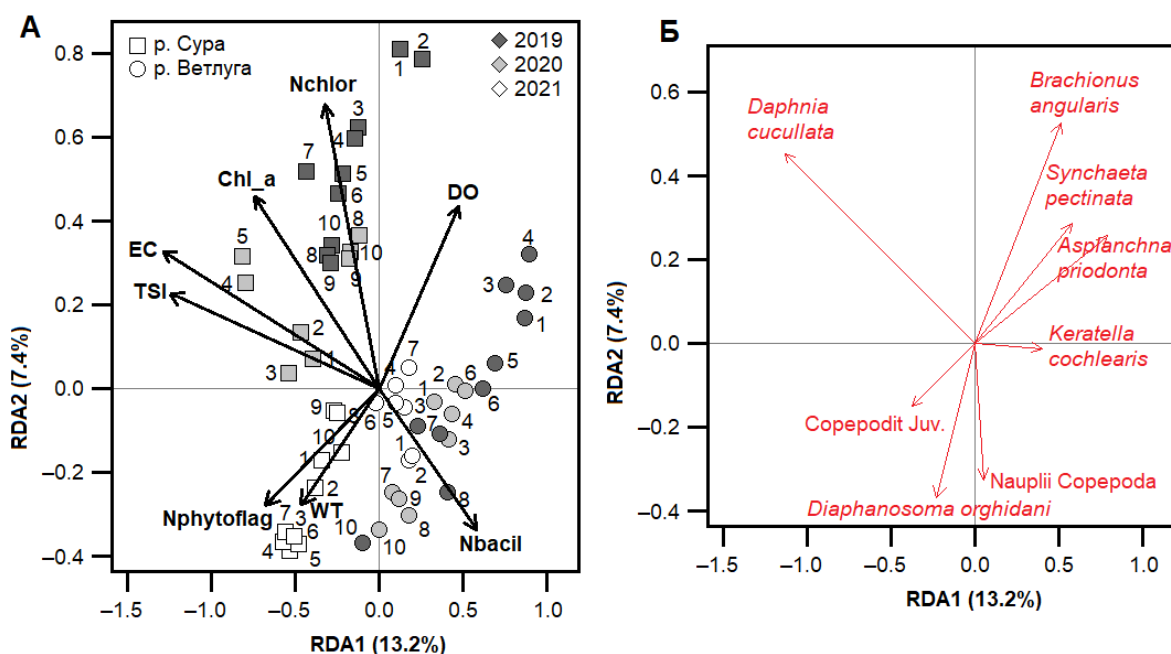


Рисунок 8. Ординационные диаграммы анализа избыточности (RDA) с отображением выборки и факторов (А), а также доминирующих видов зоопланктона (Б).

Ординационная диаграмма с отображением доминирующих видов зоопланктона (рисунок 8Б) показала, что обилие ракообразных, таких как *D. orghidani*, науплиусов и копеподитов и, особенно, *D. cucullata*, положительно коррелировало с более высокими значениями TSI. Напротив, коловратки *S. pectinata*, *A. priodonta* и *K. cochlearis*, по всей видимости, предпочитают более низкие значения TSI. Кроме того, на графиках наблюдаются некоторые взаимосвязи между двумя планктонными сообществами. Например, численность *D. cucullata* сильно коррелирует с численностью цианобактерий. Установлено, что более эвтрофные условия в устьевых областях исследованных рек создают фон для массового развития цианобактерий, кладоцер *D. cucullata* и *D. orghidani*, а также науплиусов и копеподитных стадий веслоногих ракообразных. *D. cucullata* и *D. orghidani* – типичные планктонные фильтраторы, питающиеся путём процеживания пищевых частиц (Мошков, 2003). Эти виды также питаются представителями рода *Anabaena*, измельчая их нити. Таким образом, в более эвтрофных условиях реакция фитопланктонного сообщества выражается в увеличении численности цианобактерий, что, в свою очередь, очевидно, вызывает перестройку в сообществе зоопланктона и появление видов, способных использовать

цианобактерии в качестве пищи. В олиготрофных и мезотрофных условиях развиваются диатомовые водоросли, которые являются объектом питания для коловраток. Подобная классическая картина пищевых отношений прослеживается и в наших исследованиях.

Было обнаружено, что по нашим данным значения TSI имели некоторую дисперсию в межгодовом аспекте. Если в устьевой области р. Сура значительных изменений TSI во времени не было зарегистрировано, то в устьевой области р. Ветлуга TSI имел значительно более высокие значения (ANOVA, $p\text{-value} < 0,001$) в 2020 и 2021 гг. по сравнению с 2019 г. Это можно объяснить изменением температуры воды и массовым развитием цианобактерий в 2021 г. В целом трофические условия устьевых областей рек Ветлуга и Сура сильно различались. Установлено, что в устьевой области р. Сура значения TSI были статистически значимо (ANOVA, $p\text{-value} < 0,001$) выше, чем в устьевой области р. Ветлуга.

Что касается перехода от речных условий к зоне подпора в устьевых областях рек Сура и Ветлуга, то здесь отмечена перестройка реофильного зоопланктонного сообщества в лимнофильное, что на фоне изменения трофического статуса сопровождалось характерными изменениями в составе доминирующих видов. Ранее мы уже демонстрировали подобные изменения доминантных комплексов в зоопланктонных сообществах более крупного масштаба в Чебоксарском водохранилище (Shurganova et al., 2018, 2019).

ГЛАВА 7. ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ И ИХ РАСПРОСТРАНЕНИЕ В УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЯХ ПРИТОКОВ ВОДОХРАНИЛИЩ СРЕДНЕЙ ВОЛГИ

Материалом для данной главы послужили пробы, собранные в 2021 г. в восьми устьевых областях притоков водохранилищ Средней Волги: Горьковского, Чебоксарского и Куйбышевского. Анализ распространения чужеродных видов зоопланктона показал, что наибольшее их число было обнаружено в экотонном сообществе, наименьшее – в сообществе переходной зоны приёмника. В сообществе свободного течения реки, экотонном сообществе и сообществе переходной зоны приёмника среди всех чужеродных видов максимальной численностью обладал тропический веслоногий рачок *T. taihokuensis*. Кроме того, высокая численность зафиксирована у трансконтинентального веслоного рачка *A. americanus*. Представители понто-каспийской фауны не были обнаружены в сообществе свободного течения реки, максимальную численность среди них имел крупный веслоногий рачок *Heterosira caspia* Sars G.O., 1897. Основные находки представителей этой группы чужеродных видов приурочены к экотонному сообществу и сообществу приёмника/водохранилища.

Как уже отмечалось выше, экотон является высокопродуктивной зоной, где увеличивается количественное и качественное развитие зоопланктона. Анализ диаграмм размаха доли чужеродных видов зоопланктона показал статистически значимое (ANOVA, $p\text{-value} \leq 0,05$) увеличение их доли в экотонном сообществе (рисунок 9А). Максимальная (ANOVA, $p\text{-value} \leq 0,05$) доля чужеродных видов была зарегистрирована в наиболее морфологически сложных устьевых областях (эстуарно-дельтовых) и снижалась по мере упрощения морфологического строения устьевой области (рисунок 9Б). В целом количественное развитие чужеродных видов было относительно невысоким. Наиболее высокая численность зарегистрирована среди тропических видов (ANOVA, $p\text{-value} \leq 0,05$), наиболее низкая – среди понто-каспийских видов (ANOVA, $p\text{-value} \leq 0,05$) (рисунок 9В).

Наши исследования ограничивались речной частью Куйбышевского водохранилища и устьем р. Кама. Выше Чебоксарского гидроузла ранее такие виды как *Eurytemora caspica* Sukhikh & Alekseev, 2013 и *H. caspia* не были обнаружены ни нами, ни другими исследователями. Первые находки этих видов на акватории Чебоксарского водохранилища, по всей видимости, являются следствием продолжения их расселения вверх по волжским водохранилищам. Однако, численность *E. caspica* и *H. caspia* в бассейне Чебоксарского водохранилища была крайне низкой.

Только два чужеродных вида доминировали (до 15% от общей численности зоопланктона) на некоторых станциях отбора проб, а именно трансконтинентальный веслоногий рачок *A. americanus* (устьевая область р. Сура) и тропический веслоногий рачок *T. taihokuensis* (устьевая область р. Свияга). Наши исследования показывают, что численность (рисунок 10А,Б) и длина тела (рисунок 10В,Г) этих видов увеличивается по мере возрастания степени эвтрофирования. Наибольшая численность и длина тела *A. americanus* и *T. taihokuensis* зафиксирована на станциях с средне- и сильноэвтрофными условиями.

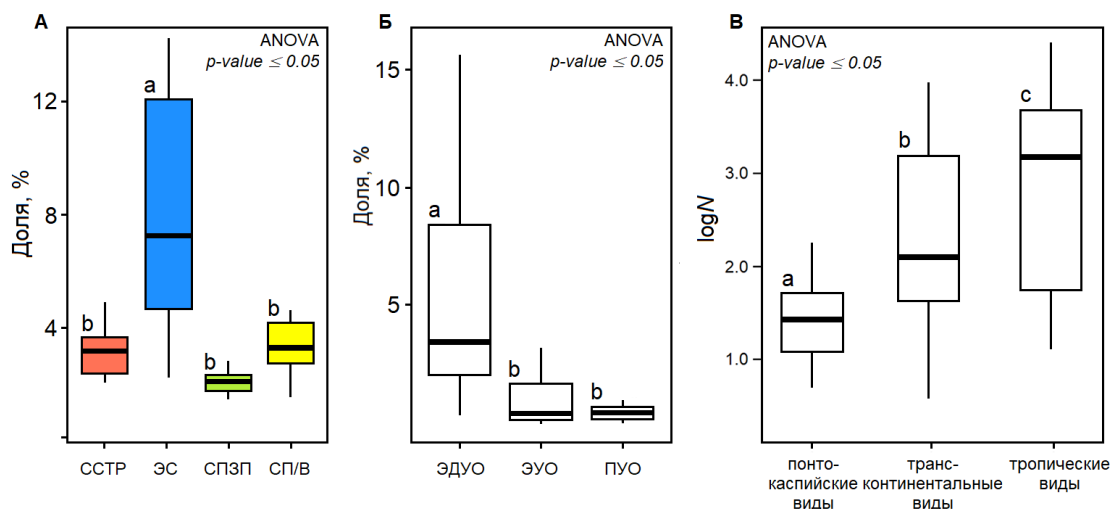


Рисунок 9. Диаграммы размаха доли чужеродных видов в различных сообществах зоопланктона (А), типах устьевых областей (Б) и численности групп чужеродных видов (В).

ССТР – сообщество свободного течения реки; ЭС – экотонное сообщество; СПЗП – сообщество переходной зоны приёмника; СП/В – сообщество приёмника/водохранилища. ПУО – простые устьевые области; ЭУО – эстуарные устьевые области; ЭДУО – эстуарно-дельтовые устьевые области. Для обозначения значимых различий добавлены компактные буквенные обозначения.

A. americanus и *T. taihokuensis* являются хищниками. Ранее нами (Zhikharev et al., 2023) было показано, что с увеличением эвтрофирования в устьевых областях возрастает численность мирных видов (Adjusted R^2 : 0,17, p -value: 0,00076) зоопланктона (потенциальная кормовая база чужеродных рачков), что может вести за собой увеличение численности и хищников (Adjusted R^2 : 0,17, p -value: 0,00078), в частности копепод. Отклик количественного развития некоторых чужеродных видов, по всей видимости, не уникален для этой группы, а является частью более масштабных закономерностей в трофических сетях зоопланктона.

Анализ диаграмм размаха длины тела *A. americanus* и *T. taihokuensis* показал, что в экотонном сообществе их длина тела больше, чем в других сообществах зоопланктона (рисунок 11А,В). При этом, максимальные значения длины тела североамериканского рачка *A. americanus* были зафиксированы в устьевых областях эстуарного типа (рисунок 11Б), а тропического рачка *T. taihokuensis* в устьевых областях эстуарно-дельтового типа (рисунок 11Г). Во многих сводках по экологии (Alekseev et al., 2020; Miracle et al., 2013) *A. americanus* акцентируется внимание, на том, что этот вид ведёт пелагический образ жизни. В устьевых областях эстуарного типа при доминировании лимнических фильтраторов, по всей видимости, складываются благоприятные условия не только для массового развития, но и для роста пелагических хищников, таких как *A. americanus*. Сведений о тропическом рачке *T. taihokuensis* и его экологии на территории Европейской России достаточно мало.

Важно отметить, что из литературных источников известно: *A. americanus* – предпочитает высокоэвтрофные водоёмы, вытесняет аборигенную фауну и начинает доминировать в сообществах зоопланктона (Alekseev et al., 2002, 2020; Sarma et al., 2019; Lazareva, 2022). Подобных сведений для *T. taihokuensis* ранее в литературе не встречалось.

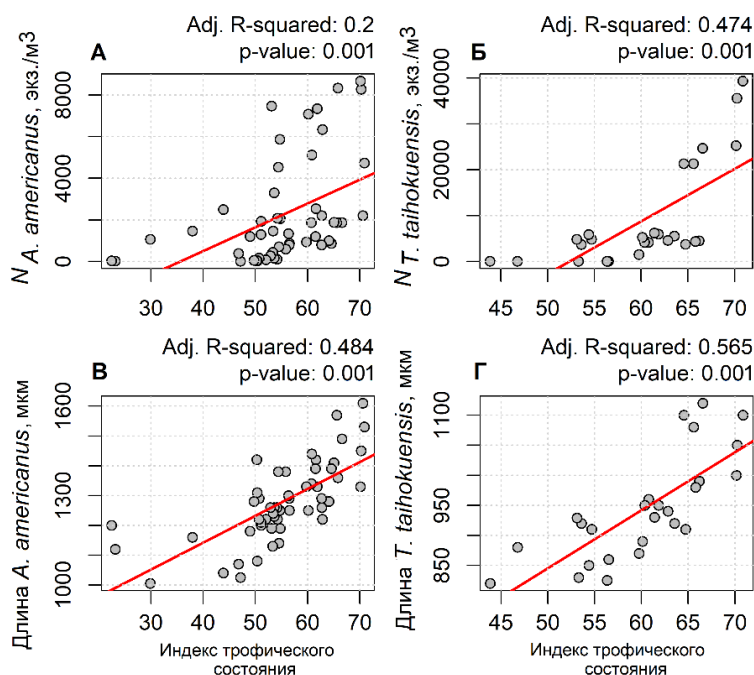


Рисунок 10. Зависимости численности (А и Б) и длины тела (В и Г) чужеродных видов *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1893) и *Thermocyclops taihokuensis* Harada, 1931 от индекса трофического состояния.

В.И. Лазарева с коллегами (2022) предполагают, что конкурентоспособность и успешное расселение этого вида в Европейской России является следствием высокой плодовитости и длительного периода размножения. Таким образом, увеличивающееся эвтрофирование волжских водохранилищ, и, в том числе, устьевых областей их притоков, может являться важным фактором при акклиматизации и *A. americanus* в новых местообитаниях. Увеличение длины тела ракообразных, и в том числе представителей семейства Cyclopidae Rafinesque, 1815, при эвтрофировании ранее уже отмечалось рядом исследователей (Pace, 1984; Pinto-Coelho et al., 2005).

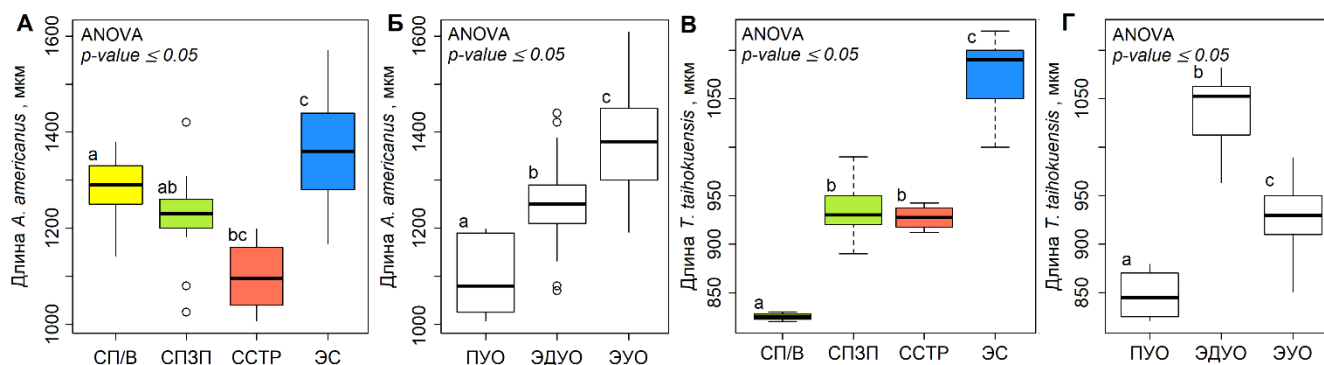


Рисунок 11. Диаграммы размаха длины тела чужеродных рачков *Acanthocyclops americanus* и *Thermocyclops taihokuensis* в различных сообществах зоопланктона (А и В) и типах устьевых областей (Б и Г). ССТР – сообщество свободного течения реки; ЭС – экотонное сообщество; СПЗП – сообщество переходной зоны приёмника; СП/В – сообщество приёмника.

ПУО – простые устьевые области; ЭУО – эстуарные устьевые области; ЭДУО – эстуарно-дельтовые устьевые области. Для обозначения значимых различий добавлены компактные буквенные обозначения.

Увеличение размеров тела рачков *A. americanus* и *T. taihokuensis* может быть связано, в первую очередь, с трансформацией кормовой базы этих видов. Увеличение биогенной нагрузки на водные экосистемы приводит к увеличению биомассы альгоценозов и цианобактериальному «цветению» водоёмов и водотоков. Зоопланктон быстро реагирует на изменение факторов окружающей среды, как абиотических, так и биотических. В исследованиях R.M. Pinto-Coelho (2005) было показано, что первоначальным откликом

зоопланктона на эвтрофирование является увеличение биомассы планктонных кладоцер. Именно кладоцеры являются кормовой базой хищных представителей семейства Cyclopidae. Ранее нами (Zhikharev et al., 2023) было установлено, что изменение доминирующих комплексов фито- и зоопланктона в условиях возрастающего эвтрофирования в целом соответствует известным закономерностям сукцессии планктонных видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе представлены результаты обобщения масштабных пятилетних исследований автора по структурной организации зоопланктона разнотипных устьевых областей притоков водохранилищ Средней Волги. Расширены представления о видовом составе зоопланктона разнотипных 21 устьевой области и 3 водохранилищ Средней Волги. Такие виды, как *I. spinifer* и *L. angustilobus*, были впервые описаны для Европейской фауны. *P. denticulatus*, *T. vermifer*, *T. taihokuensis*, *E. gracilicauda occidentalis* были впервые обнаружены в бассейне Средней Волги. Каспийский чужеродный вид *E. caspica* был впервые идентифицирован в бассейне Чебоксарского водохранилища. Установлено, что группировка устьевых областей по видовому составу в основные кластеры обуславливается водоёмом-приёмником, а выделенные кластеры располагаются в строгой географической последовательности.

Особого внимания заслуживает впервые проанализированная видовая структура экотонных устьевых областей притоков водохранилищ Средней Волги, для которой характерно существенное увеличение численности, биомассы, разнообразия, видового и функционального богатства зоопланктона. Впервые показано, что по мере усложнения морфологической структуры устьевых областей увеличиваются значения всех структурных показателей зоопланктона.

Проведённая оценка корреляции ряда структурных показателей и степени эвтрофикации, показала, что видовое разнообразие зоопланктона, средняя индивидуальная масса зоопланктона, а также численность хищных и мирных организмов возрастала с увеличением степени эвтрофикации. Установлено, что степень эвтрофикации, количественное развитие фитопланктона и электропроводность воды являются важными факторами окружающей среды, которые в определенной степени обуславливают особенности структурной организации сообществ зоопланктона разнотипных устьевых областей.

На основании впервые проведённой оценки роли чужеродных видов, показано, что наиболее высока она в устьевых областях с более сложной морфологической структурой, а также в экотонном сообществе. Наибольшее количественное развитие имеют теплолюбивые тропические чужеродные виды. Устьевые области притоков равнинных водохранилищ могут быть источниками распространения редких и чужеродных видов зоопланктона, выступая в качестве акклиматизационных биотопов и естественных рефугиумов.

Результаты, полученные при выполнении диссертационной работы, имеют значение для решения проблем континуальности и дискретности зоопланктона водотоков и зон слияния водотоков и водоёмов, расширяют представления о закономерностях и факторах, влияющих на распределение и количественное развитие зоопланктона разнотипных устьевых областей притоков равнинных водохранилищ.

ВЫВОДЫ

1. За период 2017–2021 гг. в зоопланктоне водохранилищ Средней Волги и устьевых областях их притоков было обнаружено 234 таксона, из которых 207 относились к рангу вида, остальные таксоны являлись морфами, подвидами или вариациями видов.
2. Большинство идентифицированных видов являлись планктонными и вели мирный образ жизни. Распределение видов по типам их питания позволило заключить, что 69% коловраток являлись вертикаторами, 43% ветвистоусых ракообразных – первичными фильтраторами и 52% веслоногих ракообразных питались при помощи активного захвата

- пищи. Анализ сходства видового состава показал, что группировка устьевых областей в основные кластеры обуславливалась водоёмом-приёмником, а выделенные кластеры располагались в строгой географической последовательности.
3. В зоопланктоне исследованных водных объектов было идентифицировано 11 чужеродных и 2 редких вида, часть из которых для фауны Европы, бассейна Средней Волги и Чебоксарского водохранилища были описаны нами впервые. Наибольшее распространение имел понто-каспийский веслоногий рачок *Eurytemora velox*, а также североамериканские виды *Acanthocyclops americanus* и *Kellicottia bostoniensis*. Большая часть находок редких и чужеродных видов были приурочены именно к устьевым областям притоков водохранилищ Средней Волги.
 4. Устьевые области притоков равнинных водохранилищ в силу своих морфологических и гидрофизических особенностей характеризовались существенной неоднородностью видовой структуры сообществ зоопланктона. Установлено, что в период гидрологической стабильности во всех морфологических типах устьевых областей исследованных притоков равнинных водохранилищ, различных по длине и бассейну, выделялось экотонное сообщество, в котором отмечалось заметное увеличение численности, биомассы, разнообразия, видового и функционального богатства зоопланктона. По мере усложнения морфологической структуры устьевых областей увеличивались все структурные показатели зоопланктона. Основными факторами, определяющими видовую структуру зоопланктона экотонного сообщества, являлись электропроводность и прозрачность воды, а также содержание растворённого в воде кислорода.
 5. Установлено, что электропроводность воды и трофический статус являлись значимыми экологическими факторами для структурной организации зоопланктона устьевых областей крупных притоков равнинного Чебоксарского водохранилища. Видовое разнообразие зоопланктона, средняя индивидуальная масса зоопланктона, а также численность хищных и мирных организмов возрастали с увеличением степени эвтрофикации. Ведущую роль в сообществах зоопланктона играли фильтраторы, которые способны питаться цианобактериями.
 6. Большая часть обнаруженных чужеродных видов имела низкую численность, лишь веслоногие рачки *Acanthocyclops americanus* и *Thermocyclops taihokuensis* в ряде случаев входили в доминантные комплексы. Роль чужеродных видов являлась наиболее высокой в устьевых областях с более сложной морфологической структурой, а также в экотонном сообществе. Наибольшее количественное развитие имели теплолюбивые тропические чужеродные виды. Численность и длина тела *Acanthocyclops americanus* и *Thermocyclops taihokuensis* увеличивались по мере возрастания степени эвтрофирования. Устьевые области притоков равнинных водохранилищ, как система сопряжения реки и водоёма, уникальны по своей неоднородности и смешению биотопов и могут быть источниками распространения редких и чужеродных видов зоопланктона, выступая в качестве акклиматизационных биотопов и естественных рефугиумов.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах, входящих в международные реферативные базы данных и системы цитирования

1. Shurganova, G. V. Spatial Distribution of Zooplankton on the Upper Part of the Cheboksary Reservoir / G. V. Shurganova, I. A. Kudrin, V. N. Yakimov, D. E. Gavrillo, V. S. Zhikharev, T. V. Zolotareva // Inland Water Biology. – 2018. – Vol. 11. – P. 317–325.
2. Shurganova, G. V. Zooplankton Communities of the Middle River Part of the Cheboksary Reservoir and Factors Influencing Their Species Structure / G. V. Shurganova, V. S. Zhikharev, D. E. Gavrillo, I. A. Kudrin, T. V. Zolotareva, V. N. Yakimov, O. N. Erina, M. A. Tereshina // Povolzhskiy Journal of Ecology. – 2019. – № 3. – P. 384–395.

3. Shurganova, G. V. New Information on the Findings of Alien Rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Monogononta: Brachionidae) in Nizhny Novgorod Oblast / G. V. Shurganova, **V. S. Zhikharev**, D. E. Gavrilko, T. V. Zolotareva, D. S. Ruchkin // Russian Journal of Biological Invasions. – 2019. – Vol. 10. – P. 282–288.
4. **Zhikharev, V. S.** *Ilyocryptus spinifer* Herrick 1882 (Crustacea, Branchiopoda, Cladocera): The First Record of the Species in the European Fauna / V. S. Zhikharev, A. N. Neretina, T. V. Zolotareva, G. V. Shurganova // Biology Bulletin. – 2020. – Vol. 47. – P. 930–936.
5. Гаврилко, Д. Е. Ветвистоусые ракообразные зарослей высших водных растений европейской части России (на примере притоков Горьковского и Чебоксарского водохранилищ) / Д. Е. Гаврилко, **В. С. Жихарев**, Д. С. Ручкин, Т. В. Золотарева, Г. В. Шурганова // Зоологический журнал. – 2020. – Т. 99. – С. 146–156.
6. **Zhikharev, V. S.** A Record of the Tropical Species *Thermocyclops taihokuensis* Harada, 1931 (Copepoda: Cyclopoida) in European Russia / V. S. Zhikharev, D. E. Gavrilko, G. V. Shurganova // Biology Bulletin. – 2020. – Vol. 47. – P. 1347–1350.
7. **Zhikharev, V. S.** Zooplankton community structure in mouth areas of different rivers (tributaries of the lowland Cheboksary Reservoir, European Russia) / V. S. Zhikharev, D. E. Gavrilko, G. V. Shurganova // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. – 2021. – № 834.
8. **Zhikharev, V. S.** New record of non-indigenous cladoceran *Pleuroxus denticulatus* Birge, 1879 (Cladocera: Chydoridae) in the European Russia / V. S. Zhikharev, A. Yu. Sinev, G. V. Shurganova // Invertebrate Zoology. – 2022. – Vol. 19. – P. 317–323.
9. Zolotareva, T. V. Morphological Characteristics of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) from the Water Bodies of the Middle Volga Basin / T. V. Zolotareva, G. V. Shurganova, I. A. Kudrin, D. E. Gavrilko, **V. S. Zhikharev**, A. A. Kolesnikov, M. Yu. Ilyin // Biology Bulletin. – 2022. – Vol. 49. – P. 1713–1724.
10. **Zhikharev, V. S.** The Species structure of plankton communities as a response to changes in the trophic gradient of the mouth areas of large tributaries to a lowland reservoir / V. S. Zhikharev, E. L. Vodeneeva, I. A. Kudrin, D. E. Gavrilko, N. A. Startseva, P. V. Kulizin, O. Erina, M. Tereshina, A. Okhapkin, G. V. Shurganova // Water. – 2023. – Vol. 15.
11. **Zhikharev, V. S.** Structural Organization of Zooplankton Communities in Different Types of River Mouth Areas / V. S. Zhikharev, D. E. Gavrilko, I. A. Kudrin, E. L. Vodeneeva, O. Erina, M. Tereshina, G. V. Shurganova // Diversity. – 2023. – Vol. 15.

Материалы, труды, тезисы международных всероссийских конференций

1. Шурганова, Г. В. Изменения видовой структуры зоопланктонных сообществ разнотипных водотоков Нижегородской области как показатели качества их вод и экологического состояния / Г. В. Шурганова, И. А. Кудрин, Д. Е. Гаврилко, М. Ю. Ильин, Т. В. Золотарева, **В. С. Жихарев**, Д. О. Голубева // Материалы Международной конференции «Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем III». – СПб. : Своё издательство, 2017. – С. 382–385.
2. **Жихарев, В. С.** Биоиндикация равнинного водохранилища на основе количественных показателей развития зоопланктона / В. С. Жихарев, И. А. Кудрин, Т. В. Золотарева, Д. С. Ручкин // Материалы Международных научных чтений «Теоретические проблемы экологии и эволюции. Качество воды и водные биоресурсы». – Тольятти : Анна, 2020. – С. 205–209.
3. **Жихарев, В. С.** Зоопланктон устьевых областей притоков равнинного Чебоксарского водохранилища / В. С. Жихарев, Д. Е. Гаврилко, Д. С. Ручкин, Г. В. Шурганова // Материалы Международной конференции «Экология водных беспозвоночных». – Ярославль : Филигрань, 2020. – С. 36.
4. **Жихарев, В. С.** Оценка не связанной с хищничеством смертности рачкового зоопланктона верхней части Куйбышевского водохранилища / В. С. Жихарев, Д. Е. Гаврилко, Г. В. Шурганова // Труды 5-й всероссийской научной конференции «Проблемы экологии Волжского бассейна». – Нижний Новгород : Волжский государственный университет водного транспорта, 2020. – С. 9.

5. **Жихарев, В. С.** Структурная организация сообществ зоопланктона устьевых областей притоков Чебоксарского водохранилища / В. С. Жихарев, Д. Е. Гаврилко, Г. В. Шурганова // Труды VIII-й Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Современные проблемы водохранилищ и их водосборов». – Пермь : Пермский государственный национальный исследовательский университет, 2021. – С. 503–508.
6. **Жихарев, В. С.** Устьевые области равнинного водохранилища как рефугиумы для редких и чужеродных видов зоопланктона / В. С. Жихарев, Д. Е. Гаврилко, Т. В. Золотарева, Г. В. Шурганова // Тезисы докладов Международной научной конференции «Изучение водных и наземных экосистем: история и современность». – Севастополь : ФГБУН ФИЦ Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН, 2021. – С. 86–88.
7. Гаврилко, Д. Е. Характеристика зарослевых зоопланктоценозов устьевых участков некоторых рек-притоков Чебоксарского водохранилища / Д. Е. Гаврилко, **В. С. Жихарев**, Г. В. Шурганова // Труды Всероссийской (с международным участием) научной конференции «Актуальные проблемы экологии Волжского бассейна». – Тольятти : Анна, 2021. – С. 48–52.
8. **Zhikharev, V. S.** New data on the distribution of the alien species *Pleuroxus denticulatus* Birge, 1879 (Cladocera: Chydoridae) in European Russia / V. S. Zhikharev, A.Yu. Sinev, G. V. Shurganova // Book of abstracts Conference Sixth International Symposium «Invasion of Alien Species in Holarctic. Borok-VI». – Kazan : Buk, 2021. – P. 245.
9. **Zhikharev, V. S.** Alien and rare zooplankton species in mouth areas of tributaries of the Middle Volga lowland reservoirs / V. S. Zhikharev, D. E. Gavrilko, T. V. Zolotareva, G. V. Shurganova // Book of abstracts Conference Sixth International Symposium «Invasion of Alien Species in Holarctic. Borok-VI». – Kazan : Buk, 2021. – P. 244.
10. **Жихарев, В. С.** Зоопланктон устьевых областей притоков водохранилищ Средней Волги / В. С. Жихарев, Д. Е. Гаврилко, Е. С. Обедиентова, Г. В. Шурганова // Труды 6-й всероссийской научной конференции «Проблемы экологии Волжского бассейна». – Нижний Новгород : Волжский государственный университет водного транспорта, 2021. – С. 15.
11. **Жихарев, В. С.** Структурная организация зоопланктона устьевых областей эстуарного типа (на примере крупных притоков Чебоксарского водохранилища) / В. С. Жихарев, Д. Е. Гаврилко, И. А. Кудрин, Г. В. Шурганова // Тезисы докладов I-й Всероссийской научной конференции (с международным участием) «Чтения памяти В.И. Жади́на: К 125-летию со дня рождения». – Санкт-Петербург : Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН, 2022. – С. 33–35.
12. **Жихарев, В. С.** Первая находка рачка *Leptodiptomus angustilobus* (Sars G.O., 1898) (Copepoda: Calanoida) в Европе / В. С. Жихарев, Е. Б. Фефилова, Д. Е. Гаврилко, Г. В. Шурганова // Сборник тезисов Всероссийской научно-практической конференции «Актуальные проблемы изучения ракообразных». – Борок : ИБВВ РАН, 2022. – С. 21.
13. **Жихарев, В. С.** Зоопланктон разнотипных устьевых областей притоков водохранилищ Средней Волги / В. С. Жихарев, Д. Е. Гаврилко, Г. В. Шурганова // Материалы IV-й Всероссийской конференции с международным участием «Актуальные проблемы планктонологии». – Калининград : ФГБОУ ВО КГТУ, 2022. – С. 74–77.

Учебные и учебно-методические пособия

1. Якимов, В.Н. Использование функциональных признаков в методах кластерного анализа и ординации гидробиоценозов / В.Н. Якимов, Г.В. Шурганова, И.А. Кудрин, Д.Е. Гаврилко, **В.С. Жихарев** // Экологический мониторинг. Часть X: Учебное пособие. Под ред. проф. Д.Б. Гелашвили. – Нижний Новгород: Нижегородский госуниверситет, 2019. – С. 131–144.
2. Шурганова, Г.В. Отбор и обработка зоопланктона при гидроэкологических исследованиях: Учебно-методическое пособие / Г.В. Шурганова, **В.С. Жихарев**, И.А. Кудрин, Д.Е. Гаврилко, Т.В. Золотарева. – Нижний Новгород: Нижегородский госуниверситет, 2021. – 27 с.